



# Основные подходы и достижения в изучении расового состава стеблевой ржавчины пшеницы

А.С. Рсалиев<sup>1</sup> , Ш.С. Рсалиев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Научно-исследовательский институт проблем биологической безопасности, Жамбылская область, Казахстан

<sup>2</sup> Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства, пос. Алмалыбак, Алматинская область, Казахстан

Стеблевая ржавчина пшеницы, вызываемая биотрофным грибом *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, – опасное заболевание, наносящее серьезный экономический ущерб в большинстве стран мира. В обзоре приведены сведения об эпидемиях стеблевой ржавчины пшеницы и причинах их возникновения в мире. В последние годы отмечаются эпидемии стеблевой ржавчины пшеницы в северных регионах Казахстана и на территориях, сопредельных Омской области России. Установлено, что сильные эпидемии стеблевой ржавчины в основном происходят в связи с появлением новых вирулентных рас возбудителя болезни и возделыванием восприимчивых сортов пшеницы. Рассматриваются методы определения расового состава гриба, в том числе старые и современные наборы сортов-дифференциаторов для определения расовой принадлежности *P. graminis* f. sp. *tritici*. Представлены результаты разработки молекулярных маркеров и оценки эффективности их использования в изучении рас стеблевой ржавчины. Описаны доминирующие расы стеблевой ржавчины пшеницы и их характерные особенности в основных зерносеющих странах мира. Приведены данные по идентификации расы Ug99 и ее вариантов, включая их распространение и вирулентность к сортам с ранее эффективными генами устойчивости *Sr*, и информация о существовании и появлении других высоковирулентных рас *P. graminis* f. sp. *tritici*, отличающихся от расы Ug99 по признаку вирулентности и молекулярным маркерам. Обобщены исторические и современные данные по изучению расового состава патогена в Казахстане. Отмечается, что проведение экспериментов с использованием старого стандартного набора сортов-дифференциаторов и неполного набора североамериканской системы номенклатуры рас не позволяет оценить степень сходства казахстанских рас с известными расами гриба в мире. В Казахстане необходимо продолжить изучение внутривидовой структуры популяции возбудителя болезни с использованием современного набора сортов-дифференциаторов, а также определение расового состава и путей возникновения новых рас, потенциально опасных для коммерческих сортов пшеницы.

Ключевые слова: пшеница; стеблевая ржавчина; устойчивость; раса; гены *Sr*; вирулентность.

## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Рсалиев А.С., Рсалиев Ш.С. Основные подходы и достижения в изучении расового состава стеблевой ржавчины пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(8):967-977. DOI 10.18699/VJ18.439

## HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Rsaliyev A.S., Rsaliyev Sh.S. Principal approaches and achievements in studying race composition of wheat stem rust. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(8):967-977. DOI 10.18699/VJ18.439


УДК 632.4:578.72

Поступила в редакцию 18.07.2018

После доработки 09.10.2018

Принята к публикации 10.10.2018

© АВТОРЫ, 2018

 e-mail: aralbek@mail.ru

## Principal approaches and achievements in studying race composition of wheat stem rust

A.S. Rsaliyev<sup>1</sup> , Sh.S. Rsaliyev<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Research Institute for Biological Safety Problems, Zhambyl Region, Kazakhstan

<sup>2</sup> Kazakh Research Institute of Farming and Crop Science, Almaty Region, Kazakhstan

Wheat stem rust caused by the biotrophic fungus *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* is a dangerous disease that seriously damages the economics in many countries of the world. The review contains information about epidemics of wheat stem rust and causes of their emergence worldwide. Recently wheat stem rust epidemics have been recorded in the northern regions of Kazakhstan and on the territories adjacent to Omsk Region of Russia. It has been shown that severe wheat stem rust epidemics occur mainly due to the emergence of new virulent races of the disease agent and to growing susceptible wheat cultivars. New methods of studying the race composition of the fungus are described as well as the use of the previous and current differential sets for race determination of *P. graminis* f. sp. *tritici*. The results of developing molecular markers and assessing their effectiveness in studying stem rust races are presented. Wheat stem rust races dominant in major grain-growing countries of the globe and their typical peculiarities are described. The paper contains information on identification of race Ug99 and of its variations including data on areas of their dissemination and on their virulence to *Sr*-resistance genes. The existence and emergence of other races of the agent potentially dangerous for commercially important genes for stem rust resistance is also described. Currently in nature strongly virulent races of *P. graminis* f. sp. *tritici* are circulating with wide geographical coverage and their virulence is absolutely different from the virulence of race Ug99. Historical and modern data on studying the race composition of the pathogen in Kazakhstan are summarized. It is stated that the use of the old standard differential set and an incomplete North American system of race nomenclature in experiments prevents measuring similarity between Kazakhstani races and the worldwide known races of the pathogen. It has been shown that there is a need to continue studies on the intraspecific structure of the disease agent's population in Kazakhstan with the use of the modern differential set, on determination of race composition and ways of emergence of new races potentially dangerous for commercial wheat varieties.

Key words: wheat; stem rust; resistance; race; *Sr* genes; virulence.

Стеблевая (или черная) ржавчина (возбудитель – облигатный биотрофный гриб *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) встречается повсюду, где произрастают ее хозяева – пшеница или другие злаки (Roelfs et al., 1992). В настоящее время по научной и экономической важности возбудитель стеблевой ржавчины входит в топ-10 грибных болезней растений. Наибольший урон этот патоген может нанести при возникновении эпидемии (или эпифитотии) (Dean et al., 2012). Во всем мире стеблевая ржавчина встречается в основном в регионах с континентальным климатом, где летние температуры регулярно превышают 25 °C (Singh et al., 2015). Болезнь вызывала потери урожая пшеницы в разные исторические периоды в Канаде (Peterson, 1958), Южной Америке (German et al., 2007), странах европейского континента, индийского субконтинента, в Австралии (Park, 2007), Южной Африке (Pretorius et al., 2007), Восточной Африке (Wanyera et al., 2006) и Китае (Roelfs et al., 1992). В Соединенных Штатах сильные эпидемии стеблевой ржавчины пшеницы были зафиксированы в 1919, 1920, 1923, 1927, 1935, 1953 и 1954 гг. (Knott, 1971). Среднестатистические потери урожая пшеницы во время этих эпидемий составили 25.4 % в Миннесоте, 28.4 % в Северной Дакоте и 19.3 % в Южной Дакоте (Singh et al., 2015). При этом установлено, что эпидемии болезни в США были связаны с появлением и распространением рас стеблевой ржавчины 56, 15 и 15В, вирулентных к широко возделываемым сортам пшеницы Ceres, Kanred (Sr5), Kubanka (Sr9g, c), Arnautka (Sr9d, a), Hope (Sr7b, Sr17) (Knott, 1971). С 1954 г. в США и остальной части Северной Америки имели место только локальные эпидемии (Singh et al., 2015).

На протяжении последних двадцати лет обоснованную тревогу вызывает распространение агрессивной расы *P. graminis* f. sp. *tritici*, впервые обнаруженной в 1998 г. в Уганде и получившей название Ug99 (сокращение от «Uganda 1999») (Pretorius et al., 2000; Singh et al., 2008, 2011). За несколько лет она стремительно захватила районы возделывания пшеницы в странах Восточной и Южной Африки, в Зимбабве, Судане, Йемене, Иране, Египте. Исследования показали, что 90 % коммерческих сортов мирового генофонда пшеницы восприимчивы к различным расам Ug99, что позволяет рассматривать данный патоген как основную угрозу мировому производству пшеницы и продовольственной безопасности на современном этапе (Singh et al., 2011, 2015). Кроме того, в последние годы возникают сильные эпидемии стеблевой ржавчины в странах Европы в связи с появлением новых вирулентных рас патогена, отличающихся от расы Ug99 (Mert et al., 2012; Bhattacharya, 2017; Olivera Firpo et al., 2017; Lewis et al., 2018).

В Казахстане, как и во многих зерносеющих регионах мира, стеблевая ржавчина является особо опасным заболеванием пшеницы, представляющим угрозу продовольственной безопасности страны. Болезнь распространена преимущественно в лесостепной и степной зонах северного региона. Так, в 1964 г. массовая эпифитотия болезни на пшенице привела к потерям урожая от 20–30 до 50 % и более (Плахотник, 1969; Койшыбаев, 2018). В 1967 г. в северных областях Казахстана и в Западной Сибири эпифитотия стеблевой ржавчины охватила свыше 5 млн га

посевов пшеницы. При этом интенсивность поражения пшеницы достигла 70–90 %, а потери урожая превысили 50 % (Плахотник, 1969). Причиной эпифитотии стеблевой ржавчины 1967 г. было массовое развитие 17 и 21 расы возбудителя и повышенная влажность воздуха (Куликова, Юрчикова, 1971).

С 1990 по 2005 г. в Казахстане стеблевая ржавчина проявилась на пшенице поздно и распространилась на незначительной территории. Локальное развитие болезни наблюдалось лишь в 2006–2008 гг. (Рсалиев, 2008; Kokhmetova et al., 2011; Койшыбаев, 2018). В частности, в Костанайской и Северо-Казахстанской областях в 2006–2007 гг. отмечены очаги с умеренным и сильным развитием стеблевой ржавчины на посевах яровой пшеницы. Распространение болезни варьировало в пределах 20–40 %, на отдельных полях этот показатель достигал 80–100 % (Kokhmetova et al., 2011; Койшыбаев, 2018). Выделенные расы возбудителя стеблевой ржавчины обладали высокой вирулентностью по отношению к Sr-линиям, ранее эффективным в условиях Казахстана (Рсалиев, 2008, 2011; Rsaliyev et al., 2010).

