Перевод на английский язык https://vavilov.elpub.ru/jour

Злаковые травы – резерваторы инфекции видов ржавчины для озимой мягкой пшеницы на Северном Кавказе России

Е.И. Гультяева 📵 , Л.А. Беспалова 2, И.Б. Аблова 2, Е.Л. Шайдаюк 1, Ж.Н. Худокормова 2, Д.Р. Яковлева 1, Ю.А. Титова 1

Аннотация. Озимая мягкая пшеница – основная зерновая культура, возделываемая на Северном Кавказе. Поражение ржавчинными болезнями – один из факторов, лимитирующих урожайность пшеницы. В регионе отмечаются три вида ржавчины: бурая (Puccinia triticina), стеблевая (P. graminis) и желтая (P. striiformis), значимость которых варьирует по годам. Наиболее распространена бурая ржавчина, но в последнее десятилетие частота ее эпифитотийного развития существенно снизилась. При этом возрастает вредоносность желтой ржавчины (*P. striiformis*). Стеблевая ржавчина в регионе преимущественно отсутствует или наблюдается в слабой степени в конце вегетации пшеницы. В отдельные годы с благоприятными погодными условиями наблюдается ее массовое развитие на восприимчивых сортах. Считается, что источниками инфекции видов ржавчины на Северном Кавказе служат зараженные посевы мягкой пшеницы, дикорастущие злаки и экзодемичная инфекция, заносимая воздушными потоками с сопредельных территорий. На Северном Кавказе практически ежегодно встречается поражение кормовых и дикорастущих злаковых трав видами *Puccinia*. В зависимости от погодных условий проявление симптомов отмечается с конца сентября до декабря и затем с конца февраля до мая-июня. Потенциально осенняя инфекция на травах может служить источником для заражения сортов озимой мягкой пшеницы, высеваемых в октябре. Цель настоящих исследований – охарактеризовать вирулентность P. triticina, P. graminis, P. striiformis на диких злаках и оценить их специализацию к озимой мягкой пшенице на Северном Кавказе. Инфекционный материал, представленный листьями с урединиопустулами бурой, стеблевой и желтой ржавчины, был собран в Краснодарском крае на дикорастущих злаках (Poa spp., Bromus spp.) в октябре-ноябре 2019 г. В лабораторных условиях урединиоматериал P. triticina, P. striiformis и P. graminis был размножен и клонирован. Монопустульные изоляты видов Puccinia использовали для анализа вирулентности. В экспериментах по изучению специализации видов ржавчины с дикорастущих злаков на мягкой пшенице задействовали 12 озимых сортов: Гром, Таня, Юка, Табор, Безостая 100, Юбилейная 100, Веха, Васса, Алексеич, Стан, Гурт, Баграт. Эти сорта широко возделываются в Северо-Кавказском регионе и характеризуются разной степенью устойчивости к ржавчинам. Дополнительно материал пшеницы инокулировали краснодарскими популяциями P. triticina, P. striiformis, P. graminis с мягкой пшеницы. В анализе вирулентности P. triticina на злаковых травах выявили четыре фенотипа (расы): MCTKH (30 %), TCTTR (30 %), THTTR (25 %), MHTKH (15 %), a P. graminis – пять фенотипов: RKMTF (60 %), TKTTF, RKLTF, QKLTF, LHLPF (по 10 %). Среди изолятов P. striiformis с применением международного и европейского наборов сортов-дифференциаторов определены три фенотипа: 111E231 (88 %), 111E247 (6 %) и 78E199 (6 %). С использованием изогенных линий Avocet также идентифицированы три расы, которые различались между собой по вирулентности к генам Yr1, Yr11, Yr18 (с доминированием вирулентных (94 %)). Сборные урединиообразцы (смесь всех идентифицированных рас) каждого вида ржавчины со злаковых трав были задействованы для инокуляции сортов озимой пшеницы. Большинство сортов озимой мягкой пшеницы (75 %) характеризовались устойчивой реакцией при заражении популяциями P. graminis с мягкой пшеницы и злаковых трав. Все эти сорта созданы с участием доноров ржаной транслокации 1BL.1RS, в которой локализованы гены Lr26, Sr31 и Yr9. Число сортов озимой пшеницы, устойчивых в фазе проростков к бурой ржавчине, было ниже (58 %). При этом все изученные сорта в фазе проростков в разной степени были восприимчивы к P. striiformis. Проведенный анализ вирулентности популяций возбудителей бурой, стеблевой и желтой ржавчины не выявил существенных различий в вирулентности патогена на дикорастущих злаковых травах и мягкой пшенице. Урединиоматериал всех изученных видов ржавчины успешно заражал сорта мягкой пшеницы. Полученные результаты указывают на то, что злаковые травы являются резерваторами инфекции ржавчин для посевов мягкой пшеницы на Северном Кавказе.

Ключевые слова: *Puccinia triticina*; *P. graminis*; *P. striiformis*; вирулентность; устойчивость; *Triticum aestivum*; *Lr*-гены; *Sr*-гены; *Yr*-гены.

Для цитирования: Гультяева Е.И., Беспалова Л.А., Аблова И.Б., Шайдаюк Е.Л., Худокормова Ж.Н., Яковлева Д.Р., Титова Ю.А. Злаковые травы – резерваторы инфекции видов ржавчины для озимой мягкой пшеницы на Северном Кавказе России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(6):638-646. DOI 10.18699/VJ21.072

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

² Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия

[■] eigultyaeva@gmail.com

Wild grasses as the reservoirs of infection of rust species for winter soft wheat in the Northern Caucasus

E.I. Gultyaeva¹, L.A. Bespalova², I.B. Ablova², E.L. Shaydayuk¹, Zh.N. Khudokormova², D.R. Yakovleva¹, Yu.A. Titova¹

