

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/08

**ВИРУЛЕНТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЖЕЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ В СЕВЕРО-КАВКАЗСКОМ РЕГИОНЕ РОССИИ**

© 2020 г. Г. В. Волкова<sup>1,\*</sup>, И. П. Матвеева<sup>1,\*\*</sup>, О. А. Кудинова<sup>1,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> *Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, 350039 Краснодар, Россия*

\**e-mail: galvol.bpp@yandex.ru*

\*\**e-mail: irina.matveeva14@yandex.ru*

\*\*\**e-mail: alosa@list.ru*

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.

После доработки 11.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Желтая ржавчина пшеницы – одна из наиболее вредоносных ее болезней, которая наносит существенный урон урожаю во многих странах мира. На территории России, прежде всего в Северо-Кавказском регионе начиная с 1990 года отмечается устойчивая тенденция расширения ареала возбудителя желтой ржавчины. Изоляты гриба способны к быстрому образованию вирулентных рас, которые поражают ранее устойчивые к болезни сорта пшеницы, поэтому мониторинг вирулентности *Puccinia striiformis* является актуальным вопросом для Северо-Кавказского региона России. В данной работе представлены результаты изучения вирулентности популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы в 2013–2015 гг. на территории Северо-Кавказского региона России. Сбор инфекционного материала проводили в конце мая – начале июня на производственных посевах пшеницы и селекционных участках Краснодарского и Ставропольского краев, Ростовской обл. и Республики Адыгея. Для изучения вирулентности популяции патогена были использованы стандартные наборы сортов и линий-дифференциаторов, включающие 41 ген устойчивости. За период исследований была описана вирулентность 130 клонов гриба, из которых идентифицировано 126 фенотипов вирулентности. Фенотипическое разнообразие внутри каждой из популяций 2013–2015 гг. высокое – значения индекса Шеннона для популяций 2014 и 2015 гг. равны единице, для популяции 2013 г. – 0.96. Разнообразии популяций по частотам генов вирулентности (индекс Нея) варьирует от 0.20 до 0.27. Из 41 линии с генами устойчивости *Yr* 38 показали различную реакцию на заражение *P. striiformis*. За три года исследований не найдено изолятов, вирулентных к линиям-носителям генов *Yr*: 3, 5, 26, *Sp*. Частота изолятов *P. striiformis*, вирулентных к линиям с генами *Yr*: 4 + 12, 6, 7 + 25, 7, 8, 2 + *HVII*, 32, 2 + 9, 3a + 4a + *ND*, *SD* сохранялась на среднем уровне и варьировала от 6 до 19%. Частота изолятов на линиях с генами *Yr*: 1, 2, 4b, 21, 29, *SU*, 2 + 6, 7 + 22 + 23, 8 + 19, 39 + *Alp* оставалась стабильно высокой (30–80%). На сортах и линиях с генами *Yr*: 9, 10, 15, 18, 25, 10 + *Mor*, 3a + 4a + *V23*, 25 + 32, *A* наблюдался высокий полиморфизм типов реакции патогена. Различия внутри популяций по частоте генов вирулентности между годами по индексу Нея несущественны [ $N = 0.23$  (2013 и 2014 гг.),  $N = 0.11$  (2014 и 2015 гг.),  $N = 0.18$  (2013 и 2015 гг.)].

*Ключевые слова:* вирулентность, желтая ржавчина, популяция, *Puccinia striiformis*

**DOI:** 10.31857/S0026364820010110

**ВВЕДЕНИЕ**

Желтая ржавчина пшеницы (возбудитель – *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.) является одной из наиболее распространенных болезней, которая наносит существенный урон в южной Азии (Singh et al., 2004), Северной Америке (Chen, Penman, 2005), Пакистане (Bux et al., 2011), Иране (Afshari, 2008) и других странах с умеренным климатом. На территории России вплоть до конца 1960-х гг., желтая ржавчина экономического значения не имела, хотя болезнь периодически регистрировали (Могозова, 1974). Начиная с 1990 г. на юге России, прежде всего в Краснодар-

ском крае, отмечается устойчивая тенденция расширения ареала возбудителя желтой ржавчины (Chuprina et al., 1999; Shumilov, Volkova, 2013). Зараженная площадь в 1995–1997 гг. в предгорьях Кубани составила 56.2–62.7% (Berdysh, 2002). В 1997 году в Краснодарском крае пораженность ряда сортов озимой пшеницы на естественном инфекционном фоне составила 30–90% (Dobryanskaya et al., 1999). В 2001 г. во всех агроклиматических зонах наблюдалось эпифитотийное развитие желтой ржавчины (Berdysh, 2002). В 2004 и 2008 гг. развитие желтой ржавчины, особенно в южно-предгорной зоне края, достигало 20–40%

при потерях урожая 10–15% (Sanin, Nazarova, 2010). Доля *P. striiformis* в патоккомплексе за 2001–2008 гг. в среднем составила 8% и колебалась по годам от 5 до 22%. В 2004 г. отмечено ее умеренное развитие, в 2001–2003 и 2005–2007 гг. – депрессия.

