

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 582.28 : 632.4.01/08

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ *PUCCINIA TRITICINA* НА ТВЕРДОЙ И МЯГКОЙ ПШЕНИЦЕ

© 2019 г. Е. Л. Шайдаюк^{1,*}, Е. И. Гульятеева¹, П. Н. Мальчиков²,
М. А. Розова³, Н. И. Коробейников³

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
196608 Санкт-Петербург, Россия

² Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова,
446254 Безенчук, Россия

³ Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий,
656910 Барнаул, Россия

* E-mail: eshaydayuk@bk.ru

Поступила в редакцию 01.06.2018 г.

После доработки 10.12.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina*) – распространенное заболевание твердой пшеницы (*Triticum durum*) во всех регионах ее выращивания. Исследования структуры популяций *Puccinia triticina* на твердой пшенице до настоящего времени в России не проводились. Цель работы – анализ вирулентности популяций *P. triticina* твердой пшеницы в России и сравнение их с популяциями на мягкой пшенице. Инфекционный материал был собран в Дагестане, в Краснодарском крае, Самарской обл. и Алтайском крае в 2017 г. Всего изучено 137 монопустульных изолятов, из них 104 с твердой и 33 с мягкой пшеницы. Существенное варьирование между географическими популяциями *P. triticina* на твердой пшенице наблюдали по вирулентности к линии TcLr17. Все изоляты, полученные с твердой пшеницы, были авирулентны к TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr15 и характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности, по сравнению с мягкой пшеницей. Высокое сходство по вирулентности и фенотипическому составу наблюдали между алтайской и самарской популяциям как на *Triticum aestivum*, так и на *T. durum*. Подтверждено селективное влияние растения-хозяина на вирулентность патогена, обитающего на твердой пшенице. Индексы генетических расстояний Нея (Nei_D) и Fst указывали на существенные различия между образцами популяций патогена на твердой и мягкой пшеницах. На UPGMA-дендрограмме, построенной на основании коэффициента парного сходства (Simple matching coefficient), фенотипы гриба с *T. durum* и *T. aestivum* также объединились в разные группы. Внутри этих групп отмечена кластеризация изолятов по географическому происхождению: 1) краснодарские и дербентские, 2) алтайские и самарские. Группировка изолятов по результатам кластерного анализа сходна с картиной, полученной при использовании индексов Нея и Fst.

Ключевые слова: вирулентность, листовая ржавчина, мягкая и твердая пшеница, популяции, Lr-гены

DOI: 10.1134/S0026364819030115

Твердая пшеница (*Triticum durum*) – одна из древнейших продовольственных культур. В России она возделывается в Поволжье, Западной Сибири и на Северном Кавказе (Rozova, Ziborov, 2015). Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) – наиболее распространенное заболевание твердой пшеницы во всех регионах ее выращивания (Fernandez, Knox, 2012). Считается, что вид *Triticum durum* более устойчив к бурой ржавчине по сравнению с *T. aestivum* (Dorofeev et al., 1987). Для понимания природы устойчивости данного вида актуальность представляют исследования патогена. Популяции возбудителя бурой ржавчины, обитающие на твердой пшенице, охарактеризованы по признаку вирулентности во многих

странах (Martinez et al., 2005; Ordoñez, Kolmer, 2007; Mantovani et al., 2010; Goyeau et al., 2012; Kosman et al., 2014). В России такие исследования проводились ограниченно на Дагестанской опытной станции ВИР в 1970–1980 гг. (ДОС ВИР) (Dmitriev et al., 1976; Berlyand-Kozhevnikov et al., 1978; Mikhailova, Metreveli, 1986). Сведения о географической структуре патогена на *T. durum* в других регионах России в литературе отсутствуют.