Abstract. Common winter wheat is the main grain crop cultivated in the North Caucasus. Rust disease damage is one of the factors limiting wheat productivity. There are three species of rust in the region: leaf (Puccinia triticina), stem (P. graminis) and stripe rust (P. striiformis), and their significance varies from year to year. The most common is leaf rust, but in the last decade the frequency of its epiphytotic development has significantly decreased. At the same time, an increase in the harmfulness of stripe rust (P. striiformis) is noted. Stem rust in the region is mainly absent or observed at the end of the wheat growing season to a weak degree. Only in some years with favorable weather conditions its mass development is noted on susceptible cultivars. It is believed that the sources of infection with rust species in the North Caucasus are infested soft wheat crops, wild-growing cereals and exodemic infection carried by air currents from adjacent territories. In the North Caucasus, forage and wild grasses are affected by *Puccinia* species almost every year. Depending on weather conditions, the symptom expression is noted from late September to December and then from late February to May–June. Potentially, an autumn infection on grasses can serve as a source for infection of winter soft wheat cultivars sown in October. The purpose of these studies is to characterize the virulence of P. triticina, P. graminis, P. striiformis on wild cereals and to assess the specialization of causative agents to winter wheat in the North Caucasus. Infectious material represented by leaves with urediniopustules of leaf, stem and stripe rusts was collected from wild cereals (Poa spp., Bromus spp.) in the Krasnodar Territory in October-November 2019. Uredinium material from P. triticina, P. striiformis, and P. graminis was propagated and cloned. Monopustular Puccinia spp. isolates were used for virulence genetics analysis. In experiments to study the specialization of rust species from wild-growing cereals on common wheat, 12 winter cultivars were used (Grom, Tanya, Yuka, Tabor, Bezostaya 100, Yubileynaya 100, Vekha, Vassa, Alekseich, Stan, Gurt, Bagrat). These cultivars are widely cultivated in the North Caucasus region and are characterized by varying degrees of resistance to rust. Additionally, wheat material was inoculated with Krasnodar populations of P. triticina, P. striiformis, P. graminis from common wheat. In the virulence analysis of P. triticina on cereal grasses, 4 phenotypes (races) were identified: MCTKH (30 %), TCTTR (30 %), TNTTR (25 %), MHTKH (15 %), and 5 were identified in P. graminis (RKMTF (60 %), TKTTF, RKLTF, QKLTF, LHLPF (10 % each). Among P. striiformis isolates, 3 phenotypes were identified using the International and European sets of differentiating cultivars – 111E231 (88 %), 111E247 (6 %) and 78E199 (6 %). Using isogenic Avocet lines, 3 races were also identified, which differed among themselves in virulence to the Yr1, Yr11, Yr18 genes (with the prevalence of virulent ones (94 %)). Composite urediniums' samples (a mixture of all identified races) of grass rust of each species were used to inoculate winter wheat cultivars. The most common winter wheat cultivars (75 %) were characterized by a resistant response when infected with P. graminis populations from common wheat and cereal grasses. All these cultivars were developed using donors of the rye translocation 1BL.1RS, in which the Lr26, Sr31, and Yr9 genes are localized. The number of winter wheat cultivars resistant to leaf rust in the seedling phase was lower (58 %). At the same time, all the studied cultivars in the seedling phase were susceptible to P. striiformis to varying degrees. The virulence analysis of the leaf, stem and stripe rust populations did not reveal significant differences in the virulence of the pathogens between wild-growing cereals and soft wheat. Urediniomaterial of all studied rust species successfully infested soft wheat cultivars. The results obtained indicate that grasses are rust infection reservoirs for common wheat crops in the North Caucasus.

Key words: *Puccinia triticina*; *P. graminis*; *P. striiformis*; virulence; resistance; *Triticum aestivum*; *Lr*-genes; *Sr*-genes; *Yr*-genes.

For citation: Gultyaeva E.I., Bespalova L.A., Ablova I.B., Shaydayuk E.L., Khudokormova Zh.N., Yakovleva D.R., Titova Yu.A. Wild grasses as the reservoirs of infection of rust species for winter soft wheat in the Northern Caucasus. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(6):638-646. DOI 10.18699/VJ21.072

Введение

Озимая мягкая пшеница — основная зерновая культура, возделываемая на Северном Кавказе. Посевные площади ее в регионе составляют более 7 млн га, в том числе 1.5 — в Краснодарском крае, 3 — в Ростовской области, 2.5 млн га — в Ставропольском крае и других республиках. Поражение листовыми болезнями — один из факторов, лимитирующих урожайность пшеницы.

Бурая ржавчина – наиболее распространенное заболевание пшеницы в Северо-Кавказском регионе (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.). В последнее десятилетие частота ее эпифитотийного развития существенно снизилась по сравнению с периодом до 2005 г. Это обусловлено посте-

пенным увеличением генетического разнообразия возделываемых сортов, своевременной сортосменой и отсутствием в производстве сорта-лидера.

При этом в регионе отмечается увеличение значимости желтой ржавчины (*P. striiformis* West.), что связано с изменением климата (продолжительные теплые осени, мягкие зимы, отсутствие промерзания почвы, затяжные прохладные весны) (Аблова и др., 2012). Желтая ржавчина характеризуется большей вредоносностью, чем бурая, и может снижать урожай до 30 % (Санин, 2012).

Стеблевая ржавчина (*P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. & E.) в регионе преимущественно отсутствует или наблюдается в конце вегетации пшеницы в слабой степени.

¹ All-Russian Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

² National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia

 [■] eigultyaeva@gmail.com



Злаковые травы (Poa spp., Bromus spp.) с инфекцией видов ржавчины (Краснодарский край, ноябрь 2019 г.).

Только в отдельные годы с благоприятными погодными условиями отмечено ее массовое развитие на восприимчивых сортах. Это обусловлено широким возделыванием в регионе сортов озимой пшеницы с геном Sr31, который до настоящего времени остается высокоэффективным в защите от стеблевой ржавчины в России. Кроме этого, в процессе селекции существенно сокращена продолжительность вегетационного периода современных сортов, что способствует уходу их от болезни (Аблова и др., 2012).

Считается, что источниками инфекции видов ржавчины на Северном Кавказе служат зараженные посевы мягкой пшеницы, дикорастущие злаки и экзодемичная инфекция, заносимая воздушными потоками с сопредельных территорий. Озимую пшеницу высевают в сентябре-октябре. Уборку производят со второй половины июня до конца июля. Соответственно, урединиоинфекция возбудителей ржавчин на озимой пшенице может сохраняться с октября до июня. Дополнительными резерваторами могут служить кормовые и дикорастущие злаковые травы (Вгоmus, Poa, Festuca, Agropyron, Elimus, Aegilops, Hordeum, Agrostis spp.). Трансграничный перенос урединиоспор возбудителей ржавчины на территорию Северного Кавказа возможен из Турции, Ирака, Ирана (Санин, 2012). По мнению Л.К. Анпилоговой с коллегами (1995), на Северном Кавказе в эпифитотийные годы инфекция возбудителя желтой ржавчины пшеницы появляется за счет миграции с территории Закавказья в Дагестан, Осетию, Ингушетию, Кабардино-Балкарию, предгорные и прилежащие к ним степные районы Ставропольского и Краснодарского края.

На Северном Кавказе ежегодно наблюдается поражение кормовых и дикорастущих злаковых трав видами *Puccinia* (см. рисунок). В зависимости от погодных условий проявление симптомов отмечается с конца сентября до декабря и затем с конца февраля до мая-июня. Потенциально осенняя инфекция на травах может служить источником для заражения сортов озимой мягкой пшеницы, высеваемых в октябре.

Цель настоящих исследований – охарактеризовать вирулентность *P. triticina*, *P. graminis*, *P. striiformis* на диких злаках и оценить их специализацию к озимой мягкой пшенице на Северном Кавказе.