С 2010 г. в странах Северной Африки, Ближнего Востока и Центральной Азии начали появляться новые агрессивные расы желтой ржавчины, которые распространяются чрезвычайно быстрыми темпами, вызывая серьезные вспышки болезни. Эти новые расы представляют собой большую угрозу производству пшеницы, так как они приспособились к более высоким температурам и их распространение не ограничивается, как раньше, районами с прохладным климатом. Так, в 2010 г. новый агрессивный штамм поразил огромное пространство от Марокко до Пакистана. В 2011 г. распространение агрессивных штаммов возобновилось на севере Индии (MacKenzie, 2011).

Учитывая тот факт, что ржавчинные заболевания распространяются на сотни и тысячи километров, опасные расы, появляющиеся на территории Ближнего Востока и Центральной Азии, могут мигрировать на Северный Кавказ, а дальше на Украину и в Восточную Европу, нанося чрезвычайный урон сельскохозяйственным производителям. Поэтому мониторинг вирулентности *P. striiformis* является актуальным вопросом, особенно для юга России.

Наиболее крупные центры в мире по изучению вирулентности *P. striiformis* расположены в странах-лидерах по производству зерна, где желтая ржавчина уже много лет продолжает наносить ущерб урожаю: США (Line, Qayoum, 1992; Chen, 2005), Австралии (Wellings, Kandel, 2004), Иране (Afshari, 2008), Пакистане (Bux et al., 2011). На территории России желтая ржавчина пшеницы особенно актуальна для Северо-Кавказского региона, который является важнейшим сельскохозяйственным производителем зерна в стране, на его долю приходится 48% валового сбора урожая. В структуре посевных площадей региона ведущее место принадлежит зерновым культурам, среди которых озимая пшеница занимает лидирующую позицию (около 50% от общих посевных площадей). Данный регион расположен на юге России и характеризуется благоприятными погодными условиями не только для выращивания пшеницы, но и для развития фитопатогенов, в том числе возбудителя желтой ржавчины пшеницы. Очаги инфекции патогена появляются в эпифитотийные годы за счет его миграции с территории Закавказья (здесь формируется материнская популяция с большим разнообразием *P. striiformis*) в Дагестан, Осетию, Ингушетию, Кабардино-Балкарию, предгорные, прилежащие к ним степные р-ны Ставро-

польского и Краснодарского краев (Chuprina et al., 1999) (рис. 1).

Мониторинг вирулентности популяции *P. striiformis* проводится учеными Всероссийского НИИ биологической защиты растений уже более сорока лет (Kaydash et al., 1976; Anpilogova, 1980; Volkova, 2006; Shumilov, 2015).

Начиная с 1970-х гг., вирулентность популяции *P. striiformis* на Северном Кавказе значительно изменилась. Так, например, в 1975–1978 гг. не было обнаружено изолятов возбудителя желтой ржавчины, способных преодолевать устойчивость, обусловленную генами *Yr2*, *Yr3a*, *Yr3b*, *Yr3c*, *Yr4a*, *Yr4b*, *Yr6*, *Yr9* и *Yr10* (Anpilogova, 1980).

В период исследований 1991–1994 гг. в популяции *P. striiformis* не было обнаружено изолятов, способных преодолевать устойчивость, обусловленную генами *Yr2*, *Yr3a*, *Yr3b*, *Yr3c*, *Yr4a*, *Yr4b*, *Yr9*. Но уже были выявлены изоляты, вирулентные к генам устойчивости *Yr6* и *Yr10*, что свидетельствует о потере их эффективности (Anpilogova et al., 1995).

В популяции гриба 2009–2011 гг. не обнаружено изолятов, вирулентных к генам *Yr: 2 + 3a + 4a + Yam, 3c + Min, 5, 25 + 32, SP, Tr1 + Tr2, Tye*. А встречаемость изолятов гриба к ранее эффективным генам *Yr4b*, *Yr9* составила 52 и 32% соответственно (Shumilov, 2015).