В последние годы в северных регионах Казахстана и в Западной Сибири, где преимущественно возделывают яровую пшеницу, стеблевая ржавчина стала одной из основных болезней. Как следствие, в 2015 г. в Костанайской, Северо-Казахстанской областях Казахстана и в сопредельной Омской области России эпидемия стеблевой ржавчины охватила более 1 млн га пашни (Лапочкина и др., 2016; Shamanin et al., 2016; Койшыбаев, 2018). Повторилась ситуация и в 2016–2017 гг., при этом в 2016 г. патоген был обнаружен на всех обследованных полях Северо-Казахстанской области, особенно на поздних сроках посева пшеницы, вследствие чего отмечалось заметное снижение не только урожайности, но и качества зерна (Койшыбаев, 2018). Такая сильная эпидемия в Западной Сибири может свидетельствовать о проникновении на территорию РФ высоковирулентных рас патогена или о наличии в регионе своих агрессивных рас с широким спектром генов вирулентности (Лапочкина и др., 2016).

Таким образом, массовому развитию стеблевой ржавчины пшеницы в мире способствуют как социально-экономические изменения в целом, так и другие эволюционные и селекционно-генетические факторы. К ним относятся: расширение посевов с возделыванием старых восприимчивых сортов, потеря устойчивости коммерческих сортов пшеницы, появление новых вирулентных рас, слабый мониторинг популяций ржавчины и др. Среди указанных проблем наиболее актуальным является анализ расового состава *P. graminis* f. sp. *tritici* и мониторинг природных популяций гриба по признаку вирулентности как к сортам-дифференциаторам, так и к источникам устойчивости. Изменение частот только одного гена вирулентности может привести к драматическим последствиям в виде сильного поражения ранее устойчивого сорта.

### Методология анализа расового состава стеблевой ржавчины пшеницы

Современные исследования расового состава стеблевой ржавчины включают несколько этапов: 1) сбор образцов

ржавчины; 2) выделение и размножение монопустульных изолятов гриба; 3) дифференциация рас по вирулентности и молекулярным маркерам; 4) хранение урединиоспор рас.

**Сбор образцов ржавчины.** Метод сбора пораженных органов пшеницы зависит от поставленных задач. При сравнительном изучении популяций стеблевой ржавчины сборы проводят в различных географических зонах с производственных посевов коммерческих сортов пшеницы, а также в районах произрастания промежуточного хозяина ржавчины и в природе на диких злаках.

Время сбора популяции патогена имеет большое значение, поскольку расовый состав меняется в зависимости от фазы вегетации растения. Размер собираемой популяции также зависит от поставленных задач. Например, для выяснения генетического расстояния между популяциями необходимо иметь не менее 30–40 изолятов гриба, а для выявления редких по вирулентности рас – более 1000 (Мироненко, 2004).

Самый распространенный метод сбора вегетативных органов растений с симптомами болезни – по диагонали поля с определенными интервалами в зависимости от его площади. В каждой точке собирают несколько образцов. Считают, что в отсутствие первичных данных о структуре популяции лучше всего использовать схему «иерархического» сбора (hierarchical sampling scheme) (McDonald, 1997). Суть иерархического сбора популяции заключается в разбивке поля, с которого производится сбор, на несколько более мелких участков, равномерно распределенных по полю, и сборе растительного материала в нескольких точках, равномерно распределенных по каждому участку (Мироненко, 2004). Примеры иерархического сбора популяций приведены в работе (McDonald, 1997). Каждый собранный образец помещают в специальный пакет с бланком, где указывают обязательные данные: место (область, район, хозяйство и географические координаты), сорт пшеницы и дату сбора. Следует отметить, что при хранении гербарного образца инфицированного органа растения должно соблюдаться условие минимальной влажности, что предотвратит потерю способности к прорастанию у спор патогена. Собранный урединиоспоровый материал по возможности в течение недели размножают по соответствующей методике (Коновалова и др., 1977).

**Выделение и размножение монопустульных изолятов гриба.** Один из основных этапов при изучении расового состава стеблевой ржавчины – выделение чистых монопустульных изолятов гриба и их размножение. С выделением монопустульных изолятов ржавчины сопряжен целый ряд вопросов: подбор сортов-субстратов, очистка изолятов возбудителя от примеси спор других видов грибов, определение методов заражения растений и др. (Рсалиев, 2008).

Сорта-субстраты – это сорта пшеницы, на которых происходит размножение популяции патогена, очистка его от возбудителей других болезней и выделение монопустульных изолятов. К сортам-субстратам предъявляется ряд требований: высокая восприимчивость к изучаемому патогену, устойчивость или слабая восприимчивость к другим видам ржавчины, иммунность к мучнистой росе,

легкая обмолачиваемость семян, быстрый рост всходов и широкая листовая пластинка, слабая чувствительность растений к выращиванию в условиях пониженной температуры и др. (Рсалиев, 2008). Ранее в Казахстане проведены исследования по созданию и поддержанию коллекции рас ржавчинных грибов зерновых культур. В результате выявлены сортообразцы пшеницы для биологической очистки одного вида ржавчины от другого вида. Так, сортообразцы пшеницы К-НИИПББ 66400 и 66454 устойчивы к желтой и восприимчивы к стеблевой ржавчине, соответственно их можно использовать для очистки стеблевой ржавчины от желтой. При размножении спор стеблевой ржавчины используют универсально восприимчивые сорта. Для замедления роста растений, повышения устойчивости к полеганию и увеличения спорулирующей способности гриба применяют гидразид малеиновой кислоты (ГМК) из расчета 1 л 0.1 % раствора ГМК на 220–250 горшков (Рсалиев, Савинков, 1998; Рсалиев, 2008).

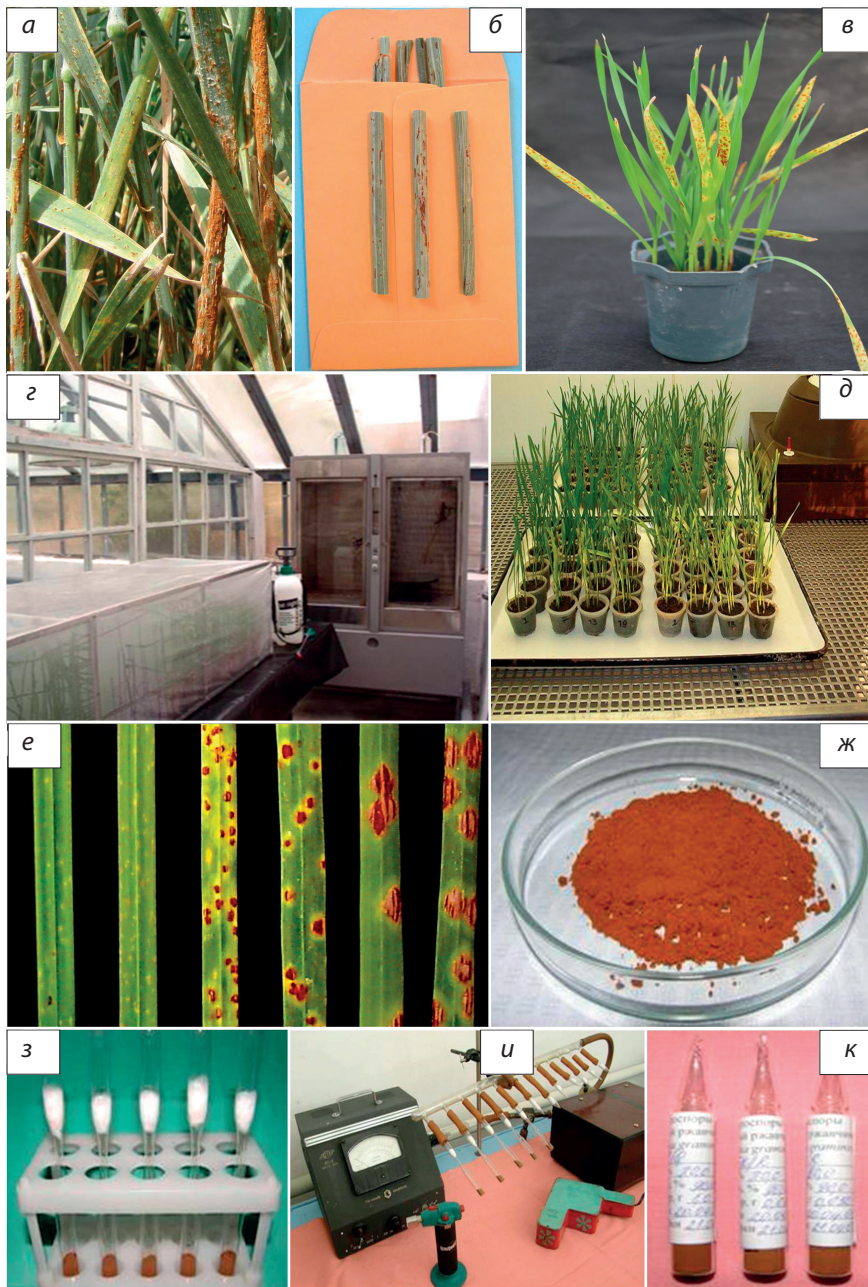
Репродуктивная способность гриба *P. graminis* f. sp. *tritici* зависит от устойчивости растения-хозяина. Чем выше устойчивость и, соответственно, ниже тип инфекции, тем меньше спор продуцирует патоген. При типе инфекции 4 балла в одной урединиопустуле гриба за одни сутки возбудитель стеблевой ржавчины пшеницы образует от 10 до 24 тыс. спор. При типах инфекции 2–3 суточная продуктивность пустулы варьирует от 3 до 12 тыс. спор, а при типе 1 составляет лишь 0.1–1 тыс. спор. На одном зараженном стебле устойчивого сорта формируется в 4–10.3 раза меньше спор, чем на стебле средневосприимчивого, и в 5–12.4 раза меньше, чем на восприимчивом сорте (Санин и др., 1978).