Материалы и методы

Инфекционный материал, представленный листьями с урединиопустулами бурой, стеблевой и желтой ржавчины, собирали в Краснодарском крае на дикорастущих злаках (*Poa* spp., *Bromus* spp.) в октябре-ноябре 2019 г. (см. рисунок). В анализе использовано 18 урединиообразцов. В инфекционном материале доминировали виды *P. triticina* и *P. striiformis*. Пустулы *P. graminis* имели ограниченную представленность. Всего изучено монопустульных изолятов: 20 – *P. triticina*, 16 – *P. striiformis* и 10 – *P. graminis*.

Размножение инфекционного материала и получение монопустульных изолятов *Puccinia* sp. Для размножения инокулюма видов ржавчины и получения монопустульных изолятов использовали универсально восприимчивый сорт озимой мягкой пшеницы Michigan Amber. В лабораторных условиях урединиоматериал *P. triticina* и *P. graminis* размножали и клонировали с применением метода отрезков листьев, помещенных в раствор бензимидазола (0.004 %) (Михайлова и др., 1998). Урединиоспоры каждого монопустульного изолята микроскопировали для уточнения вида *Puccinia* и предотвращения контаминации.

Поскольку жизнеспособность урединиоспор P. striiformis в гербарном материале непродолжительна, проводили «реанимацию» популяций на отрезках листьев (Михайлова и др., 1998). Для этого листья трав с урединиопустулами разрезали на кусочки 5-8 см, раскладывали в чашки Петри, на дно которых было положено два предметных стекла. Концы листьев прикрывали ватой, смоченной в растворе бензимидазола (0.004 %), закрывали чашки и ставили в холодильник (температура 3-5 °C) на 2-4 дня. Этот прием позволял стимулировать возобновление спороношения патогена. Последующее размножение возбудителя проводили на 10–12-дневных растениях пшеницы, выращенных в сосудах с почвой, с применением метода микрокамер. Для этого отрезки листьев с урединиопустулами прикладывали к листьям и закрепляли с помощью пищевой пленки. Сосуды с растениями опрыскивали водой, накрывали каркасами с полиэтиленовой пленкой и помещали на 18-20 ч в темную камеру при температуре 10 °C. Далее снимали каркасы и микрокамеры с инфекционным материалом. Растения переносили в климатическую камеру Versatile Environmental Test Chamber MLR-352H (SANYO Electric Co., Ltd.), где инкубировали на свету (10000–20000 лк) при температуре 16 °C в течение 16 ч и далее в темноте при 10 °C в течение 8 ч (влажность 70 %). Проявление симптомов наблюдали спустя 12–18 дней после заражения.

Для сбора спор монопустульных изолятов ржавчины задействовали вакуумный насос Merck (Millipore) (220 В/50 Γ ц) со специальными насадками (1 клон – 1 насадка).

Анализ вирулентности популяций проводили с использованием 10-12 дневных растений линий-дифференциаторов, выращенных в сосудах с почвой (1 набор – 1 монопустульный изолят). Растения опрыскивали суспензией спор в специализированной жидкости NOVEC 7100, накрывали каркасом с полиэтиленом (для создания влажной камеры) и выдерживали в темноте при температуре 20–23 °C для бурой и стеблевой ржавчины, 10 °C – для желтой ржавчины. Спустя 12 ч полиэтилен снимали и на каркасы натягивали специальные перфорированные изоляторы для предотвращения контаминации. Наборы линий-дифференциаторов, зараженных видами P. triticina и P. graminis, инкубировали в светоустановке при температуре 20-23 °C (фотопериод: 16 ч день (освещенность 10000-15000 лк)/8 ч ночь), а *P. striiformis* – в климатической камере по вышеописанным параметрам.

Для изучения вирулентности изолятов возбудителя бурой ржавчины использовали линии Thatcher (Tc) с генами Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr9, Lr11, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17a, Lr18, Lr19, Lr20, Lr24, Lr26 и Lr30; возбудителя стеблевой ржавчины — линии Marquis (Mq) с генами Sr5, Sr6, Sr7b, Sr8a, Sr9a, Sr9b, Sr9g, Sr9e, Sr9d, Sr10, Sr11, Sr17, Sr21, Sr24, Sr30, Sr31, Sr36, Sr38, SrTmp и SrMcN.

Анализ возбудителя желтой ржавчины проводили с помощью международного (Chinese 166 (YrI), Lee (Yr7, Yr+), Heines Kolben (Yr2+Yr6), Vilmorin 23 (Yr3), Moro (Yr10, YrMor), Strubes Dickkopf (YrSD, Yr+), Suwon 92/Omar (YrSu, Yr+) и европейского (Hybrid 46 (Yr4, Yr+), Reichersberg 42 (Yr7, Yr+), Heines Peko (Yr6, Yr+), Nord Desprez (Yr3, YrND, Yr+), Compair (Yr8, Yr19), Carstens V (Yr32, Yr+), Spaldings Prolific (YrSP, Yr+), Heines VII (Yr2, Yr+)) наборов сортов-дифференциаторов, а также линий Avocet (Ac) с генами Yr1, Yr5, Yr6, Yr7, Yr8, Yr9, Yr10, Yr11, Yr12, Yr15, Yr17, Yr18, Yr24, Yr26, YrSk(27), YrAR, YrSp. Семенной материал сортов и линий-дифференциаторов был любезно предоставлен A.C. Рсалиевым (Научно-исследовательский институт проблем биологической безопасности, Казахстан).

Для обозначения рас бурой и стеблевой ржавчины применяли североамериканскую буквенную аббревиатуру, согласно которой линии объединены в группы (по четыре линии в каждой) (Long, Kolmer, 1989). Набор линий для стеблевой ржавчины включал линии с генами: Sr5, Sr21, Sr9e, Sr7b (1-я группа); Sr11, S6, Sr8a, Sr9g (2-я группа); Sr36, Sr9b, Sr30, Sr17 (3-я группа); Sr9a, Sr9d, Sr10, SrTmp (4-я группа); Sr24, Sr31, Sr38, SrMcN (5-я группа) (Сколотнева и др., 2020); для бурой ржавчины – Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3 (1-я группа); Lr9, Lr16, Lr24, Lr26 (2-я группа); Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30 (3-я группа); Lr2b, Lr3bg, Lr14a,

Lr14b (4-я группа); *Lr15*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20* (5-я группа) (Gultyaeva et al., 2020).