Показано, что изоляты патогена, обитающие на твердой и мягкой пшеницах, существенно различаются по вирулентности. На твердой пшенице происходит отбор клонов гриба, обладающих меньшей вирулентностью, по сравнению с другими тетраплоидами и *T. aestivum* (Dmitriev et al.,

1976; Mikhailova, Metreveli; 1986; Ordoñez, Kolmer, 2007a; Mantovani et al., 2010; Goyeau et al., 2012; Kosman et al., 2014). Исследования микроэволюционных процессов патогена на твердой и мягкой пшеницах с использованием секвенирования интрон-содержащих участков гена РНК-полимеразы (RPB2) и информативных для рода *Puccinia* SSR-локусов показало независимую дивергенцию эфиопской популяций гриба с *T. durum*. Изоляты патогена, собранные на Северо- и Южноамериканском континентах и в Западной Европе, характеризовались высоким генетическим сходством. Определено наличие потока генов между популяциями гриба на твердой и мягкой пшеницах, на основании чего сделано предположение об относительно недавнем эволюционном обособлении *Puccinia triticina* на твердой и мягкой пшеницах (Liu et al., 2014).

Цель данной работы – анализ вирулентности популяций *P. triticina* на твердой пшенице в регионах России и сравнение их с популяциями на мягкой пшенице.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Инфекционный материал, представленный листьями с урединиопустулами, был собран с образцов твердой и мягкой пшеницы в Дагестане (Дагестанская опытная станция ВИР), в Краснодарском крае (Кубанская опытная станция ВИР), Самарской области (селекционный севооборот экспериментального поля Самарского НИИСХ) и Алтайском крае (ФГБНУ ФАНЦА, стационары селекции твердой и мягкой пшеницы). Развитие бурой ржавчины на твердой пшенице варьировало от слабого (Алтайский край, Самарская обл.) до умеренного (Дагестан), а на мягкой пшенице от умеренного (Алтайский край, Самарская обл.) до высокого (Дагестан).

Популяции были размножены и клонированы на восприимчивом сорте в лабораторных условиях. Для получения монопустульных изолятов и их размножения использовали метод культивирования гриба на отрезках листьев пшеницы, помещенных в раствор бензимидазола (Mikhailova et al., 2000).

Для оценки эффективности известных *Lr*-генов по отношению к изолятам *P. triticina*, выделенным с твердой и мягкой пшениц, использовали линии Thatcher с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr9*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr30*, *Lr32*, *Lr33*, *Lr34*, *Lr44*, *Lr45*, *Lr52*, *Lr64* и образцы пшеницы с генами *Lr41* (KS90WGRC10), *Lr47* (Pavon), *Lr48* (CSP 44), *Lr49* (VL 404), *Lr50* (KS96WGRC36), *Lr51* (Neepawa*6/*A. speltoides* - F-7), *Lr53* (98M71) и *Lr67* (PI 250413).

Анализ вирулентности проводили на проростках пшеницы (фаза первого листа). Образцы-диф-

ференциаторы сеяли в почву. Проростки на 12–14-й день роста инокулировали суспензией возбудителя, переносили в камеру искусственного климата (VersatileEnvironmentalTestChamberMLR-352H) и инкубировали при температуре 22°C и влажности 75% (Gulyaeva, Soloduhina, 2008). Учет проводили на 10–12-е сутки после заражения. Для оценки устойчивости использовали шкалу E.V. Mains и H.S. Jackson (1926), где 0 – отсутствие симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза, 4 – крупные пустулы без некроза, X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения с типом реакции X относили к восприимчивым.

Фенотипический (расовый) состав гриба определяли с использованием 20 Tc*Lr*-линий. Обозначение фенотипов вирулентности проводили по североамериканской системе (Long, Kolmer, 1989). Для этого использованные Tc*Lr*-линии были разделены на пять наборов по четыре линии в каждом: 1-й набор – *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*; 2-й – *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; 3-й – *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*, 4-й – *Lr2b*, *Lr3bg*, *Lr14a*, *Lr14b*; 5-й – *Lr15*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*. Первые три набора соответствовали предложенным D. Long и J. Kolmer (1989), остальные включали линии, актуальные для дифференциации российских популяций патогена (Gulyaeva et al., 2017).