Существенное изменение генетического состава популяции патогена за период 1995–2011 гг. может быть связано с рядом причин. В первую очередь, произошла смена сортового состава озимой пшеницы, увеличение генетического разнообразия и активное внедрение в регионе возделывания мозаики сортов. Влияние на генетику популяции гриба оказывают изменение климата в регионе, занос инфекции с сопредельных территорий и мутации клонов по вирулентности (Volkova et al., 2018). Характерной особенностью данного патогена является быстрая сопряженная эволюция с образованием новых вирулентных рас, которые могут инфицировать ранее резистентные сорта пшеницы (Wellings, McIntosh, 1990; Novmøller, Justesen, 2007). Это диктует необходимость постоянного мониторинга вирулентности популяции возбудителя болезни.

Цель данной работы – изучить динамику популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе по вирулентности в 2013–2015 гг.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Маршрутные обследования и сбор образцов.** Сбор инфекционного материала проводили в конце мая – начале июня на производственных посевах пшеницы и селекционных участках Краснодарского и Ставропольского краев, Ростов-



Рис. 1. Пути миграции желтой ржавчины на юге России (по В.П. Чуприне и соавт., 1999).

ской обл. и Республики Адыгея. Листья с урединопустулами заворачивали в фильтровальную бумагу и снабжали этикеткой с указанием даты и места сбора. Хранение материала в период обследований осуществляли в переносном холодильнике. При хранении образцов в лаборатории листья высушивали и помещали в холодильник при температуре 2–4°C.

**Выделение и размножение монопустульных изолятов.** Размножение инфекционного материала для выделения монопустульных изолятов желтой ржавчины проводили на высоковосприимчивом сорте Кав (США). Опыт проводили в условиях теплицы с соблюдением оптимальных параметров температуры (15–18°C), влажности (60–80%) и освещения (12–15 тыс. люкс) для развития патогена (Anpilogova, Volkova, 2000).

Для выделения монопустульных изолятов растения сорта Кав выращивали в 0,5 л вазонах по 5–8 единиц до появления второго листа (фаза всхо-

дов). После чего с растений снимали восковой налет, слегка протирая листья чуть смоченными пальцами, и обрабатывали суспензией урединоспор популяции гриба слабой концентрации. Затем на растения наносили росу помповым распылителем и помещали во влажную камеру на 18–20 ч при температуре 13–16°C, после чего переносили в изолированные боксы теплицы.

Через 13–14 суток при появлении первых признаков болезни в вазоне оставляли только одно растение с единственным хлоротичным пятном. Растение накрывали стеклянным изолятором диаметром 10 см. Сверху закрепляли двойной слой марли.

Размножение монопустульных изолятов проводили на том же сорте вышеописанными методами. Сбор биоматериала осуществили путем стряхивания урединоспор в пробирки, которые также снабжали этикетками с номером зоны и изолята.

**Таблица 1.** Наборы сортов-дифференциаторов, близко-изогенных линий сорта Avocet и дополнительных сортов с известными генами устойчивости для тестирования клонов *Puccinia striiformis*

| Сорта и линии                              | Ген(ы) Yr       |
|--|-----------------|
| Международный набор                        |                 |
| Chinese 166*                               | 1               |
| Lee*                                       | 7 + 22 + 23     |
| Heines Kolben                              | 2 + 6           |
| Vilmorin 23                                | 3a + 4a + V23   |
| Moro*                                      | 10 + Mor        |
| Strubes Dickkopf                           | SD + 25         |
| Suwon 92 × Omar                            | SU              |
| Clement*                                   | 2 + 9 + Cle     |
| <i>T. spelta album</i>                     | 5               |
| Европейский набор                          |                 |
| Hybrid 46                                  | 3b + 4b + H46   |
| Reichersberg 42                            | 7 + 25          |
| Heines Peko                                | 2 + 6 + 25      |
| Nord Desprez                               | 3a + 4a + ND    |
| Compair*                                   | 8 + 19          |
| Carstens V                                 | 25 + 32         |
| Spaldings prolific                         | Sp + 25         |
| Heines VII*                                | 2 + HVII        |
| Американский набор                         |                 |
| Lemhi                                      | 21              |
| Paha                                       | Pa1 + Pa2 + Pa3 |
| Druchamp                                   | 3a + Dru + Dru2 |
| Produra                                    | Pr1 + Pr2       |
| Yamhill                                    | 2 + 3a + Yam    |
| Stephens                                   | 3a + Ste + Ste2 |
| Fielder                                    | 6 + 20          |
| Tyee                                       | Tye             |
| Tres                                       | Tr1 + Tr2       |
| Hyak                                       | 17              |
| Express                                    | Exp1 + Exp2     |
| Австралийский набор на основе сорта Avocet |                 |
| Yr1/6 Avocet S                             | 1               |
| Yr5/6 Avocet S*                            | 5               |
| Yr6/6 Avocet S                             | 6               |
| Yr7/6 Avocet S                             | 7               |
| Yr8/6 Avocet S*                            | 8               |
| Yr9/6 Avocet S*                            | 9               |
| Yr10/6 Avocet S                            | 10              |
| Yr15/6 Avocet S                            | 15              |
| Yr17/6 Avocet S                            | 17              |
| Yr24/6 Avocet S                            | 24              |
| Yr26/6 Avocet S                            | 26              |
| Yr27/6 Avocet S                            | 27              |
| Yr32/6 Avocet S                            | 32              |
| YrSp/6 Avocet S                            | Sp              |
| Avocet Resistans                           | A               |
| Jupateco 73 R                              | 18              |
| Дополнительные сорта                       |                 |
| Minister                                   | 3c + Min        |
| Vuka                                       | 4b              |