Определение рас возбудителя желтой ржавчины проводили с использованием международного и европейского наборов. Для обозначения применяли десятичную номенклатуру. Основу ее составляет двоичная система обозначения типов инфекции (устойчивый тип реакции (R) обозначается как 0, восприимчивый (S) — как 1) и десятичная система обозначения каждого сорта (первый дифференциатор 2^0 , второй 2^1 , третий 2^2 и т.д.). Ввиду того, что было задействовано два набора сортов-дифференциаторов, международный и европейский, при наименовании расы сначала писали номер по международному набору, затем номер по европейскому с приставкой Е (например, 1Е3) (Гультяева, Шайдаюк, 2020).

Иммунологические исследования сортов озимой пшеницы в лабораторных и полевых условиях. Двенадцать сортов озимой мягкой пшеницы, Гром, Таня, Юка, Табор, Безостая 100, Юбилейная 100, Веха, Васса, Алексеич, Стан, Гурт, Баграт, были использованы для инокуляции краснодарскими популяциями *P. triticina*, *P. graminis* и *P. striiformis* со злаковых трав и мягкой пшеницы. Эти сорта широко возделываются в Северо-Кавказском регионе и характеризуются разной степенью устойчивости к ржавчинам.

В лабораторных условиях растения выращивали в пластиковых контейнерах (по 5–8 зерен каждого сорта). В фазе первого листа (10–12-дневные растения) их опрыскивали суспензией спор в NOVEC 7100 каждым из видов ржавчины. Инкубация растений после заражения проведена по вышеописанным параметрам.

Тип реакции линий-дифференциаторов и сортов пшеницы на заражение бурой ржавчиной оценивали на 8–10-й день по шкале Е.В. Mains и H.S. Jackson (1926), стеблевой ржавчиной — на 10–12-й день по шкале Е.С. Stakman с коллегами (1962), желтой ржавчиной — на 16–18-й день по шкале G. Gassner и W. Straib (1928). Растения с баллами 0, 1, 2 относили к устойчивым, с баллами 3, 4, X — к восприимчивым.

Для создания искусственных инфекционных фонов в полевых условиях Национального центра зерна им. П.П. Лукьяненко (Краснодарский край) применяли следующие методы: растения инокулировали опрыскиванием водной суспензией спор с прилипателем Твин 80 и создавали влажную камеру с помощью полиэтиленовых пакетов (бурая и желтая ржавчины). Стеблевой ржавчиной растения заражали с помощью шприца. Инфекционная нагрузка составляла 10 мг/м² спор возбудителей бурой, 20 мг/м² — стеблевой и желтой ржавчины. Для успешного заражения бурой ржавчиной температура должна быть не ниже 15 °C, стеблевой — 18 °C, желтой — 10 °C. Желтой ржавчиной растения заражали в фазу трубкования, бурой и стеблевой — в фазу трубкования—колошения.

Устойчивость к видам ржавчины определяли по качественным (тип реакции) и количественным показателям (интенсивность поражения). Тип реакции к бурой ржавчине определяли по шкале Е.В. Mains и H.S. Jackson (1926), к желтой – G. Gassner и W. Straib (1928), к стеблевой – Е.С. Stakman с коллегами (1962). Пораженность растений определяли глазомерно: бурой ржавчиной – флагового и

предфлагового листьев, желтой — трех верхних листьев, стеблевой — двух верхних междоузлий, влагалищ флагового и предфлагового листьев. Степень поражения бурой и стеблевой ржавчинами определяли по шкале Петерсона, желтой ржавчиной — по модифицированной шкале Кобба (McIntosh et al., 1995). Учет поражения видами ржавчины проводили в период от колошения до молочно-восковой спелости.

Результаты и обсуждение

Урединиоспоры *P. triticina*, *P. graminis*, *P. striiformis* с диких злаков успешно заражали универсально восприимчивый сорт озимой мягкой пшеницы Michigan Amber, что позволило провести популяционно-генетические исследования патогенов и иммунологические — сортов пшеницы. В анализе вирулентности *P. triticina* изучили 20 монопустульных изолятов и выявили четыре расы (фенотипа): MCTKH (30 %), TCTTR (30 %), THTTR (25 %), MHTKH (15 %). Все изоляты были авирулентными к линиям Thatcher с генами Lr9, Lr19, Lr24 и вирулентными к Lr1, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr11, Lr14a, Lr14b, Lr17a, Lr18, Lr20, Lr26, Lr30. Варьирование частот отмечено на линиях Lr12a, Lr2b, Lr2b, Lr2b, Lr2c, Lr2b, Lr2c, L

При анализе популяции P. graminis обнаружено более высокое фенотипическое разнообразие. Пять рас, RKMTF (60%), TKTTF, RKLTF, QKLTF, LHLPF (по 10%), определено среди десяти изученных монопустульных изолятов. Все изоляты были авирулентными к линиям Marquis с генами Sr9e, Sr11, Sr24, Sr30, Sr31 и вирулентными — к Sr5, Sr6, Sr9a, Sr9g, Sr10, Sr36, Sr38, SrTmp, SrMcN. Вариабельность по типам реакции наблюдали на линиях Sr7b, Sr8a, Sr9b, Sr9e, Sr9d, Sr17, Sr21.

Вирулентность к желтой ржавчине изучили у 16 монопустульных изолятов. Все изоляты были авирулентными к сортам-дифференциаторам Moro, Nord Desprez, Compair и линиям Avocet с генами Yr5, Yr8, Yr10, Yr12, Yr15, Yr17, Yr24, Yr26 и вирулентными к сортам Lee, Heines Kolben, Vilmorin 23, Hybrid 46, Reichersberg 42, Suwon 92/Omar, Heines Peko, Spaldings Prolific, Heines VII и линиям с генами Yr6, Yr10, YrSk(27), YrAR, YrSp. Варьирование по вирулентности отмечено на сортах Chinese 166, Strubes Dickkopf, Carstens V и линиях AcYr1, AcYr11 и AcYr18. Согласно международному и европейскому наборам сортов-дифференциаторов, изоляты P. srtriiformis были представлены расами 111Е231 (88 %), 111Е247 (6 %) и 78Е199 (6%). В анализе вирулентности с использованием линий Avocet выявлено три фенотипа, различающихся между собой по вирулентности к Yr1, Yr11, Yr18 (с доминированием вирулентных (94 %)).

Сборные популяции каждого из видов ржавчины со злаковых трав были задействованы для заражения широко возделываемых в регионе сортов озимой пшеницы (табл. 1). Инокулюм включал изоляты всех рас патогена, определенных в анализе вирулентности. Дополнительно изучаемые сорта были заражены краснодарскими популяциями P. triticina, P. striiformis, P. graminis с мягкой пшеницы. Популяция P. triticina была авирулентна к линиям Thatcher с генами Lr: 9, 16, 19, 24 и вирулентна к Lr: 1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 14a, 14b, 15, 17, 18, 20, 26, 30; P. striiformis Yr: 5, 10, 15, 17, 24; 26/Yr: 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 18, 32, Sp; P. graminis Sr: 24, 30, 31/Sr: 5, 6, 7b, 8a, 9a, 9e, 9d, 10, 21, 36, 38, McN, Tmp.