Методы и техники выделения и размножения монопустульных изолятов стеблевой ржавчины пшеницы, в том числе уход за опытными растениями и оптимальный температурно-временной режим в период проведения экспериментов, подробно описаны в разных публикациях (Коновалова и др., 1977; Рсалиев, 2008; Jin et al., 2008, 2009; Olivera et al., 2015). Наиболее эффективным является выделение и размножение спор монопустульных изолятов гриба на восприимчивом сорте-накопителе в тепличных условиях за 2–3 месяца до использования.

Изоляты со спорами могут быть собраны с поверхности растения-хозяина на кусок гладкой сухой бумаги или алюминиевой фольги. После сборов споры высушивают (при 20–30 % относительной влажности), затем их можно хранить в контейнере. Существуют различные типы циклонных коллекторов для сбора спор. С помощью этих приборов можно собирать споры от незначительных (из отдельной урединии) до больших количеств (Рсалиев, 2008). Изучение расового состава *P. graminis* f. sp. *tritici* иллюстрирует рис. 1.

**Хранение урединиоспор гриба.** Существуют различные методы хранения спор в зависимости от требуемой продолжительности хранения и количества имеющихся спор. К настоящему времени имеются пять основных способов хранения спор ржавчины:

- Урединиоспоры стеблевой ржавчины можно хранить при комнатной температуре в течение нескольких недель в зависимости от влажности. Время хранения мо-



**Рис. 1.** Последовательность изучения расового состава стеблевой ржавчины пшеницы от сбора образцов гриба до хранения спор *P. graminis* f. sp. *tritici*.

*a* – пораженный сорт пшеницы в поле; *б* – гербарный образец инфицированного органа растения; *в* – выделенный и очищенный монопустульный изолят на восприимчивом сорте пшеницы; *з* – заражение сортов-дифференциаторов монопустульными изолятами гриба; *д* – сорта-дифференциаторы после инокуляции; *е* – различные типы инфекции на дифференциаторах; *ж* – собранная урединиоспора гриба; *з* – расфасовка спор в ампулы; *и* – вакуумная сушка (урединиоспоры в ампулах, вакуумная установка, вакуумметр, газовая горелка, аппарат Дарсенваль, аппарат Тесла); *к* – готовые урединиоспоры рас стеблевой ржавчины.

жет быть увеличено путем высушивания и поддержания спор при 20–30 % относительной влажности (Roelfs et al., 1992).

- **Замораживание.** После высушивания урединиоспоры могут храниться при 5–8 °С в течение различных периодов (недель или месяцев) в зависимости от базовых условий. Они могут быть запечатаны в герметичном воздухо- непроницаемом контейнере или храниться в эксикаторе. В холодильнике споры на высушенном стебле или листе можно хранить в течение месяца, однако такие условия не рекомендованы для спор с высокой влажностью

(30 % и более) (Коновалова и др., 1977; Жаппарова, Рсалиев, 2012).

- **Вакуумная сушка.** Вакуумное высушивание урединиоспор в ампулах позволяет хранить их до 10 лет и более. Высушивают споры при пониженном давлении (40–50 % вакуума) в течение 2–2.5 ч, после чего ампулы со спорами запаивают с использованием пламени горелки. После запайки ампулы проверяют на наличие вакуума, так как отсутствие изреженности воздуха приведет к потере жизнеспособности спор. Во время длительного хранения (более года) ампулы со спорами обычно держат при +4...+8 °С (Roelfs et al., 1992). Основным недостатком вакуумной сушки – это возможность образования в момент запаивания в ампуле мелких трещин, через которые в нее попадает влажный воздух, снижающий всхожесть спор.
- **Жидкий азот.** Многие лаборатории мира хранят споры стеблевой ржавчины в жидком азоте. Споры высушивают до 20–30 % относительной влажности и затем запечатывают в стеклянные ампулы или алюминиевые пакеты. Перед применением их подвергают тепловой обработке водой при 40 °С в течение 5–7 мин, для того чтобы прервать вызванную холодом спячку, покой. При обращении с жидким азотом необходимо соблюдать общепринятые меры предосторожности (Loegering et al., 1966).

- **Сверхнизкое замораживание.** При хранении спор при температуре ниже –50 °С их вирулентные свойства не теряются в течение 10 лет и более. Споры высушивают до 20–30 % относительной влажности и затем запечатывают в пластиковые мешки, стеклянные или пластиковые ампулы (Жаппарова, Рсалиев, 2012).

*Восстановление спор после хранения.* После длительного хранения урединиоспоровый материал для повышения его жизнеспособности необходимо дополнительно обработать. Существует два наиболее простых метода восстановления спор после хранения (Коновалова и др., 1977): 1) постепенное оводнение спор: урединиоспоры ржавчины пересыпают из ампул в пробирки, рассыпая их

тонким слоем по стенкам, затем помещают в эксикатор с высокой относительной влажностью воздуха (100 %) над водой, и через 24 ч материал готов к использованию; 2) термическая обработка: урединиоспоры ржавчины пересыпают из ампул в пробирки и прогревают в ультратермостате при температуре 50 °С и экспозиции 30 мин. Затем переносят их во влажную камеру (эксикатор со 100 % относительной влажностью воздуха), где выдерживают в течение 2–3 ч.

Таким образом, существуют различные методы хранения спор стеблевой ржавчины. При этом знание минимальных и максимальных сроков хранения урединиоспор дает дополнительную информацию о жизнеспособности ржавчины и помогает правильно организовывать работу по дифференциации рас *P. graminis* f. sp. *tritici*.

**Дифференциация рас по признаку вирулентности и молекулярным маркерам.** К настоящему времени разработаны различные сорта-дифференциаторы или методы дифференциации рас *P. graminis* f. sp. *tritici*. Впервые расы стеблевой ржавчины пшеницы были описаны в 1917 г. американскими фитопатологами (Stakman, Piemeical, 1917). Позднее предложенный Е. Stakman et al. (1962) метод дифференциации рас патогена стал значимым событием в области популяционной биологии ржавчинных грибов. По данному методу основным ключом определения рас возбудителя болезни является тип реакции сортов-дифференциаторов. В состав набора дифференциаторов входят сорта: Little Club, Marquis (Sr5, 7b, 18, 19, 20), Reliance (Sr5, 16, 18, 20), Kota (Sr7b, 18, 19, 28), Arnautka (Sr9d, a), Mindum (Sr9d, a, b), Spelmar (Sr9d, a, b), Kubanka (Sr9g, c), Acme (Sr9g, d), Einkorn (Sr21), Vernal (Sr9e), Khapli (Sr7a, 13, 14). Во многих случаях с одинаковым результатом использовано сокращенное число дифференциаторов, так называемый половинный набор, который состоит из шести сортов (Marquis, Reliance, Kota, Arnautka, Kubanka и Einkorn). Позже аналогичная система дифференциации была разработана в Канаде (Green, 1981), Австралии (Watson, Luig, 1963) и модифицирована в США (Roelfs, 1984).

В 1977 г. в СССР были утверждены «Методические рекомендации по изучению расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков», предназначенные для дифференциации популяций ржавчины зерновых культур (Коновалова и др., 1977). В основу идентификации рас легло определение типов инфекции на сортах-дифференциаторах или сортах-тестерах. Все изоляты, одинаково поражающие сорта, входящие в набор, идентифицируют как одну расу. Используя метод дифференциации, популяцию вида расчленяют на субъединицы, различающиеся по вирулентности, выявляют соотношение данных единиц в популяции и прослеживают закономерность ее изменчивости (Коновалова и др., 1977). Казахстанские ученые Г.Н. Куликова и В.Ш. Курбатова (1977б) для установления биотипов в пределах рас стеблевой ржавчины предложили пополнить основной набор дополнительными тест-сортами: Lee, Selkirk, Мироновская 808 и Безостая 1.