Примечание. \*Сорта и линии, также входящие в американский набор сортов-дифференциаторов.

**Анализ вирулентности изолятов гриба.** Для изучения вирулентности популяции патогена были использованы стандартные наборы сортов и линий-дифференциаторов, включающие 41 ген устойчивости (табл. 1) методом гидропоники. Для этого на лотки выставляли перфорированные горшочки с песком объемом 25 мл, а в качестве полива использовали питательный раствор Кнопа: на 1 л воды (маточный раствор) 100 г азотнокислого кальция, 25 г фосфорного калия, 25 г сернокислого магния, 12.5 г хлористого калия, 0.1 г хлорного железа. Для полива 100 мл маточного раствора разводили в 10 л воды и питательной смесью заливали лотки (Smirnova, Alekseeva, 1988).

Пророщенные семена сортов-дифференциаторов и близкоизогенных линий высевали в вазончики по 5 штук. В фазу 1–2 настоящих листьев растения инокулировали каждым из монопустьельных изолятов. Лоток с набором сортов и линий обозначали по номеру изолята, которым заражали растения.

Через 14–18 суток после заражения, когда тип реакции был хорошо выражен, проводили учет. Тип реакции оценивали по шкале Гасснера и Штрайба (Roelfs et al., 1992). Сорта и линии, с типом реакций I, 0, 1 и 2 балла, считали устойчивыми к изоляту, а 3, 4 – восприимчивыми. Зная реакцию сортов, составляли формулу вирулентности, где в числителе указывали эффективные гены растения-хозяина, в знаменателе – неэффективные (Green, 1965).

**Статистическая обработка результатов.** Уровень разнообразия фенотипов *P. striiformis* оценивали с помощью индекса Shannon ( $H_w$ ) по формуле (Kolmer et al., 2003):  $H_w = -\sum p_i \ln(p_i) / \ln(n)$ , где  $p_i$  – частота  $i$ -го фенотипа в данной популяции,  $n$  – общее число изолятов исследуемой популяции.

Разнообразие популяции *P. striiformis* по частотам генов вирулентности описывали с помощью индекса разнообразия Нея ( $H_s$ ) (Kosman, Leonard, 2007):  $H_s(P) = \sum [1 - q_i^2 - (1 - q_i)^2] / k$ ,  $1 \leq i \leq k$ , где  $q_i$  – частота  $i$ -го гена в данной популяции,  $k$  – число генов.

Различия между популяциями гриба по частотам генов вирулентности оценивали с помощью генетического расстояния Нея (Kosman, 1996):  $N = \sum \sum x_{ij} y_{ij} / \sqrt{\sum \sum x_{ij}^2 \sum \sum y_{ij}^2}$ , где  $x_{ij}$  и  $y_{ij}$  частоты  $i$ -го аллеля,  $j$ -го года в сравниваемых популяциях.

Различия между популяциями по генам вирулентности и фенотипам вирулентности оценивали с помощью расстояния Роджерса:  $H_r = 1/2 \sum (p_{i1} - p_{i2})$ , где  $p_{i1}$  – частота  $i$ -го фенотипа в первой популяции, а  $p_{i2}$  – частота  $i$ -го фенотипа во второй популяции (Rogers, 1972).