Большинство сортов озимой мягкой пшеницы (75 %) характеризовались устойчивой реакцией при заражении популяциями *P. graminis* с мягкой пшеницы и злаковых

Таблица 1. Устойчивость сортов озимой пшеницы к ржавчинам в фазе проростков

Сорт	Гены устойчивости	Тип реакции к образцам популяций <i>Puccinia,</i> балл					
		P. graminis		P. triticina		P. striiformis	
		Мягкая пшеница	3лаковые травы	Мягкая пшеница	3лаковые травы	Мягкая пшеница	3лаковые травы
Гром	Lr1	3–4	3–4	3–4	3–4	3	3–4
Табор		3-	3–4	2	0–1	3–4	3
Юбилейная 100	Lr34/Sr57/Yr18	3	3–4	3–4	3–4	3	3–4
Bacca	Lr26/Sr31/Yr9	1–2	0–1–2	3–4	3	3–4	3–4
Алексеич		1–2	1–2	0–1	0–1	3	3
Таня	Lr26/Sr31/Yr9 Lr34/Sr57/Yr18	1–2	1–2	1	0–1	3	3
Гурт	Lr1 + Lr26/Sr31/Yr9	1–2	0	0–1	0–2	3–4	3
Юка		0–1	1–2	2	1–2	3	3–4
Безостая 100	Lr26/Sr31/Yr9 Lr34/Sr57/Yr18	0	0	2	2+-3-	2–3	3
Bexa	Lr10+Lr26/Sr31/Yr9	1–2	1–2	2-2+	3–4	3	3
Стан	••••	1–2	1	0	0–1	3	3
Баграт	Lr1+Lr10+Lr26/Sr31/Yr9	0	0	0	0–1	2–3	3-

трав (см. табл. 1). Многие из них имели ржаную транслокацию 1BL.1RS, в которой локализованы гены Lr26, Sr31 и Yr9. Несмотря на то что эффективность гена Sr31 преодолена в ряде стран мира, вирулентность к нему в Северо-Кавказском регионе до настоящего времени не выявлена. При этом стремительное расширение ареала рас группы Ug99, вирулентных к Sr31, и ее обнаружение в близко расположенных с Северным Кавказом России территориях (например, Иране) предполагает проведение постоянного мониторинга популяций этого патогена и совершенствование генетической защиты (Nazari et al., 2009).

Число сортов озимой пшеницы, устойчивых в фазе проростков к бурой ржавчине, было ниже (58 %). К ним относились сорта Табор, Алексеич, Таня, Гурт, Юка, Стан, Баграт. Сорта Безостая 100 и Веха были умеренно устойчивы (балл $2-2^+$) к популяции патогена с мягкой пшеницы, но восприимчивы к популяции со злаковых трав. Ген Lr26, имеющийся у этих сортов, давно утратил свою эффективность в России. При этом эффективно его пирамидирование с другими генами (Сибикеев и др., 2011). К группе восприимчивых к бурой ржавчине относились сорта Гром, Юбилейная 100 и Васса.

Все изученные сорта показали разную степень восприимчивости к популяциям P. striiformis злаковых трав и с мягкой пшеницы (баллы 2–3, 3, 3–4). Это указывает на то, что гены Yr9 и Yr18, широко представленные в сортах озимой пшеницы, возделываемых на Северном Кавказе, не эффективны в защите от желтой ржавчины в фазе всходов и кущения. Соответственно, они могут аккумулировать аэрогенную инфекцию со злаковых трав и при благоприятных погодных условиях способствовать ее проявлению и массовому развитию.

В настоящих исследованиях определено высокое разнообразие изученных изолятов видов *Риссіпіа*. Значительный интерес представлял анализ соотношения рас видов ржавчины на злаковых травах и посевах пшеницы. Расы P. triticina, обнаруженные на злаковых травах в нашей работе (МСТКН, МНТКН, ТСТТР, ТНТТР), регулярно отмечаются в анализе северокавказских и других российских популяций (Kolmer et al., 1915; Gultyaeva et al., 2020). Paca P. srtriiformis 111E247 доминировала в краснодарской и ленинградской популяциях патогена на мягкой пшенице в 2019 г., а раса 78Е199 – в новосибирской (Гультяева, Шайдаюк, 2020). Расы P. graminis RKMTF, TKTTF, RKLTF, QKLTF, LHLPF являются близкими по вирулентности с идентифицируемыми на мягкой пшенице в образцах северокавказских и европейских популяций патогена (Синяк и др., 2013; Skolotneva et al., 2013).

Полученные нами результаты согласуются с представленными в литературе данными (Бударина, 1955; Борисенко, 1970; Лесовой, Терещенко, 1972; Краева, Матвиенко, 1974; Пайчадзе, Яременко, 1974; Берлянд-Кожевников и др., 1978; Попов, 1979; Hovmøller et al., 2011; Cheng et al., 2016). При изучении урединиообразцов *P. striiformis*, собранных на широком наборе диких злаков на Северном Кавказе в 1969–1972 гг., выделены расы (20, 31, 19, 9 и др.), также высоко специализированные к мягкой пшенице (Краева, Матвиенко, 1974). В анализе инокулюма желтой ржавчины, собранного в Алтайском крае в 1973 г. с пяти видов злаковых трав (пырей ползучий, регнерия

волокнистая, волоснец сибирский, ежа сборная, полевица белая), вирулентность к мягкой пшенице проявили изоляты с волоснеца сибирского, регнерии волокнистой и пырея ползучего (Попов, 1979). Среди образцов *P. striiformis*, полученных на обширной территории Грузии на диких злаках в 1968–1972 гг., обнаружено восемь рас, 20, 31, 40, 19, 42A2, 25, 13, 20A2, специализированных также к мягкой пшенице (Пайчадзе, Яременко, 1974).

Высокое генетическое разнообразие изолятов желтой ржавчины по вирулентности на дикорастущих злаках отмечено и в других странах (Hovmøller et al., 2011; Cheng et al., 2016). Это обусловлено сбалансированным генетическим разнообразием хозяев и их паразитов в естественных биоценозах. Например, среди изолятов *P. striiformis*, выделенных в США из 11 видов дикорастущих злаков, идентифицированы изоляты, вирулентные к мягкой пшенице (f. sp. *tritici*), ячменю (f. sp. *hordei*), к обоим этим видам, а также ко ржи, тритикале и другим злакам.

Аналогичные результаты получены при изучении возбудителя стеблевой ржавчины в Центральном регионе России в 2000–2009 гг. (Skolotneva et al., 2013). Определено высокое сходство в составе популяций патогена на мягкой пшенице и диких злаках. Анализ многолетней динамики основных рас *P. graminis* показал, что фенотипы, доминирующие в отдельные годы на мягкой пшенице и других культурных злаках, в неблагоприятные сезоны не исчезают полностью, а сохраняются на дикорастущих злаках (Skolotneva et al., 2013).