Буквенный код фенотипов (рас), частоты вирулентности и фенотипов определяли с использованием пакета программ VirulenceAnalysisTool (VAT) (Kosman, 2008). Для оценки генетической дифференциации географических коллекций патогена использовали индексы Нея (Nei_D, Nei distance) и Fst, которые были рассчитаны с использованием алгоритма AMOVA в пакете программ GenAIEx 6.5 (Genetic analysis in Excel, 6.5 <http://biology.anu.edu.au/GenAIEx>). Для количественной оценки степени соответствия между результатами дифференциации по индексу Нея и Fst вычисляли коэффициент корреляции. Для этого использовали тест Мантеля в GenAIEx.

Для определения степени генетического родства между фенотипами гриба, обнаруженными на твердой и мягкой пшенице, использовали кластерный анализ. UPGMA-дендрограмма генетического сходства между фенотипами *P. triticina* построена в пакете программ NTSYS-pc (version 2.21; Exeter Software, Setauket, NY) на основании коэффициента парного сходства SM (simple matching coefficient).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего изучено 104 изолята *P. triticina* с твердой пшеницы (74 дербентских, 8 краснодарских, 17 са-

Таблица 1. Частоты изолятов, вирулентных к линиям Thatcher, в популяциях *Puccinia triticina* с твердой и мягкой пшеницы в регионах РФ в 2017 г.

Линия с геном <i>Lr</i>	Частота вирулентных изолятов, %							
	мягкая пшеница				твердая пшеница			
	Д	К	С	А	Д	К	С	А
9, 19, 24, 28, 29, 41, 45, 47, 51, 52, 53	0	0	0	0	0	0	0	0
2a	22	100	100	100	0	0	0	0
2b	100	100	100	100	0	0	0	0
2c	100	100	100	100	0	0	0	0
15	22	100	100	100	0	0	0	0
16	100	100	0	0	0	0	0	0
17	100	100	100	100	0	0	100	100
20	100	60	100	100	15	0	100	100
26	100	100	100	100	95	100	100	100
44	100	100	0	0	100	100	0	0
1, 3a, 3bg, 3ka, 11, 14a, 14b, 18, 30, 32, 33, 34, 48, 49, 64	100	100	100	100	100	100	100	100

Примечание. Д – дербентская популяция, К – краснодарская популяция, С – самарская популяция, А – алтайская популяция.

марских, 5 алтайских) и 33 с мягкой (9 дербентских, 5 краснодарских, 14 самарских, 5 алтайских). Частоты вирулентности к тестерным *Lr*-линиям представлены в табл. 1. Высоким уровнем устойчивости по отношению ко всем изученным географическим популяциям патогена с *Triticum durum* и *T. aestivum* характеризовались линии с генами *Lr9*, *Lr11*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr52* и *Lr53*. Абсолютной неэффективностью (частоты вирулентности 100%) характеризовались гены *Lr1*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr18*, *Lr30*, *Lr32*, *Lr33*, *Lr34*, *Lr48*, *Lr49* и *Lr64*. На других линиях наблюдали вариабельность по типу инфекции. Несмотря на невысокое количество изолятов с мягкой пшеницы, вирулентность их была сходна с результатами, полученными в предыдущие годы исследований для северокавказской, волжской и западносибирской популяций (Gulyaeva et al., 2017).

Все изученные изоляты с *T. durum* характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности, по сравнению с изолятами *T. aestivum*, и были авирулентны к *TcLr2a*, *TcLr2b*, *TcLr2c* и *TcLr15*. Изоляты с мягкой пшеницы преимущественно имели вирулентность к этим линиям, за исключением нескольких дербентских, у которых определен устойчивый тип реакции на линиях *TcLr2a* и *TcLr15*. Существенное варьирование между популяциями гриба на твердой пшенице отмечено по вирулентности к линии *TcLr17*. Дербентские и краснодарские изоляты характеризовались авирулентностью к *TcLr17*, а самарские и алтайские – вирулентностью. Также существенные различия отмечены между географически отдаленными по-

пуляциями возбудителя на твердой и мягкой пшенице по вирулентности к *Lr44*. Северокавказские образцы популяций были вирулентными к этой линии, а самарская и алтайская – авирулентными.