Усовершенствованным методом изучения расового состава гриба была генетическая дифференциация, по которой в качестве дифференциаторов использовали изогенные *Sr*-линии (Roelfs, Martens, 1988; Knott, 1990). Это

означает, что если новая раса заражает линию, имеющую ген *Sr5*, то она будет заражать все сорта, содержащие только этот ген устойчивости, и при высокой концентрации данной расы в популяциях уже не следует использовать ген *Sr5* в селекции новых сортов, так как они будут поражаться. В 1988 г. американские фитопатологи А. Roelfs и J. Martens разработали единую международную систему идентификации рас *P. graminis* f. sp. *tritici*. В свою систему дифференциаторов они включили три набора, состоящих из изогенных линий с отдельными генами устойчивости. Первый набор содержит *Sr5*, *Sr21*, *Sr9e*, *Sr7b*; второй – *Sr11*, *Sr6*, *Sr8a*, *Sr9g*; третий – *Sr36*, *Sr9b*, *Sr30*, *Sr17*. По данной системе ответные реакции растений на заражение стеблевой ржавчиной делятся на два типа: устойчивый – R (resistant) и восприимчивый – S (susceptible). По сочетанию реакций растений (R и S) каждой группе присваивается буквенный код. В результате каждая раса характеризуется индексом, состоящим из трех согласных букв английского алфавита (Roelfs, Martens, 1988).

Позже для детального изучения популяции стеблевой ржавчины в указанную систему был включен четвертый дополнительный набор с изогенными линиями, который содержит *Sr9a*, *Sr9d*, *Sr10* и *SrTmp* (Roelfs et al., 1993). Однако в 2008 г. установлено (Jin et al., 2008), что набор дифференциаторов, используемый в североамериканской системе номенклатуры рас стеблевой ржавчины, не определяет уникальную вирулентность расы Ug99 к *Sr31*, а также вариации внутри расы TTKS. Это потребовало пересмотра североамериканской системы обозначения рас *P. graminis* f. sp. *tritici* и привело к добавлению четырех дополнительных генов (*Sr24*, *Sr31*, *Sr38* и *SrMcN*) в качестве пятого набора. Предложенный набор дифференциаторов определяет вирулентность новой расы на *Sr31* и дифференцирует расу TTKS на две отдельные расы: TTKSK и TTKST. За некоторыми исключениями, расы, вирулентные к *Sr24*, *Sr31* или *Sr38*, редко встречаются в популяциях стеблевой ржавчины во всем мире (Jin et al., 2008).

Таким образом, увеличение набора за счет дополнительных изогенных линий привело к улучшению процесса идентификации рас болезни. Последняя система дифференциации рас в настоящее время является самой совершенной и используется для определения расового состава популяции стеблевой ржавчины пшеницы во многих странах мира (табл. 1).

Последние десять лет для генетического изучения популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* широко применяются молекулярные маркеры. Разработаны селективно-нейтральные SSR-маркеры (simple sequence repeats – простые повторяющиеся последовательности) для генотипирования изолятов патогена (Visser et al., 2009; Zhong et al., 2009). С использованием подобранных SSR-маркеров был изучен молекулярный полиморфизм региональных популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* в Эфиопии (Admassu et al., 2010) и Южной Африке (Visser et al., 2009). С помощью данного типа маркеров проанализированы раса Ug99 и ее варианты (Jin et al., 2009; Visser et al., 2009). Однако эти SSR-маркеры были неэффективны для дифференциации различных вариантов расы Ug99 (Singh et al., 2015).

Секвенирование полного генома изолята *P. graminis* f. sp. *tritici* в США (Duplessis et al., 2011) и повторное ис-

**Таблица 1.** Международный набор сортов-дифференциаторов для определения рас *P. graminis* f. sp. *tritici*

Набор	Ген	Линии и сорта-дифференциаторы	Родословная
1 <sup>a</sup>	<i>Sr5</i>	ISr5-Ra CI 14159	Thatcher/Chinese Spring
	<i>Sr21</i>	T. monococcum/8*LMPG-6 DK13	Einkorn CI 2433
	<i>Sr9e</i>	Vernstein PI 442914	Little Club//3* Gabo/2* Charter/3/3* Steinwedel/CI 7778
	<i>Sr7b</i>	ISr7b-Ra CI 14165	Hope/Chinese Spring
2 <sup>a</sup>	<i>Sr11</i>	Yalta PI 155433	Kenya C6402/Pusa4//Dundee
	<i>Sr6</i>	ISr6-Ra CI 14163	Red Egyptian/Chinese Spring
	<i>Sr8a</i>	Mentana W1124 PI 221154	Rieti/Wilhelmina//Akagomughi
	<i>Sr9g</i>	Acme CI 5284	Selection from Kubanka (CI 1516)
3 <sup>a</sup>	<i>Sr36</i>	W2691SrTt-1 CI 17385	CI 12632 <i>T. timopheevii</i>
	<i>Sr9b</i>	Prelude*4/2/Marquis*6/Kenya 117A	Kenya 117A
	<i>Sr30</i>	Festiguay W2706 PI 330957	Festival/Uruguay C10837
	<i>Sr17</i>	Prelude/8*Marquis*2/2/Esp 518/9	Esp 518/9
4 <sup>b</sup>	<i>Sr9a</i>	ISr9a-Ra CI 14169	Red Egyptian/Chinese Spring
	<i>Sr9d</i>	ISr9d-Ra CI 14177	Hope/Chinese Spring
	<i>Sr10</i>	W2691Sr10 CI 17388	Marquis*4/Egypt NA95/2/2*W2691
	<i>SrTmp</i>	CnsSrTmp	Triumph 64 (CI 13679)/Chinese Spring
5 <sup>b</sup>	<i>Sr24</i>	LcSr24Ag	Little Club/Agent (CI 13523)
	<i>Sr31</i>	Kavkaz/Federation4	Kavkaz
	<i>Sr38</i>	Trident	Spear*4/VPM (PI 519303)
	<i>SrMcN</i>	McNair 701 (CI 15288)	Неизвестно

<sup>a</sup> Рекомендовано в (Roelfs, Martens, 1988); <sup>b</sup> (Roelfs et al., 1993); <sup>c</sup> (Jin et al., 2008).

пользование нескольких дополнительных изолятов послужили мощным инструментом для генетических исследований гриба и разработки новых молекулярных диагностических методов. При использовании данных этой геномной последовательности был создан новый диагностический метод на основе ПЦП (Szabo, 2012). Метод очень специфичен для оценки генетической вариабельности в популяциях стеблевой ржавчины и способен дифференцировать разные варианты расы Ug99 (Singh et al., 2015).

Для анализа изолятов *P. graminis* f. sp. *tritici* разработан другой методический подход с применением SNP-маркеров. Так, проведен SNP-анализ для генотипирования изолятов гриба в Германии (Olivera Firpo et al., 2017). Однако для обнаружения новых агрессивных рас и изучения эффективности генов устойчивости *Sr* основная информация может быть получена пока с использованием признака вирулентности.

### Раса Ug99 и ее варианты

Раса Ug99 включает в себя несколько вариантов, которые между собой различаются по одному или нескольким генам вирулентности/авирулентности. К настоящему времени известно 13 рас (TTKSK, TTKSF, TTKST, TTTSK, TTKSP, PTKSK, PTKST, TTKSF+, TTKTT, TTKTK, TTHSK, PTKTK, TTHST), принадлежащих к серии Ug99, которые были обнаружены в 13 странах, что указывает на то, что патоген продолжает развиваться и расширяться в географическом диапазоне (Singh et al., 2015; [\[rusttracker.cimmyt.org/?page\\\_id=22\]\(http://rusttracker.cimmyt.org/?page\_id=22\)\). Особенностью первой расы Ug99 \(TTKSK\) является ее вирулентность к сортам и линиям с геном \*Sr31\*, переданным от ржи \(\*Secale cereale\* L.\) в виде хромосомной транслокации 1BL/1RS \(Pretorius et al., 2000; Wanyera et al., 2006\). Ген устойчивости к ржавчине \*Sr31\*, производный от сорта ржи Petkus, во всем мире использован в яровых, факультативных и озимых сортах пшеницы благодаря распространению сортов Аврора, Кавказ и Lovrin \(Zeller, Hsam, 1983\). Однако устойчивость пшеницы к листовой, желтой ржавчине и мучнистой росе вскоре после внедрения транслокации 1BL/1RS во многих пшеничных регионах становилась неэффективной. Ген \*Sr31\* оставался основным компонентом устойчивости сортов пшеницы к стеблевой ржавчине до тех пор, пока не были выделены вирулентные изоляты \*P. graminis\* f. sp. \*tritici\* в Уганде в 1998 г. \(Pretorius et al., 2000\).](http://</a></p>
</div>
<div data-bbox=)

В 2006 и 2007 гг. были обнаружены новые варианты расы Ug99 в Кении, поражающие сорта с генами *Sr24* (TTKST) и *Sr36* (TTTSK) (Jin et al., 2008, 2009). В 2009 г. выявлена раса PTKST в Южной Африке с комбинированными генами вирулентности *Sr31* и *Sr24* (Pretorius et al., 2010). С 2010 г. отдельные расы в группе Ug99 выделены в расширенном диапазоне. В частности, раса TTTSK обнаружена в трех дополнительных странах, включая Эфиопию, Уганду и Руанду, как и раса PTKST, обнаруженная еще в трех странах, включая Эритрею, Мозамбик и Зимбабве (Singh et al., 2015). В группе Ug99 одной из самых интригующих рас является TTKSF, которая ави-

рулентна для гена *Sr31*. Она была впервые обнаружена в Южной Африке в 2000 г. (Boshoff et al., 2002) и отличается от местных рас по вирулентности к генам *Sr8b* и *Sr38*.