По мнению В.М. Берлянд-Кожевникова с коллегами (1978), основная (материнская) популяция возбудителя бурой ржавчины в южном Дагестане – совокупность клонов патогена, паразитирующих в течение года на пырее и других многолетних злаках. Ранней весной, а иногда и с осени болезнь появляется и на различных однолетних злаках. Распространение популяции возбудителя болезни с многолетних злаков на посевы пшеницы начинается с развития клонов, которые могут паразитировать на соответствующих растениях-хозяевах. Это предположение подтверждено при изучении специализации возбудителя бурой ржавчины в условиях лесостепи Украины в 1970-х гг. (Лесовой, Терещенко, 1972). Собранные с трав изоляты гриба успешно заражали сорта мягкой пшеницы и были представлены пятью расами, среди которых доминировала раса 77. Частота ее в образцах ржавчины с Elitrigia repens, Bromus tectorum, Festuca pratensis, Poa angutifolia достигала 100 %. Другие расы встречались единично: раса 6 - B образцах гриба с P. trivialis, paca 4 - c A. imbricatum, расы 130 и 144 – с В. mollis. В популяции гриба на мягкой пшенице эти расы также были представлены в незначительном количестве. Н.А. Бударина (1955) показала, что в Крыму резерваторами бурой ржавчины могут служить Ae. cylindrica, костер кровельный (В. tectotium) и житняк узкоколосый ($Ag.\ cristatum\ var.\ imbricatum$). Инфекция бурой ржавчины с этих видов успешно заражала пшеницу. А.Н. Борисенко (1970) при изучении популяций P. triticina на дикорастущих злаках в Казахстане, Киргизии и Западной Сибири выявил на них 10 рас, и все эти расы отмечены на мягкой пшенице.

Большинство видов дикорастущих злаков — многолетние растения, соответственно, возбудители ржавчины

Таблица 2. Иммунологическая характеристика сортов озимой пшеницы в Краснодарском крае на искусственном инфекционном фоне (2018–2020 гг.)

Сорт	Пораженность, %, тип реакции, балл						
	P. graminis	P. triticina	P. striiformis				
Гром	67 S	79 S	30 S				
Табор	60 S	20 MS	40 MS				
Юбилейная 100	80 S	30 MS	60 S				
Bacca	10 R	10 MR	30 MS				
Алексеич	10 MR	1 R	1 R				
Таня	30 MR	32 MS	30 MS				
Гурт	40 MS	60 S	30 MS				
Юка	30 MS	68 S	40 MS				
Безостая 100	10 MR	1 R	10 R				
Bexa	10 R	20 MS	20 MR				
Баграт	10 MR	10 MR	20 MR				
Стан	10 R	10 MR	40 MS				

Примечание. Тип реакции: R-1 балл, MR-2 балла, MS- гетерогенный тип реакции X (2–3), S-3-4 балла.

имеют возможность сохраняться в виде урединиопустул или урединиомицелия в течение длительного периода. В вегетационном сезоне 2019–2020 гг. в Краснодарском крае отмечено превышение температуры воздуха над среднемноголетними значениями во все месяцы, за исключением апреля и мая. Вегетация озимой пшеницы практически не прекращалась как в осенний, так и в зимний периоды.

Несмотря на то что осенью 2019 г. в центральной и южно-предгорной зоне Краснодарского края, предгорной зоне Ставрополья на диких и сорных злаках сформировался мощный инфекционный потенциал возбудителей ржавчин с доминированием желтой ржавчины, в осенних и зимних обследованиях селекционных и производственных посевов озимой пшеницы симптомов желтой ржавчины не обнаружено. Обусловлено это недостаточно благоприятными для заражения пшеницы погодными условиями. Весной из-за острого лимита влагообеспеченности, низкой относительной влажности воздуха, ветреной погоды распространение и развитие фитопатогенов на злаковых травах приостановилось. При этом осенью 2020 г., как и в 2019 г., было отмечено появление ржавчины на диких и кормовых злаках, но значительно в меньшей степени развития, чем в 2019 г. Это подтверждает стабильность в сохранении урединиоинфекции видов ржавчины в естественных биоценозах и потенциальную возможность заражения зерновых культур при благоприятных погодных условиях.

Сорта озимой пшеницы, используемые в настоящих исследованиях для оценки специализации ржавчинных патогенов, лидируют по посевным площадям на Северном Кавказе. Например, сорт Таня в Краснодарском крае занимает 18 % от общей площади посевов, занятых озимой

пшеницей, и возделывается более 15 лет, Гром – 15 %, Алексеич -9.5 %, Юка -9 %. Эти сорта характеризуются разным уровнем устойчивости к ржавчинам при искусственном заражении в полевых условиях. Групповую устойчивость к трем видам ржавчины имеют сорта Алексеич и Безостая 100. Они допущены к использованию в производстве с 2017 г. Сорт Таня характеризуется высокой полевой устойчивостью к Puccinia spp. Сорта Баграт, Веха, Васса, Стан, Табор, Юбилейная 100 отнесены к группе среднеустойчивых к бурой ржавчине. Степень их поражения варьирует от 10 до 40 % при умеренно устойчивом и умеренно восприимчивом типах реакции. Сорт Гром относится к группе восприимчивых к ржавчинам. К стеблевой ржавчине устойчивость проявляют сорта, в гаплотипе которых присутствует Sr31: Bacca, Bexa, Баграт, Стан, степень их поражения не превышает 10 % при устойчивом и умеренно устойчивом типах реакции. У сортов Гурт и Юка со схожим генетическим материалом установлена степень поражения 30 и 40 % соответственно, с умеренно восприимчивым типом реакции. Восприимчивость к стеблевой ржавчине показывают Табор и Юбилейная 100. Умеренной устойчивостью к желтой ржавчине обладают сорта Веха и Баграт. Средняя пораженность этих сортов к ржавчинам на инфекционном участке Национального центра зерна при искусственном заражении в 2018–2020 гг. представлена в табл. 2.

Не установлено существенных различий в поражении изученных сортов бурой и желтой ржавчинами на искусственном инфекционном фоне в 2018—2020 гг., по сравнению с представленной ранее характеристикой (Беспалова и др., 2020). Для большинства сортов результаты оценок в полевых условиях коррелировали с полученными данными в фазе проростков.