Фенотипический состав патогена, определенный с использованием 20 *TcLr*-линий, представлен в табл. 2. Внутрипопуляционное разнообразие дербентской популяции *Puccinia triticina* на твердой пшенице было выше, по сравнению с другими изученными. Это обусловлено использованием в анализе более репрезентативной выборки инфекционного материала (12 сортов пшеницы), по сравнению с другими изученными (3 сорта – самарская, по 1 – алтайская и краснодарская). При изучении дагестанских образцов популяций определено селективное влияние растения-хозяина (сортов *Triticum durum*) на вирулентность патогена. Фенотип МСТКГ был наиболее распространенным на твердой пшенице в Дагестане (80%) и определен на 10 изученных сортах. Фенотип МНТКН, отличающийся от МСТКГ вирулентностью к *TcLr20*, выявлен на сорте Тогребianca (Италия), а МВМКН, авирулентностью к *TcLr26*, на сорте Audin 93 (Турция). Сорт Тогребianca имел более высокое поражение в полевых условиях (40%), по сравнению с другими изученными.

Общие фенотипы выявлены в краснодарской и дербентской популяциях с твердой и мягкой пшеницы (МСРКГ и ТНТТR соответственно). Высокое сходство в составе фенотипов наблюдали между алтайской и самарской популяциями как на твердой (МСТКН), так и на мягкой пшенице (ТСТТR).

Таблица 2. Фенотипический состав популяций *Puccinia triticina* на мягкой и твердой пшенице в различных регионах России

Фенотипы	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Частота фенотипов, %							
		мягкая пшеница				твердая пшеница			
		Д	К	С	А	Д	К	С	А
MCRKG	2a, 2b, 2c, 9, 15 16, 17, 19, 20, 24	0	0	0	0	80	100	0	0
MCTKH	2a, 2b, 2c, 9, 15, 16, 19, 24	0	0	0	0	0	0	100	100
MBRKG	2a, 2b, 2c, 9, 15, 16, 17, 19, 20, 24, 26	0	0	0	0	5	0	0	0
MCRKH	2a, 2b, 2c, 9, 15, 16, 17, 19, 24	0	0	0	0	15	0	0	0
PHTTH	2a, 9, 15, 19, 24	78	0	0	0	0	0	0	0
TCTTR	9, 16, 19, 24	0	0	100	100	0	0	0	0
THTTQ	9, 19, 20, 24	0	40	0	0	0	0	0	0
THTTR	9, 19, 24	22	60	0	0	0	0	0	0

Согласно индексам генетических расстояний Нея (Nei_D) и F_{st} определены различия между популяциями *P. triticina* на твердой и мягкой пшеницах, а также внутри этих групп. Высоким сходством характеризовались самарская и алтайская популяции на обоих видах пшеницы ($Nei_D = 0$; $F_{st} = 0$) и краснодарская и дербентская на твердой пшенице ($Nei_D = 0.003$ $F_{st} = 0.2$). Коэффициент корреляции между матрицами генетических расстояний по индексам Нея и F_{st} , вычисленный с использованием теста Мантеля, указывал на высокое сходство результатов анализа структуры изученных популяций ($r = 0.6$).

Результаты кластерного анализа идентифицированных фенотипов гриба представлены на рис. 1.

На UPGMA-дендрограмме изоляты с твердой и мягкой пшеницы кластеризовались в отдельные группы. В каждой из этих групп выявлены умеренно различающиеся подгруппы, в одну из которых вошли краснодарские и дербентские изоляты, во вторую – самарские и алтайские. В целом группировка изолятов по результатам кластерного анализа сходна с картиной, полученной при использовании индексов Нея и F_{st} .