К настоящему времени раса Ug99 и ее варианты выявлены в Египте, Эфиопии, Эритрее, Иране, Кении, Мозамбике, Руанде, Южной Африке, Судане, Танзании, Уганде, Йемене и Зимбабве (Singh et al., 2015; [http://rusttracker.cimmyt.org/?page\\_id=22](http://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=22)). Египет – самая последняя страна из перечисленных, где обнаружена раса Ug99 (Singh et al., 2015; Patpour et al., 2016).

R. Singh с соавторами (2008, 2011, 2015) в обзорных статьях показал значимость, возникновение, эволюцию и географическое распространение расовой группы Ug99 через регулярные промежутки времени. В каждом обзоре представлена обновленная информация о последнем известном статусе группы Ug99 и основных моментах изменений патогена с 2010 г.

### Другие распространенные расы стеблевой ржавчины

В настоящее время фитопатологи активно занимаются выявлением и мониторингом других рас, опасных для коммерческих сортов пшеницы, в результате чего были обнаружены различные расы с широким географическим охватом. В 2013–2014 гг. в южной части Эфиопии произошла серьезная эпидемия стеблевой ржавчины, вызванная появлением новой расы ТКТТФ на широко возделываемом сорте пшеницы Дигалу (Olivera et al., 2015), в связи с чем данную расу в некоторых случаях называют Digalu. При этом раса ТКТТФ по генетической структуре абсолютно отличается от Ug99 и имеет следующую формулу вирулентности (авирулентный/вирулентный): *Sr11*, *Sr24*, *Sr31/Sr5*, *Sr6*, *Sr7b*, *Sr8a*, *Sr9a*, *Sr9b*, *Sr9d*, *Sr9e*, *Sr9g*, *Sr10*, *Sr17*, *Sr21*, *Sr30*, *Sr36*, *Sr38*, *SrTmp* и *SrMcN*. Отдельные сорта и линии пшеницы, устойчивые к вариантам расы Ug99, являются восприимчивыми к расе ТКТТФ (Olivera et al., 2015). ТКТТФ и ее близкородственные расы выявлены в Турции (Mert et al., 2012), Германии (Olivera Figo et al., 2017), Иране, Ливане, Эфиопии и Египте (Singh et al., 2015). Германские изоляты ТКТТФ фенотипически отличались от изолятов ТКТТФ из Эфиопии и Турции (Olivera Figo et al., 2017). В последний раз данная раса была зарегистрирована в Великобритании, поэтому предполагают, что раса ТКТТФ воздушными потоками распространена по всей Европе (Lewis et al., 2018).

В 2016 г. на итальянском острове Сицилия была обнаружена еще одна вирулентная раса ТТТТФ на твердой пшенице (Bhattacharya, 2017). Исследователи из «Глобальной инициативы по ржавчине (Global Rust Initiative – GRI)» выразили в своем докладе серьезную озабоченность тем, что ТТТТФ может поражать не только твердую пшеницу и мягкую пшеницу. Раса ТТТТФ имеет сложную вирулентность, но она тоже не связана с расой Ug99 и авирулентна к генам *Sr31*, *Sr24* и *Sr25*.

Происхождение рас ТКТТФ и ТТТТФ неизвестно, в связи с чем необходимо провести анализ изолятов гриба в Африке, на Ближнем Востоке и в Центральной Азии (Singh et al., 2015; Bhattacharya, 2017).

На территории бывшего Советского Союза идентификация расового состава стеблевой ржавчины пшеницы

проводилась с 1937 г. В частности, А.С. Барменков (1939) в течение двух сезонов в разных регионах СССР обнаружил 9 физиологических рас гриба. Затем научные работы в этой области были прекращены и возобновлены только в 1959 г. (Коновалова и др., 1970).

В Казахстане на протяжении длительного времени изучение генофонда вирулентности и расового состава стеблевой, желтой и листовой ржавчины проводится в Научно-исследовательском институте проблем биологической безопасности (НИИПББ). С 1965 по 2005 г. для идентификации рас возбудителя стеблевой ржавчины здесь использовали старый стандартный набор сортодифференциаторов (Stakman et al., 1962; Коновалова и др., 1977). В результате популяция возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы в 1965 и 1966 гг. в регионах Казахстана и Западной Сибири представлена большим количеством рас, однако преобладали расы 17, 21, 34, 40, 77, которые характеризуются значительной агрессивностью на районированных сортах яровой пшеницы (Куликова, Юрчикова, 1971). Изучая выживаемость рас стеблевой ржавчины в смеси на различных сортах пшеницы, ученые установили способность рас 17 и 21 вытеснять другие расы в популяции, что объясняет постоянное и повсеместное их распространение (Куликова, Курбатова, 1977а).

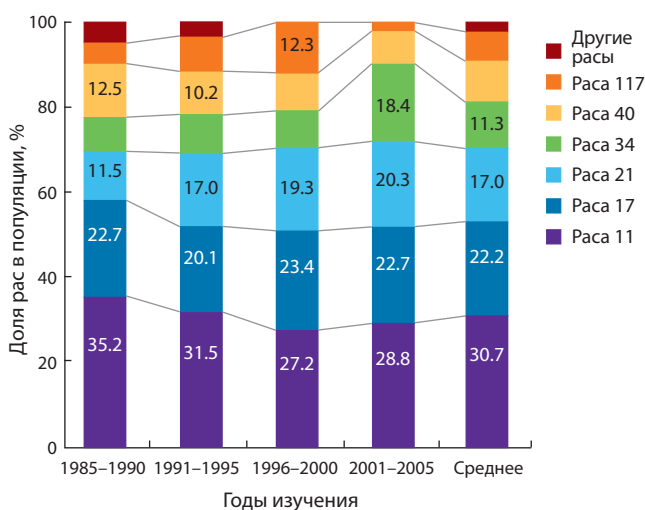
Изучение спор возбудителя стеблевой ржавчины, собранных в 1985–2005 гг. в зерносеющих регионах Казахстана, показало относительную идентичность расового состава популяции этого гриба. В эцидиопопуляции были зарегистрированы расы 11, 17, 21, 34. Уредопопуляция гриба по расовому составу была разнообразной: кроме уже указанных четырех рас, были дифференцированы расы 1, 15, 24, 40, 53, 77, 83, 95, 110, 117, 207, 228. Таким образом, на территории Казахстана в этот период были определены 16 рас стеблевой ржавчины (табл. 2), дифференцированных по старой методике (Рсалиев и др., 2005; Рсалиев, 2008).

В 1985–2005 гг. на посевах пшеницы в Казахстане преобладающее положение занимали расы 11, 17, 21 и 34, в отдельные годы увеличена доля рас 40 и 117. Кроме того, в популяции 1985–1990 и 1991–1995 гг. обнаружены и другие расы (см. табл. 2), встречаемость каждой из которых не превышает 5 % (рис. 2).

В Казахстане с 2006 г. дифференциация рас стеблевой ржавчины пшеницы осуществляется по методу (Roelfs, Martens, 1988), согласно которому расовый состав патогена определяется с использованием 12 изогенных линий с генами *Sr5*, *Sr21*, *Sr9e*, *Sr7b*, *Sr11*, *Sr6*, *Sr8a*, *Sr9g*, *Sr36*, *Sr9b*, *Sr30* и *Sr17*. Для повышения дифференцирующей способности стеблевой ржавчины в состав дифференциаторов включен дополнительный четвертый набор (*Sr24*, *Sr25*, *Sr27*, *Sr32*). Полученные с использованием упомянутого метода результаты показаны в наших предыдущих публикациях (Рсалиев, 2008, 2011; Рсалиев et al., 2010). В частности, выявлено, что в 2006–2007 гг. казахстанская популяция стеблевой ржавчины содержала сильно вирулентные расы, представляющие опасность для коммерческих сортов пшеницы в республике. Как ранее отмечено, в указанный период в северных регионах Казахстана произошло заметное развитие патогена (Рсалиев, 2008; Kokhmetova et al., 2011; Койшыбаев, 2018). Отдельные

**Таблица 2.** Расовый состав популяции *P. graminis* f. sp. *tritici* в Казахстане в 1985–2005 гг.

Источник инфекции (культура, сорт, дикий злак)	Реакция на сортах-дифференциаторах, балл												Раса
	Little club	Marquis	Reliance	Kota	Arnautka	Mindum	Spelmar	Kubanka	Acme	Eincorn	Vernal	Khapli	
Пшеница мягкая, Целинная ЗС	4	4	0	3	1	1	1	3	3	3	0	1	1
Пшеница мягкая, Саратовская 29	4	4	3+	3	4	4	4	3	3	3	1	1	11
Пшеница мягкая, Казахстанская 4	4	4	4	3-	4	4	4	3-	3-	4	4	1	15
Пшеница мягкая, Омская 19, Акмола 2	4	4	0	3	4	4	4	3-	4	3	0-1	0-1	17
Пшеница мягкая, Целинная юбилейная, Акмола 2	4	4	0	3	4	4	4	4	3	1+	0	1	21
Пшеница твердая, Безенчукская 139	4	4	0	2	4	4	4	3	3	3	1	0	24
Пшеница мягкая, Акмола 2	4	4	4	4	4	4	4	4	3	1	0-1	0-1	34
Пшеница мягкая, Казахстанская 17, Акмола 2	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0	4	1-	40
Пырей ползучий	4	2+	0	1	4	4	4	4	4	3+	3+	1	53
Пшеница мягкая, Казахстанская 19	4	4	3-	3-	3-	3-	3-	4-	3+	1+	X	1	77
Волоснец ситниковый	4	1+	3-	1-	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	1	83
Пырей ползучий	4	2	3+	1	4	4	4	4	3+	1	1	1	95
Пырей бескорневищный	4	4	3	3-	3+	3+	3+	3+	3+	3	X	1	110
Пшеница мягкая, Целинная ЗС, Акмола 2	4	4	0	0;	4-	4-	4-	4-	4	3+	3+	1-	117
Пшеница мягкая, Омская 19	4	2-	0	3-	4	4	4	4	4	1-	1-	1-	207
Пшеница мягкая, Казахстанская 10	4	2	3	0	4	4	4	1	1	3	0	0	228