Иммунологические исследования сортов озимой мягкой пшеницы показывают, что при сравнительно одинаковых гаплотипах по генам устойчивости к видам ржавчины иммунная активность и ее продолжительность различаются даже при «антимонопольном» законе, эффективно работающем в агрофитоценозах на территории Северного Кавказа. Этот факт обусловлен продолжительностью вегетационного периода, периода «атаки», а также инфекционной нагрузкой в критические для заражения фазы онтогенеза растения-хозяина. Для стабильной защиты растений пшеницы от *Puccinia* spp. необходимо использовать гены, определяющие разные механизмы устойчивости.

Заключение

Проведенный анализ расового состава и вирулентности популяций возбудителей бурой, стеблевой и желтой ржавчины указывает на то, что в условиях Северного Кавказа России дикорастущие злаки являются резерваторами видов ржавчины и при благоприятных погодных условиях могут служить источником инфекции для посевов мягкой пшеницы и других культурных злаков. Высокое разнообразие расового состава патогена в естественных ценозах и широкая специализация изолятов *Puccinia* предполагают непрерывную эволюцию патогена за счет возникновения новых мутаций по вирулентности и соматической гибридизации, что следует учитывать в селекции на устойчивость зерновых культур к ржавчине.

Список литературы / References

Аблова И.Б., Беспалова Л.А., Худокормова Ж.Н., Васильев А.В., Давоян Э.Р., Афанасенко О.С., Баранова О.А., Клевцова С.В., Бойко А.П. Достижения и перспективы селекции на устойчивость пшеницы к стеблевой ржавчине в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. В: Матер. III Всерос. и междунар. конф. Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. Санкт-Петербург, 23-26 октября 2012. СПб.: ВИЗР, 2012;2:190-195.

[Ablova I.B., Bespalova L.A., Khudokormova Zh.N., Vasiliev A.V., Davoyan E.R., Afanasenko O.S., Baranova O.A., Klevtsova S.V., Boyko A.P. Achievements and prospects of breeding for resistance to stem rust at the Lukyanenko Krasnodar Research Institute of Agriculture. In: Third All-Russian and International Conference Current Issues of Plant Immunity to Pests. St. Petersburg, October 23-26, 2012. St. Petersburg, 2012;2:190-195. (in Russian)]

Анпилогова Л.К., Алексеева Т.П., Левашова Г.И., Ваганова О.Ф. Эффективные гены устойчивости взрослых растений пшеницы к бурой, стеблевой, желтой ржавчине, мучнистой росе и их использование в селекции на Северном Кавказе. В: Соколова М.С., Угрюмова Е.П. (ред.). Производство экологически безопасной продукции растениеводства: региональные рекомендации. Пущино, 1995;1:79-100.

[Anpilogova L.K., Alekseeva T.P., Levashova G.I., Vaganova O.F. Effective genes for resistance of adult wheat plants to leaf, stem, and yellow rusts and powdery mildew and their use in breeding in the North Caucasus. In: Sokolova M.S., Ugryumova E.P. (Eds.). Production of Environmentally Friendly Crop Products: Regional Recommendations. Pushchino, 1995;1:79-100. (in Russian)]

Берлянд-Кожевников В.М., Дмитриев А.П., Будашкина Е.Б., Шитова И.Т., Рейтер В.Г. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина). Новосибирск: Наука, 1978.

[Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dmitriev A.P., Budashkina E.B., Shitova I.T., Reiter B.G. Wheat Resistance to Leaf Rust (Genetic Diversity of Fungus Populations and Host Plant Populations). Novosibirsk: Nauka Publ., 1978. (in Russian)]

Беспалова Л.А., Романенко А.А., Кудряшов И.Н., Аблова И.Б., Мудрова А.А., Котуненко В.Я., Боровик А.Н., Набоков Г.Д., Лысак Н.И., Грицай В.А., Филобок В.А., Пузырная О.Ю., Керимов В.Р., Мохова Л.М., Худокормова Ж.Н., Панченко В.В., Яновский А.С., Новиков А.В., Левченко Ю.Г., Калмыш А.П., Ефименко И.В., Зиновкина О.А., Гуенкова Е.А., Агаев Р.А., Агаева Е.В., Котляров Д.В., Цвиринько В.Г., Кузилова Н.М., Тархов А.С., Пономарев Д.А., Михалко А.В., Давоян Р.О., Колесникова О.Ф., Букреева Г.И., Мельникова Е.Е., Домченко М.И., Васильева А.М., Ефременкова В.И., Новикова С.В. Сорта пшеницы и тритикале: каталог. Краснодар: ЭДВИ, 2020. [Bespalova L.A., Romanenko A.A., Kudryashov I.N., Ablova I.B., Mudrova A.A., Kotunenko V.Ya., Borovik A.N., Nabokov G.D., Lysak N.I., Gritsay V.A., Filobok V.A., Puzyrnaya O.Yu., Kerimov V.R., Mokhova L.M., Khudokormova Zh.N., Panchenko V.V., Yanovskiy A.S., Novikov A.V., Levchenko Yu.G., Kalmysh A.P., Efimenko I.V., Zinovkina O.A., Guenkova E.A., Agaev R.A., Agaeva E.V., Kotlyarov D.V., Tsvirinko V.G., Kuzilova N.M., Tarkhov A.S., Ponomarev D.A., Mikhalko A.V., Davoyan R.O., Kolesnikova O.F., Bukreeva G.I., Melnikova E.E., Domchenko M.I., Vasilyeva A.M., Efremenkova V.I., Novikova S.V. Wheat and Triticale Varieties: Catalog. Krasnodar, 2020. (in Russian)]

Борисенко А.Н. Расы бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Ег. в Киргизии, Казахстане, Западной Сибири и Южном Урале. *Микология и фитопатология*. 1970;31(5):55-59.

[Borisenko A.N. Wheat leaf rust *Puccinia triticina* Er. races in Kyrgyzstan, Kazakhstan, West Siberia, and the Southern Urals. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology.* 1970; 31(5):55-59. (in Russian)]

Бударина Н.А. Об источниках заражения пшеницы бурой ржавчиной в Крыму. *Труды Крымской государственной комплексной с.-х. опытной станции*. Симферополь: Крымиздат, 1955;1:193-196

[Budarina N.A. On the source of wheat infection with leaf rust in Crimea. *Trudy Krymskoy Gosudarstvennoy Kompleksnoy Selsko-khozyaystvennoy Opytnoy Stantsii = Proceedings of the Crimean State Complex Agricultural Experimental Station.* Simferopol: Krymizdat Publ., 1955;1:193-196. (in Russian)]

Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Вирулентность российских популяций возбудителя желтой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 2020;54(4):299-304. DOI 10.31857/S002636482 0040042.

[Gultyaeva E.I., Shaydayuk E.L. Virulence of Russian populations of the stripe rust causal agent. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology.* 2020;54(4):299-304. DOI 10.31857/S0026364820040042. (in Russian)]

Краева Г.А., Матвиенко А.Н. Расовый состав *Puccinia striiformis* West. на злаках в условиях Северного Кавказа. *Микология и фитопатология*. 1974;8(6):521-523.