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ популяций *P. triticina*, собранных с твердой и мягкой пшеницы в географически отдаленных регионах РФ, показал различия

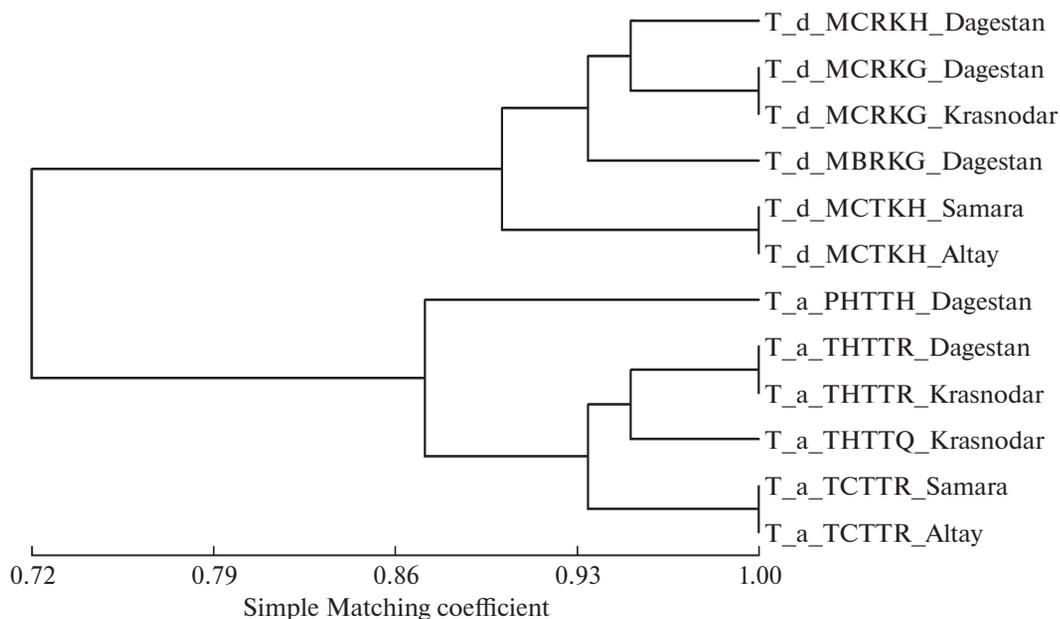


Рис. 1. UPGMA-дендрограмма генетического сходства между фенотипами *Puccinia triticina*, определенными на мягкой и твердой пшенице по признаку вирулентности.

между ними по вирулентности, что согласуется с результатами, полученными ранее другими исследователями (Dmitriev et al., 1976; Mikhailova, Metreveli, 1986, 2006; Ordoñez, Kolmer, 2007a; Mantovani et al., 2010; Goyeau et al., 2012). Наряду с дифференциацией патогена на видах-хозяевах, определены различия в его географической структуре. Для популяций на мягкой пшенице эти результаты согласуются с ранее известными сведениями о существовании на территории РФ нескольких географических популяций патогена (Mikhailova, 2006; Gulyaeva et al., 2017). Для патогена на твердой пшенице они представляют новизну.

Используемый нами методический подход аналогичен другим исследованиям *P. tritricina* на твердой пшенице. М.Е. Ordoñez и J.A. Kolmer (2007a) использовали 8 аргентинских, 3 чилийских, 11 эфиопских, 19 французских, 24 испанских, 6 североамериканских изолятов и определили высокое сходство между большинством из них, за исключением эфиопских (Ordoñez, Kolmer, 2007a). В дальнейшем эти результаты были подтверждены с использованием микросателлитного (Ordoñez, Kolmer, 2007b) и SNP анализов (Liu et al., 2014). Согласно североамериканской номенклатуре все изученные изоляты относились к фенотипам группы ВВВ-, которые характеризуются авирулентностью к линиям с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3ka*, *Lr3bg*, *Lr9*, *Lr11*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr24* и *Lr26*. Сходные результаты по составу фенотипов получены Н. Goyeau с соавторами (2012) при изучении 96 изолятов с *Triticum durum* во Франции. При анализе популяций в Италии (Mantovani et al., 2010) и в Израиле (Kosman et al., 2014) также выявлено доминирование фенотипов группы ВВВ-, однако наряду с ними в итальянской популяции были широко представлены фенотипы DCB-, FGB-, FBB, вирулентные к *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr16* и *Lr20*, а в израильской – вирулентные к *Lr1*, *Lr3a*, *Lr3ka*, *Lr16*, *Lr30* и идентичные выделенным нами в дербентской популяции.