**Рис. 2.** Встречаемость рас *P. graminis* f. sp. *tritici* на посевах пшеницы в Казахстане.

расы были вирулентными ко всем изученным изогенным *Sr*-линиям (Рсалиев, 2008), имеющимся в составе североамериканской номенклатуры рас *P. graminis* f. sp. *tritici* (Roelfs, Martens, 1988). Аналогичные результаты получены другими исследователями, в частности в 2003 г. в штате Техас (США) обнаружена раса ТТТТ, обладающая вирулентностью ко всем 16 генам-дифференциаторам стеблевой ржавчины пшеницы (*Sr5*, *21*, *9e*, *7b*, *11*, *6*, *8a*, *9g*, *36*, *9b*, *30*, *17*, *9a*, *9d*, *10*, *Tmp*) (Jin, 2005).

В работе (Skolotneva et al., 2013) показано, что в центральных регионах России часто обнаруживаются расы

возбудителя болезни, вирулентные к линиям *Sr*: *5*, *21*, *9e*, *7b*, *6*, *8a*, *9g*, *36*, *30*, *9a*, *9d*, *10*, *Tmp*, *38*, *Wld*. Следует отметить, что до настоящего времени при изучении расового состава гриба в Казахстане (Рсалиев, 2008, 2011; Rsaliyev et al., 2010) не использованы основные изогенные линии (*Sr9a*, *Sr9d*, *Sr10*, *SrTmp*, *Sr31*, *Sr38* и *SrMcN*), дифференцирующие расы Ug99, ТКТТФ и ТТТТФ, согласно рекомендации (Jin et al., 2008). По этой причине пока невозможно определить группу или сходство казахстанских рас гриба с известными расами патогена в мире (Ug99, ТКТТФ, ТТТТФ или др.). Для выяснения данного вопроса и с учетом ухудшающейся фитопатологической обстановки, связанной с эпидемиями стеблевой ржавчины в основных зерносеющих регионах Казахстана, нами начато исследование коллекционных и современных изолятов гриба с использованием последнего набора сортов-дифференциаторов по североамериканской номенклатуре рас *P. graminis* f. sp. *tritici*.

К настоящему времени в НИИПБ в результате многолетних работ создана коллекция ржавчинных грибов, в которой имеются исторические и современные изоляты *P. graminis* f. sp. *tritici*, собранные в разное время из десяти регионов Казахстана, семи регионов России и двух регионов Кыргызстана. Для определения сходства казахстанских рас с новыми вирулентными расами ТКТТФ и ТТТТФ в состав системы дифференциаторов включили также линии с геном *Sr13*, которого нет в составе североамериканской номенклатуры рас *P. graminis* f. sp. *tritici* (Roelfs, Martens, 1988; Roelfs et al., 1993; Jin et al., 2008). Ген *Sr13* изначально был идентифицирован из твердой пшеницы (*Triticum turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Husn.), затем интрогрессирован в геном мягкой пшеницы (Knott,



1990). Локализован на хромосоме 6AL, источником гена является сорт Kharpli (*T. durum*), тестирующая линия – Kharstein/9\*LMPG (Knott, 1990). Данный ген проявляет устойчивость ко многим расам в группе Ug99 (типы инфекции варьируют от 2 до 2+) (Jin et al., 2007).

### Роль барбариса при генерации новых рас *P. graminis* f. sp. *tritici*

В отдельных странах исследуется состав популяций возбудителя на видах барбариса (*Berberis* spp.), который служит альтернативным хозяином стеблевой ржавчины пшеницы и где происходит половая рекомбинация, приводящая к возникновению новых вирулентных рас патогена (Jin, 2011; Skolotneva et al., 2013). Некоторые североамериканские расы стеблевой ржавчины, а именно расы 56, 15B и QCC, первоначально обнаружены на барбарисе и впоследствии стали источниками широкомасштабных эпидемий патогена (Jin, 2011). Однако к стеблевой ржавчине восприимчивы не все виды барбариса. Как известно, из ранее выявленных в Южной Африке видов барбариса восприимчивы к стеблевой ржавчине только *B. holstii* и *B. vulgaris* (Glen, 2002). В этой стране недавно обнаружены два чужеродных вида барбариса – *B. julianae* и *B. aristata*, распространяющихся в естественных экосистемах, однако их устойчивость к данному патогену пока не изучена (Keet et al., 2016).

В Казахстане на барбарисе развиваются ржаная и овсяная формы возбудителя стеблевой ржавчины, пшеничная же форма встречается крайне редко. Поэтому здесь барбарис не имеет существенного значения в распространении инфекции в посевах пшеницы (Джембаев и др., 1974). По данным (Абиев, Есенгулов, 1995), из десяти видов барбариса, произрастающих в Казахстане, только на пяти отмечено развитие гриба. В то же время наблюдения М. Койшыбаева в 1996–2000 гг. в дендропарке возле пос. Шортанды (Акмолинская область) показали, что на барбарисе во второй и третьей декадах мая развиваются спермогонии и эции стеблевой ржавчины. В 1999 г., несмотря на слабое ее развитие на промежуточном хозяине, стеблевой ржавчиной был сильно поражен (до 50–75 %) волоснец ситниковый (Койшыбаев, 2018). Кроме пшеницы и барбариса, основными питающими растениями стеблевой ржавчины являются: ячмень посевной (*Hordeum vulgare* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* L.), пырей коленчатый (*E. geniculata* Nevski), пырей промежуточный (*E. intermedia* Nevski), волоснец сибирский (*Elymus sibiricus* L.), волоснец ситниковый (*El. junceus* L.), житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum* L.) (Койшыбаев, 2018). Следовательно, высокий инфекционный потенциал гриба, поддерживающийся в природе на дикорастущих злаках, не исключает массового проявления стеблевой ржавчины при благоприятных условиях. Также существует необходимость постоянного мониторинга развития патогена на промежуточном хозяине (видах барбариса).

Анализ литературных источников свидетельствует об актуальности проблемы популяционных исследований возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы, механизмов изменчивости патогена для разработки научно обоснованной генетической защиты пшеницы от болезни. В насто-

ящее время во многих странах мира проводится широко-масштабная научная работа и достигнут определенный успех, связанный с идентификацией рас *P. graminis* f. sp. *tritici*. Новые данные позволяют сотрудникам селекционных и биотехнологических центров эффективнее вести селекционную работу по получению форм пшеницы, устойчивых к наиболее вирулентным расам болезни, отбирать наиболее перспективных доноров устойчивости в селекционном процессе.

### Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Республики Казахстан в рамках программы грантового финансирования на 2018–2020 гг. (грант № AP05132236) и Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан в рамках программно-целевого финансирования на 2018–2020 гг. (ИРН BR06249329).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Список литературы / References

- Абиев С.А., Есенгулова Б.Ж. Роль промежуточных хозяев ржавчинных грибов злаков. Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1995;8:36-47. [Abiyev S.A., Esengulova B.Zh. The role of intermediate hosts of cereal rust fungi. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki Kazakhstana = Bulletin of Agricultural Sciences of Kazakhstan. 1995;8:36-47. (in Russian)]
- Барменков А.С. Выявление физиологических рас *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Докл. ВАСХНИЛ. 1939;10:20-22. [Barmenkov A.S. Identification of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* physiological races. Doklady VASKHNIL = Reports of the Academy of Agricultural Sciences. 1939;10:20-22. (in Russian)]
- Джембаев Ж.Т., Бубенцов С.Т., Турапин В.П. Барбарис и его роль как промежуточного стеблевой ржавчины злаков. Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1974;7:110-112. [Dzhiyembayev Zh.T., Bubenzov S.T., Turapin V.P. Barberry and its role as an intermediate host of cereal stem rust. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki Kazakhstana = Bulletin of Agricultural Sciences of Kazakhstan. 1974;7:110-112. (in Russian)]
- Жаппарова Г.А., Рсалиев Ш.С. Криоконсервация и сохранение биологических свойств фитопатогенных грибов. Исследование, результаты. 2012;4:12-17. [Zhapparova G.A., Rsaliyev Sh.S. Cryopreservation and preservation of the biological properties of fungal plant pathogens. Issledovanie, Rezultaty = Research, Results. 2012;4:12-17. (in Russian)]
- Койшыбаев М. Болезни пшеницы. Анкара: ФАО, 2018. [Koishybaev M. Wheat Diseases. Ankara: FAO, 2018. (in Russian)]
- Коновалова Н.Е., Семенова Л.П., Сорокина Г.К., Щекоткова Т.В., Суздальская М.В., Буканова В.К., Жемчужина А.И., Горбунова Ю.В., Рогожина Э.М., Соломатин Д.А., Королева Л.А., Щелко Л.Г. Методические рекомендации по изучению расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков. М.: ВАСХНИЛ, 1977. [Konovalova N.Ye., Semenova L.P., Sorokina G.K., Shchekotkova T.V., Suzdalskaya M.V., Bukanova V.K., Zhemchuzhina A.I., Gorbunova Yu.V., Rogozhina E.M., Solomatina D.A., Koroleva L.A., Shchelko L.G. Guidelines for studying the race range of the causative agents of cereal rusts. Moscow: VASKHNIL, 1977. (in Russian)]
- Коновалова Н.Е., Суздальская М.В., Жемчужина А.И. Динамика расового состава возбудителей ржавчинных заболеваний хлебных злаков в СССР. Микология и фитопатология. 1970;4(2): 107-121. [Konovalova N.Ye., Suzdalskaya M.V., Zhemchuzhina A.I. Changes in the race range of cereal rusts in the USSR. Mikologiya i Fitopa-