[Krayeva G.A., Matviyenko A.N. The race composition of *Puccinia striiformis* West. on small grasses in the North Caucasus. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology.* 1974;8(6): 521-523. (in Russian)]

Лесовой М.П., Терещенко Б.А. Специализация гриба *Puccinia triticina* Erikss. и его рас на дикорастущих злаковых травах. В: Сб. докладов Европейской и Средиземноморской конференции о ржавчине хлебных злаков. Прага, 1972;171-174.

[Lesovoy M.P., Tereshchenko B.A. Specialization of *Puccinia triticina* Erikss. and its races on wild grasses. In: Proceedings of the European and Mediterranean Cereal Rusts Conference. Praha, 1972; 171-174. (in Russian)]

Михайлова Л.А., Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. Методы исследований структуры популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы. Сборник методических рекомендаций по защите растений. СПб.: ВИЗР, 1998;105-126.

[Mikhailova L.A., Gultyaeva E.I., Mironenko N.V. Methods for Studying the Structure of Populations of the Leaf Rust Causative Agent: Collection of Guidelines on Plant Protection. St. Petersburg: All-Russia Institute of Plant Protection, 1998;105-126. (in Russian)]

Пайчадзе Л.В., Яременко З.И. Специализация возбудителя желтой ржавчины пшеницы к дикорастущим злакам. Сообщения Академии наук Грузинской ССР. 1974;76(2):469-471.

[Paichadze L.V., Yaremenko Z.I. Specialization of the causal agent of yellow rust to wild grasses. *Soobshcheniya Akademii Nauk Gruzinskoy SSR = Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*. 1974;76(2):469-471. (in Russian)]

Попов Д.Ф. Местные источники возбудителя желтой ржавчины пшеницы в Алтайском крае. Сибирский вестник. 1979;3:63-66. [Popov D.F. Local sources of the causative agent of wheat yellow rust in Altai. Sibirskiy Vestnik = Siberian Herald. 1979;3:63-66. (in Russian)]

Санин С.С. Эпифитотии болезней зерновых культур: теория и практика. Избранные труды. М.: НИПКЦ Восход-А, 2012;161-166. [Sanin S.S. Epiphytotics of Cereal Crops Diseases: Theory and Practice. Moscow, 2012;161-166. (in Russian)]

Сибикеев С.Н., Маркелова Т.С., Дружин А.Е., Веденеева М.Л., Сингх Д. Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока на устойчивость к расе стеблевой ржавчины Ug99+Sr24 (TTKST). Докл. РАСХН. 2011:2:3-5.

[Sibikeev S.N., Markelova T.S., Druzhin A.E., Vedeneeva M.L., Singh D. Evaluation of a set of introgressive spring bread wheat lines developed for resistance to stem rust race Ug99+Sr24 (TTKST) at the Southeast Agricultural Research Institute. *Russian Agricultural Sciences*. 2011;37(2):95-97.]

- Синяк Е.В., Волкова Г.В., Надыкта В.Д. Характеристика популяций *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* по вирулентности в Северо-Кавказском регионе России. *Докл. PACXH*. 2013;6:27-30.
 - [Sinyak E.V., Volkova G.V., Nadykta V.D. Characteristics of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* population by virulence in the North Caucasian region of Russia. *Russian Agricultural Sciences*. 2014;40(1): 32-34. DOI 10.3103/S1068367414010169.]
- Сколотнева Е.С., Кельбин В.Н., Моргунов А.И., Бойко Н.И., Шаманин В.П., Салина Е.А. Расовый состав новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici. Микология и фитопатология*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092.
 - [Skolotneva E.S., Kelbin V.N., Morgunov A.I., Boiko N.I., Shamanin V.P., Salina E.A. Races composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici. Mikologiya i Fitopatologiya* = *Mycology and Phytopathology.* 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092. (in Russian)]
- Cheng P., Chen X.M., See D.R. Grass hosts harbor more diverse isolates of *Puccinia striiformis* than cereal crops. *Phytopathology*. 2016;106(4):362-371. DOI 10.1094/PHYTO-07-15-0155-R.
- Gassner G., Straib W. Untersuchungen über die infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. *Arb. Biol. Reichsanst. Land Forstwirtsch.* 1928;16(4):609-629.
- Gultyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Kosman E.G. Regional and temporal differentiation of virulence phenotypes of *Puccinia triticina* from common wheat in Russia during the period 2001–2018. *Plant Pathol.* 2020;69(5):860-871. DOI 10.1111/ppa.13174.

- Hovmøller M.S., Sørensen C.K., Walter S., Justesen A.F. Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. *Annu. Rev. Phyto-pathol.* 2011;49(1):197-217. DOI 10.1146/annurev-phyto-072910-095230.
- Kolmer J.A., Kabdulova M.G., Mustafina M.A., Zhemchuzhina N.S., Dubovoy V. Russian populations of *Puccinia triticina* in distant regions are not differentiated for virulence and molecular genotype. *Plant Pathol.* 2015;64(2):328-336. DOI 10.1111/ppa.12248.
- Long D.L., Kolmer J.A. A North American system of nomenclature for Puccinia recondita f. sp. tritici. Phytopathology. 1989;79(5):525-529. DOI 10.1094/Phyto-79-525.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology.* 1926;16:89-120.
- McIntosh R.A., Wellings C., Park R.F. Wheat Rusts: an Atlas of Resistance Genes. London: Kluwer Academic Publ., 1995.
- Nazari K., Mafi M., Yahyaoui A., Singh R.P., Park R.F. Detection of wheat stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) race TTKSK (Ug99) in Iran. *Plant Dis.* 2009;93(3):317. DOI 10.1094/PDIS-93-3-0317B.
- Skolotneva E.S., Lekomtseva S.N., Kosman E. The wheat stem rust pathogen in the central region of the Russian Federation. *Plant Pathol.* 2013;62(5):1003-1010. DOI 10.1111/ppa.12019.
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici. U. S. Dept. Agr. E.* 1962; 617:53. https://ufdc.ufl.edu/AA00024889/00001.

ORCID ID

E.I. Gultyaeva orcid.org/0000-0001-7948-0307 L.A. Bespalova orcid.org/0000-0002-0245-7835 I.B. Ablova orcid.org/0000-0002-3454-9988 E.L. Shaydayuk orcid.org/0000-0003-3266-6272 Zh.N. Khudokormova orcid.org/0000-0001-8764-3946 D.R. Yakovleva orcid.org/0000-0003-0464-042X J.A. Titova orcid.org/0000-0002-8188-1852

Благодарности. Исследования поддержаны Российским научным фондом, проект № 19-76-30005.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.02.2021. После доработки 22.03.2021. Принята к публикации 06.04.2021.