Определенные изменения наблюдаются в вирулентности дербентской популяции *Puccinia tritricina* на твердой пшенице, по сравнению с 1970–1980 гг. В середине 1970 г. она характеризовалась авирулентностью к *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a* и *Lr17* (Dmitriev et al., 1976). В 1980-х гг. авирулентность к *TcLr1* и *TcLr2a* сохранялась, но при этом наблюдалась высокая вирулентность к *TcLr3a*, *TcLr3ka*, *Lr10*, *Lr14*, *Lr16*, *Lr17* и *Lr18* (Mikhailova, Metreveli, 1986; Mikhailova, 2006). В проведенном нами анализе все изученные изоляты характеризовались авирулентностью к *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c* и *Lr17* и вирулентностью к *Lr1*. На мягкой пшенице повышение вирулентности к *Lr1* отмечается в российских популяциях с начала 2010 гг. (Gulyaeva et al., 2017).

Алтайские изоляты патогена, полученные с твердой пшеницы, незначительно отличались от

североказахстанских, изученных нами в 2014 г. (Gulyaeva et al., 2016). Обе коллекции патогена характеризовались авирулентностью к линиям *TcLr2a*, *TcLr2b*, *TcLr2c*, *TcLr15*, *TcLr16*, при этом казахстанские изоляты дополнительно были авирулентны к *TcLr1*, *TcLr18*, *TcLr26*. Определенные различия в результатах анализа вирулентности могли быть вызваны использованием разных методов: бензимидазольного – при изучении казахстанских популяций и живых проростков – в настоящих исследованиях.

Условия Северокавказского региона являются благоприятными для сохранения и поддержания высокого разнообразия патогена в естественных биоценозах. Показано, что бурая ржавчина в окрестностях ДООС ВИР успешно сохраняется на широко произрастающих там дикорастущих злаках (Mikhailova, 2006). При анализе клонов *P. tritricina* с пырея показано их высокое разнообразие по вирулентности. Были найдены генотипы авирулентные ко всем *TcLr*-линиям; малоавирулентные (P1, P2, P17; P3, P17) сходные по вирулентности с обитаемыми на твердой пшенице, и генотипы с различными сочетаниями рецессивных и доминантных аллелей, которые широко встречаются у изолятов на мягкой пшенице (Berlyand-Kozhevnikov et al., 1978).

Считается, что занос бурой ржавчины в Западную Сибирь и Среднее Поволжье происходит воздушными потоками из южных регионов (Mikhailova, 2006; Syukov, 1916). На твердой пшенице заболевание проявляется позднее, чем на мягкой, и характеризуется значительно меньшей степенью развития. При анализе популяций *P. tritricina*, обитающих на мягкой пшенице в этих регионах, доминируют высоко вирулентные фенотипы. Наряду с ними встречаются и менее вирулентные фенотипы, идентичные с выявленными на твердой пшенице (Kolmer et al., 2015). Однако они имеют низкую представленность на мягкой пшенице. Для уточнения степени генетического родства между этими изолятами и другими российскими, обитающими на твердой и мягкой пшеницах, необходимо продолжение данных исследований с включением в анализ более представленного инфекционного материала с твердой пшеницы. Это позволит наиболее полно охарактеризовать микроэволюционные процессы в популяциях патогена, обитающих в регионах выращивания твердой и мягкой пшеницы в России и скоординировать селекцию на устойчивость к возбудителю бурой ржавчины.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 14-26-00067).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dmitriyev A.P., Budashkina E.B., Shitova I.T., Reyter V.G. Resistance of wheat against leaf