- tologiya = Mycology and Phytopathology. 1970;4(2):107-121. (in Russian)]
- Куликова Г.Н., Курбатова В.Ш. Выживаемость рас стеблевой ржавчины в смеси на различных сортах пшеницы. Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1977а;6:40-42.
- [Kulikova G.N., Kurbatova V.Sh. The survival rate of stem rust races in a mixture of different wheat varieties. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki Kazakhstana = Bulletin of Agricultural Sciences of Kazakhstan. 1977а;6:40-42. (in Russian)]
- Куликова Г.Н., Курбатова В.Ш. Определение биотипов стеблевой ржавчины пшеницы из разных географических зон. Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1977б;7:38-40.
- [Kulikova G.N., Kurbatova V.Sh. Identification of stem rust biotypes of wheat from different geographical areas. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki Kazakhstana = Bulletin of Agricultural Sciences of Kazakhstan. 1977б;7:38-40. (in Russian)]
- Куликова Г.Н., Юрчикова Т.И. О расах стеблевой ржавчины пшеницы в 1965–1966 гг. Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1971;3:118-123.
- [Kulikova G.N., Yurchikova T.I. On the races of wheat stem rust in 1965–1966. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki Kazakhstana = Bulletin of Agricultural Sciences of Kazakhstan. 1971;3:118-123. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Шаманин В.П., Волкова Г.В., Гайнуллин Н.Р., Анисимова А.В., Галингер Д.Н., Лазарева Е.Н., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе UG99, в России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167.
- [Lapochkina I.F., Baranova O.A., Shamanin V.P., Volkova G.V., Gainullin N.R., Anisimova A.V., Galinger D.N., Lazareva E.N., Gladkova E.V., Vaganova O.F. The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including the Ug99 race, in Russia. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2017;7(3):308-317. DOI 10.1134/S207905971703008X.]
- Мироненко Н.В. Современные достижения в изучении генетической структуры популяций фитопатогенных грибов. Успехи соврем. биологии. 2004;124(3):234-245.
- [Mironenko N.V. Advances in the study of the genetic structure of phytopathogenic fungi populations. Uspekhi Sovremennoy Biologii = Biology Bulletin Reviews. 2004;124(3):234-245. (in Russian)]
- Плахотник В.В. Стеблевая ржавчина на севере Казахстана и устойчивость к ней образцов коллекции яровой пшеницы. Труды V Всесоюз. совещ. по иммунитету растений. Киев, 1969;3:72-75.
- [Plakhotnik V.V. Stem rust in Northern Kazakhstan and resistance to it in accessions of a spring wheat collection. Proceedings of the 5th All-Union Workshop on Plant Immunity. Kiev, 1969;3:72-75. (in Russian)]
- Рсалиев А.С. Патотипы стеблевой ржавчины пшеницы в Казахстане. Защита и карантин растений. 2011;10:41.
- [Rsaliyev A.S. Pathotypes of wheat stem rust in Kazakhstan. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2011; 10:41. (in Russian)]
- Рсалиев Ш.С. Новые патотипы стеблевой ржавчины пшеницы в Казахстане и их вирулентность к зерновым культурам. Защита и карантин растений в Казахстане. 2008;1:7-12.
- [Rsaliyev Sh.S. New wheat stem rust pathotypes in Kazakhstan and their virulence to cereals. Zashchita i Karantin Rasteniy v Kazakhstane = Plant Protection and Quarantine in Kazakhstan. 2008;1:7-12. (in Russian)]
- Рсалиев Ш.С., Койшыбаев М.К., Моргунов А.И., Колмер Дж. Анализ состава популяции стеблевой и листовой ржавчины пшеницы на территории Казахстана. Современные проблемы защиты и карантина растений: Сб. статей междунар. науч.-практ. конф. Алматы, 2005;267-272.
- [Rsaliyev Sh.S., Koyshybayev M.K., Morgunov A.I., Kolmer Dzh. Analysis of the composition of wheat stem and leaf rust population in Kazakhstan. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference “Current Issues in Plant Protection and Quarantine”. Almaty, 2005;267-272. (in Russian)]
- Рсалиев Ш.С., Савинков А.Ф. Коллекции фитопатогенных грибов и пути их использования в биотехнологических программах. Биотехнология. Теория и практика. 1998;1-2:142.
- [Rsaliyev Sh.S., Savinkov A.F. Collections of phytopathogenic fungi and ways of their use in biotechnological programs. Biotechnologiya. Teoriya i Praktika = Biotechnology. Theory and Practice. 1998; 1-2:142. (in Russian)]
- Санин С.С., Кайдаш А.С., Чуприна В.П., Бабина Ф.А. Репродуктивная способность гриба *P. graminis* f. sp. *tritici* на сортах пшеницы с разной устойчивостью к стеблевой ржавчине. Микология и фитопатология. 1978;12(2):68-71.
- [Sanin S.S., Kaydash A.S., Chuprina V.P., Babina F.A. Reproductive ability of the fungus *P. graminis* f. sp. *tritici* on wheat varieties differing in stem rust resistance. Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology. 1978;12(2):68-71. (in Russian)]
- A Global Wheat Rust Monitoring System. Available at <http://rusttracker.cimmyt.org>
- Admassu B., Friedt W., Ordon F. Genetic characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* populations from Ethiopia by SSRs. J. Phytopathol. 2010;158:806-812. DOI 10.1111/j.1439-0434.2010.01702.x.
- Bhattacharya S. Deadly new wheat disease threatens Europe’s crops. Nature. 2017;542:145-146. DOI 10.1038/nature.2017.21424.
- Boshoff W.H.P., Pretorius Z.A., Van Niekerk B.D., Komen J.S. First report of virulence in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* to wheat stem rust resistance genes *Sr8b* and *Sr38* in South Africa. Plant Dis. 2002; 86:922. DOI 10.1094/PDIS.2002.86.8.922B.
- Dean R., Van Kan J.A.L., Pretorius Z.A., Hammond-Kosack K., Di Pietro A., Spanu P., Rudd J.J., Dickman M., Kahmann R., Ellis J., Foster G.D. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. Mol. Plant Pathol. 2012;13:414-430. DOI 10.1111/j.1364-3703.2011.00783.x.
- Duplessis S., Cuomo C.A., Lin Y.-C., Aerts A., Tisserant E., Veneault-Fourrey C., Joly D.L., Hacquard S., Amselem J., Cantarel B.L., Chiu R., Coutinho P.M., Feu N., Field M., Frey P., Gelhaye E., Goldberg J., Grabherr M.G., Kodira C.D., Kohler A., Kues U., Lindquist E.A., Lucas S.M., Mago R., Mauceli E., Morin E., Murat C., Pangilinan J.L., Park R., Pearson M., Quesneville H., Rouhier N., Sakthikumar S., Salamov A.A., Schmutz J., Selles B., Shapiro H., Tanguay P., Tuskan G.A., Henrissat B., van de Peer Y., Rouzè P., Ellis J.G., Dodds P.N., Schein J.E., Zhong S., Hamelin R.C., Grigoriev I.V., Szabo L.J., Martin F. Obligate biotrophy features unraveled by the genomic analysis of rust fungi. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2011;108:9166-9171. DOI 10.1073/pnas.1019315108.
- German S.E., Barcellos A., Chaves M., Kohli M., Campos P., de Viedma L. The situation of common wheat rusts in the Southern Cone of America and perspectives for control. Aust. J. Agric. Res. 2007;58: 620-630. DOI 10.1071/AR06149.
- Glen H.F. Cultivated Plants of Southern Africa. Jacana, Johannesburg, 2002.
- Green G.J. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis tritici* in Canada. Can. J. Plant Pathol. 1981;3:33-39. DOI 10.1080/07060668109501400.
- Jin Y. Races of *Puccinia graminis* identified in the United States during 2005. Plant Dis. 2005;89(10):1125-1127. DOI 10.1094/PD-89-1125.
- Jin Y. Role of *Berberis* spp. as alternate hosts in generating new races of *Puccinia graminis* and *P. striiformis*. Euphytica. 2011;179:105-108. DOI 10.1007/s10681-010-0328-3.
- Jin Y., Singh R.P., Ward R.W., Wanyera R., Kinyua M., Njau P., Fetch T., Pretorius Z.A., Yahyai A. Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2007;91:1096-1099. DOI 10.1094/PDIS-91-9-1096.
- Jin Y., Szabo L.J., Pretorius Z.A., Singh R.P., Ward R., Fetch T., Jr. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* with in race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2008;92:923-926. DOI 10.1094/PDIS-92-6-0923.