- rust (genetic diversity of populations of fungus and host plant) Novosibirsk, Nauka, 1978 (in Russ.).
- Dmitriev A.P., Mikhaylova L.A., Shelomova L.F., Derevyankin A.I. A study of the racial and genotypic composition of the Derbent population of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. tritici in 1972–1973. Mikologiya i fitopatologiya. 1976. V. 10 (4). P. 61–64 (in Russ.).
- Dorofeev D.F., Udachin R.A., Semenova L.V. et al. Wheat of world. Leningrad: Kolos, 1987 (In Russ.).
- Fernandez M.R., Knox R.E. Diseases of durum wheat. In: Durum wheat. Chemistry and Technology (2nd edn), 2012, P. 57–71.
- Goyeau H., Berder J., Czerepak C., Gautier A., Lanen C., Lannou C. Distribution of pathotypes with regard to host cultivars in French wheat leaf rust populations. Plant Pathol. 2012. V. 61 (4). P. 761–772. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-0264>
- Gulyaeva E.I., Aristova M.K., Shaidayuk E.L., Mironenko N.V., Kazartsev I.A., Akhmetova A., Kosman E. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia. J. Genetics. 2017. V. 53 (9). P. 998–1005. <https://doi.org/10.1134/S1022795417070031>
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Goncharov N.P., Akhmetova A., Abdullaev K.M., Belousova M.H., Kosman E. Virulence of *Puccinia triticina* on *Triticum* and *Aegilops* species. Australasian Plant Pathol. 2016. V. 45 (2). P. 155–163. <https://doi.org/10.1007/s13313-016-0395-6>
- Gulyaeva E.I., Soloduhina O.V. Rusts diseases in cereals. Izuchenie geneticheskikh resursov zernovykh kul'tur po ustojchivosti k vrednym organizmam. 2008. P. 5–11 (in Russ.).
- 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. V. 64 (2). P. 328–336. <https://doi.org/10.1111/ppa.12248>
- Kosman E., Ben-Yehuda P., Manisterski J. Diversity of virulence phenotypes among annual populations of wheat leaf rust in Israel from 1993 to 2008. Plant Pathol. 2014. V. 63 (3). P. 563–571. <https://doi.org/10.1111/ppa.12117>
- Liu M., Rodrigue N., Kolmer J. Population divergence in the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* is correlated with wheat evolution. Heredity. 2014. V. 112. P. 443–453. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.123>
- Long D., Kolmer J.A. North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f.sp. tritici. Phytopathology. 1989. V. 79. P. 525–529.
- Mantovani P., Maccaferri M., Tuberosa R., Kolmer J. Virulence phenotypes and molecular genotypes in collections of *Puccinia triticina* from Italy. Plant Dis. 2010. V. 94. P. 420–424. <https://doi.org/10.1094/PDIS-94-4-0420>
- Martinez F., Sillero J.C., Rubiales D. Pathogenic specialization of *Puccinia triticina* in Andalusia from 1998 to 2000. J. Phytopathol. 2005. V. 153. P. 344–349. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2005.00983.x>
- Mikhailova L.A. Genetics of relationship of leaf rust pathogen and wheat. SPb., 2006 (in Russ.).
- Mikhailova L.A., Gulyaeva E.I., Mironenko N.V. Methods for studying the structure of populations of the causative agent of leaf rust of wheat *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici. Immuno-genetic methods for creating resistant to harmful organisms varieties. SPb., 2000 (in Russ.).
- Mikhailova L.A., Metreveli T.G. Structure of *Puccinia triticina* Rob. ex Desm. f.sp. tritici Erikss. on different kinds of wheat. Mikologiya i fitopatologiya. 1986. V. 20 (2). P. 138–142 (In Russ.).
- Ordoñez M.E., Kolmer J.A. Virulence phenotypes of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat. Phytopathology. 2007a. V. 97. P. 344–351. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-3-0344>
- Ordoñez M.E., Kolmer J.A. Simple sequence repeat diversity of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat. Phytopathology. 2007b. V. 97. P. 574–583. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-5-0574>
- Rozova M.A., Ziborov A.I. Results of the use of the KaSiB-YATP material in the selection of spring durum wheat in the Altai. Materialy soveshchaniya. Sibirskiy nauchno-issledovatel'skiy institut rasteniyevodstva i selektsii – filial ITsIG SO RAN. Novosibirsk, 2015. P. 57–64 (in Russ.).
- Syukov V.V. Leaf rust: phytopathological and selection-genetic aspects. Samara, 2016 (in Russ.).
- Tyunin V.A., Shreyder E.R., Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L. The virulence of the leaf rust pathogen of wheat in South Ural. Plant Protection News. 2018. V. 1 (95). P. 12–16 (In Russ.).
- Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dmitriyev A.P., Budaishkina E.B., Shutova I.T., Rejter V.G. (Berlyand-Kozhevnikov et al.) Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина). Новосибирск: Наука, 1978.
- Гуляева Е.И., Солодухина О.В. (Gulyaeva, Soloduhina) Ржавчинные болезни зерновых культур // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. 2008. С. 5–11.
- Дмитриев А.П., Михайлова Л.А., Шеломова Л.Ф., Деревянкин А.И. (Dmitriyev et al.) Исследование расового и генотипического состава дербентской популяции *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. tritici в 1972–1973 гг. // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10. № 4. С. 61–64.
- Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. и др. (Dorofeev et al.) Пшеницы мира. Ленинград: Колос, 1987.
- Михайлова Л.А. (Mikhailova). Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы. СПб.: ВИЗР, 2006.
- Михайлова Л.А., Гуляева Е.И., Мironenko Н.В. (Mikhailova et al.) Методы исследований структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici. Иммуногенетические методы создания устойчивых к вредным организмам сортов. СПб., 2000.
- Михайлова Л.А., Метревели Т.Г. (Mikhailova, Metreveli). Структура популяций *Puccinia triticina* Rob. ex Desm. f. sp. tritici Erikss. на разных видах пшени-

- цы // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20. № 2. С. 138–142.
- Розова М.А., Зиборов А.И. (Rozova, Ziborov). Результаты использования материала КаСиб-ЯТП в селекции яровой твердой пшеницы на Алтае. Материалы совещания. Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции. Новосибирск, 2015. С. 57–64.
- Сюков В.В. (Syukov). Листовая бурая ржавчина: фитопатологические и селекционно-генетические аспекты. Самара, 2016. 92 с.
- Тюнин В.А. Шрейдер Е.Р., Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л. (Tyunin et al.). Вирулентность возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Южном Урале // Вестник защиты растений. 2018. Т. 1. № 95. С. 12–16.

Comparative Analysis of *Puccinia triticina* Populations on Common and Durum Wheat

E. L. Shaydayuk^{a, #}, E. I. Gulytaeva^a, P. N. Malchikov^b, M. A. Rozova^c, and N. I. Korobeinikov^c

^a All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

^b Samara Research Institute of Agriculture named after N.M. Tulaikov, Bezenchuk, Russia

^c Federal Altai Scientific Center of Agrobiotechnologies, Barnaul, Russia

[#] E-mail: eshaydayuk@bk.ru

Leaf rust (caused agent *Puccinia triticina*) is the distributive disease of durum wheat in all regions of its cultivation. Studies of *P. triticina* populations structure on durum wheat have not been carried out in Russia until now. The aim of the study is virulence analysis of *P. triticina* populations on durum wheat in Russia their comparison with populations from common wheat. Infection material was collected in Dagestan, in Krasnodar, Samara and Altay regions in 2017. A total 137 monopustule isolates including 104 from durum and 33 from common wheat were studied. A significant variation between geographic samples of *P. triticina* populations on durum wheat for virulence to TcLr17 lines was observed. All isolates obtained from durum wheat were avirulent to TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr15 lines and were generally characterized by a smaller number of virulence alleles compared to common wheat. A high similarity in virulence and phenotypic composition was observed between samples of the Altay and Samara populations both from *Triticum aestivum* and *T. durum*. The selective action of the host plant on pathogen virulence is shown in durum wheat. Significant differentiation between samples of pathogen populations from durum and common wheat were revealed according to Nei (Nei_D) and Fst genetic distance indexes. On the UPGMA dendrogram constructed on the base of the Simple matching coefficient the fungus phenotypes from common and durum wheat also clustered into separate groups. Clustering of isolates according to geographic origin was noted within these groups (1) Krasnodar and Dagestan isolates, (2) Altay and Samara isolates. The grouping of isolates based on the results of cluster analysis was similar to the results obtained using the Nei and Fst indexes.

Key words: common and durum wheat, leaf rust, *Lr*-genes, populations, virulence