- Jin Y., Szabo L.J., Rouse M., Fetch T., Pretorius Z.A., Singh R.P., Wanyera R., Njau P. Detection of virulence to resistance gene *Sr36* within race TTKS lineage of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2009;93:367-370. DOI 10.1094/PDIS-93-4-0367.
- Keet J.-H., Cindi D.D., du Preez P.J. Assessing the invasiveness of *Berberis aristata* and *B. julianae* (Berberidaceae) in South Africa: Management options and legal recommendations. S. Afr. J. Bot. 2016;105:288-298. DOI 10.1016/j.sajb.2016.04.012.
- Knott D.R. Can losses from wheat stem rust be eliminated in North America. Crop Sci. 1971;11(1):97-99. DOI 10.2135/cropsci1971.0011183X001100010033x.
- Knott D.R. Near-isogenic lines of wheat carrying genes for stem rust resistance. Crop Sci. 1990;30:901-905. DOI 10.2135/cropsci1990.0011183X003000040029x.
- Kokhmetova A., Morgunov A., Rsaliev S., Rsaliev A., Yessenveko G., Typina L. Wheat germplasm screening for stem rust resistance using conventional and molecular techniques. Czech J. Genet. Plant Breed. 2011;47:146-154. DOI 10.17221/3270-CJGPB.
- Lewis C.M., Persoons A., Bebbler D.P., Kigathi R.N., Maintz J., Findlay K., Bueno-Sancho V., Corredor-Moreno P., Harrington S.A., Kangara N., Berlin A., Garcia R., Germán S.E., Hanzalová A., Hodson D.P., Hovmöller M.S., Huerta-Espino J., Imtiaz M., Mirza J.I., Justesen A.F., Niks R.E., Omrani A., Patpour M., Pretorius Z.A., Roohparvar R., Sela H., Singh R.P., Steffenson B., Visser B., Fenwick P.M., Thomas J., Wulff B.B., Saunders D.G.O. Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. Communications Biology. 2018;1:13. DOI 10.1038/s42003-018-0013-y.
- Loegering W.O., Harmon D.L., Clark W.A. Storage of urediospores of *Puccinia graminis tritici* in liquid nitrogen. Plant Dis. Rep. 1966;50:502-506.
- McDonald B.A. The population genetics of fungi: tools and techniques. Phytopathology. 1997;87:148-453. DOI 10.1094/PHYTO.1997.87.4.448.
- Mert Z., Karakaya A., Dusunceli F., Akan K., Cetin L. Determination of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* races of wheat in Turkey. Turk. J. Agric. For. 2012;36:107-120. DOI 10.3906/tar-1010-1278.
- Olivera P., Newcomb M., Szabo L.J., Rouse M., Johnson J., Gale S., Luster D.G., Hodson D., Cox J.A., Burgin L., Gilligan C.A., Patpour M., Justesen A.F., Hovmöller M.S., Woldeab G., Hailu E., Hundie B., Tadesse K., Pumphrey M., Singh R.P., Jin Y. Phenotypic and genotypic characterization of race TKTF of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* that caused a wheat stem rust epidemic in southern Ethiopia in 2013–14. Phytopathology. 2015;105:917-928. DOI 10.1094/PHYTO-11-14-0302-FI.
- Olivera Firpo P., Newcomb M., Flath K., Sommerfeldt-Impe N., Szabo L., Carter M., Luster D., Jin Y. Characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* isolates derived from an unusual wheat stem rust outbreak in Germany in 2013. Plant Pathol. 2017;66:1258-1266. DOI 10.1111/ppa.12674.
- Park R.L. Stem rust of wheat in Australia. Aust. J. Agric. Res. 2007;58:558-566. DOI 10.1071/AR07117.
- Patpour M., Hovmöller M.S., Shahin A.A., Newcomb M., Olivera P., Jin Y., Luster D., Hodson D., Nazari K., Azab M. First report of the Ug99 race group of wheat stem rust, *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, in Egypt in 2014. Plant Dis. 2016;100(4):863. DOI 10.1094/PDIS-08-15-0938-PDN.
- Peturson B. Wheat rust epidemics in western Canada in 1953, 1954 and 1955. Can. J. Plant Sci. 1958;38(1):16-28. DOI 10.4141/cjps58-004.
- Pretorius Z.A., Bender C.M., Visser B., Terefe T. First report of a *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* race virulent to the *Sr24* and *Sr31* wheat stem rust resistance genes in South Africa. Plant Dis. 2010;94:784. DOI 10.1094/PDIS-94-6-0784C.
- Pretorius Z.A., Pakendorf K.W., Marais G.F., Prins R., Komen J.S. Challenges for sustainable control of cereal rust diseases in South Africa. Aust. J. Agric. Res. 2007;58:593-601. DOI 10.1071/AR06144.
- Pretorius Z.A., Singh R.P., Wagoire W.W., Payne T.S. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. Plant Dis. 2000;84:203. DOI 10.1094/PDIS.2000.84.2.203B.
- Roelfs A.P. Race specificity and methods of study. In: Bushnell W.R., Roelfs A.P. (Eds.). The Cereal Rusts. Vol. I. Origins, Specificity, Structure, and Physiology. Orlando, Florida: Acad. Press Inc., 1984; 131-164.
- Roelfs A.P., Long D.L., Roberts J.J. Races of *Puccinia graminis* in the United States during 1990. Plant Dis. 1993;77:125-128. DOI 10.1094/PD-77-0125.
- Roelfs A.P., Martens J.W. An international system of nomenclature for *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Phytopathology. 1988;78:526-533. DOI 10.1094/Phyto-78-526.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saari E.E. Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. CIMMYT, D.F., Mexico, 1992.
- Rsaliev Sh., Tileubaeva Zh., Agabaeva A., Rsaliev A. Virulence of wheat leaf, stem and yellow rust pathotypes in Kazakhstan. Asian Australas. J. Plant Sci. Biotechnol. 2010;4(1):71-76.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Y., Olivera P., Morgunov A.I. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. Euphytica. 2016;212(2):287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0.
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Bhavani S., Njau P., Herrera-Foessel S.A., Singh P.K., Singh S., Govindan V. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. Annu. Rev. Phytopathol. 2011;49:465-481. DOI 10.1146/annurev-phyto-072910-095423.
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Njau P., Wanyera R., Herrera-Foessel S.A., Ward R.W. Will stem rust destroy the world's wheat crop? Adv. Agron. 2008;98:271-309. DOI 10.1016/S0065-2113(08)00205-8.
- Singh R.P., Hodson D.P., Jin Y., Lagudah E.S., Ayliffe M.A., Bhavani S., Rouse M.N., Pretorius Z.A., Szabo L.J., Huerta-Espino J., Basnet B.R., Lan C., Hovmöller M.S. Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: Continued threat to food security and prospects of genetic control. Phytopathology. 2015;10:872-884. DOI 10.1094/PHYTO-01-15-0030-FI.
- Skolotneva E.S., Lekomtseva S.N., Kosman E. The wheat stem rust pathogen in the central region of the Russian Federation. Plant Pathol. 2013;62:1003-1010. DOI 10.1111/ppa.12019.
- Stakman E.C., Piemeical F.J. Biological forms of *Puccinia graminis* on cereals and grasses. J. Agric. Res. 1917;10:429-495.
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of Physiologic Races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. USDA ARS Bull. 1962.
- Szabo L.J. Development of a rapid molecular assay for the Ug99 race group of *Puccinia graminis*. (Abstr.) Phytopathology. 2012;102(4):117.
- Visser B., Herselman L., Pretorius Z.A. Genetic comparison of Ug99 with selected South African races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Mol. Plant Pathol. 2009;10:213-222. DOI 10.1111/j.1364-3703.2008.00525.x.
- Wanyera R., Kinyua M.G., Jin Y., Singh R.P. The spread of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* with virulence on *Sr31* in Eastern Africa. Plant Dis. 2006;90:113. DOI 10.1094/PD-90-0113A.
- Watson I.A., Luig N.H. The classification of *Puccinia graminis* var. *tritici* in relation to breeding resistant varieties. Proc. Lin. Soc. N.S.W. 1963;88:235-258.
- Zeller F.J., Hsam S.L.K. Broadening the genetic variability of cultivated wheat by utilizing rye chromatin. In: Sakamoto S. (Ed.). Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp. Kyoto, Japan, 1983;161-173.
- Zhong S., Leng Y., Friesen T.I., Faris J.D., Szabo L.J. Development and characterization of expressed sequence tag-derived microsatellite markers for the wheat stem rust fungus *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Phytopathology. 2009;99:282-289. DOI 10.1094/PHYTO-99-3-0282.

#### ORCID ID

A.S. Rsaliev orcid.org/0000-0002-9921-6076