В исследованиях использованы объекты и материально-техническая база УНУ “Государственная коллекция энтомоакарифагов и микроорганизмов” ФГБНУ ВНИИБЗР (<http://ckp-rg.ru/>, реестровый № 585858).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Вирулентность популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы.** За период с 2013 по 2015 гг. была описана вирулентность 130 клонов и определена частота встречаемости каждого комбинированного гена вирулентности в популяции гриба, собранной на территории Северного Кавказа (табл. 2). Из 41 линии с генами устойчивости, 38 показали различную реакцию на заражение *P. striiformis*.

Изучение фенотипического состава северокавказской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы выявило значительное его разнообразие – от авирулентных фенотипов до фенотипов, содержащих 29 генов вирулентности. Причем среди изолятов популяций 2014 и 2015 гг. все фенотипы уникальные. В популяции патогена 2013 г. четыре фенотипа повторяются дважды. Более подробная информация о фенотипическом составе северокавказской популяции *P. striiformis* доступна в реестре баз данных (Volkova et al., 2017). Разнообразие популяций по частотам генов вирулентности сохраняется на среднем уровне (табл. 2).

За три года исследований в популяции патогена отсутствовали изоляты, вирулентные к генам устойчивости *Yr*: 3, 5, 26, *SP*. Для линий с генами устойчивости *Yr5* и *YrSp* такая тенденция сохранялась, начиная с 2009 г. (Shumilov, 2013). Но средняя частота изолятов, вирулентных к *Yr26*, в 2009–2011 гг. составляла примерно 6%. Наблюдали одиночные (от 1 до 5%) изоляты, вирулентные к линиям с генами *Yr*: 3a, 17, 24, 3b + 4a + H46, 3c + Min. Хотя в предыдущие годы исследований изоляты, поражающие сорта с *Yr17*, встречались с частотой 30%, а изоляты, вирулентные к гену *Yr3c* + Min в популяции отсутствовали.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В популяциях возбудителя желтой ржавчины на других континентах эффективность ряда генов устойчивости совпадает. Так, например, в западной Канаде на протяжении многих лет (1984–2013) не поражались патогеном линии с генами *Yr*: 1, 5, 15, *SP*, а начиная с 2010 г. стали появляться изоляты, вирулентные к генам *Yr*: 24, 26 (Brag et al., 2016). Но на территории Северного Кавказа в популяции *P. striiformis* частота изолятов, вирулентных к линиям с генами *Yr*: 1, 15 составляет от 11 до 90%.

**Таблица 2.** Частота (%) изолятов с генами вирулентности в северокавказской популяции *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (2013–2015 гг.)

| Гены вирулентности, pp     | Частота генов pp, % |      |      |
|----------------------------|---------------------|------|------|
|                            | годы исследований   |      |      |
|                            | 2013                | 2014 | 2015 |
| 1                          | 30.6                | 87.8 | 78.3 |
| 2                          | 50.0                | 69.4 | 65.7 |
| 3a                         | 0.0                 | 2.0  | 0.0  |
| 4 + 12                     | 8.3                 | 6.1  | 7.0  |
| 4b                         | 25.0                | 81.6 | 71.6 |
| 6                          | 0.0                 | 6.1  | 8.2  |
| 7                          | 11.1                | 8.2  | 10.4 |
| 8                          | 19.4                | 10.2 | 11.8 |
| 9                          | 0.0                 | 67.3 | 12.5 |
| 10                         | 16.7                | 79.6 | 18.1 |
| 15                         | 11.1                | 81.6 | 37.4 |
| 17                         | 0                   | 4.1  | 1.2  |
| 18                         | 8.3                 | 51.0 | 10.6 |
| 21                         | 58.3                | 79.6 | 44.8 |
| 24                         | 0                   | 4.1  | 0.0  |
| 25                         | 19.4                | 85.7 | 20.2 |
| 27                         | 11.1                | 2.0  | 2.1  |
| 29                         | 30.6                | 69.4 | 56.7 |
| 32                         | 0                   | 12.2 | 10.1 |
| 2 + 9                      | 0                   | 12.2 | 10.8 |
| SU                         | 22.2                | 57.1 | 48.3 |
| SD                         | 5.6                 | 8.2  | 5.2  |
| 10 + Mor                   | 5.6                 | 46.9 | 10.1 |
| 3a + 4a + V23              | 16.7                | 51.0 | 34.1 |
| 2 + 6                      | 48.9                | 73.5 | 51.0 |
| 7 + 22 + 23                | 41.7                | 75.5 | 59.7 |
| 2 + HVII                   | 11.1                | 6.1  | 10.9 |
| 25 + 32                    | 0                   | 65.3 | 1.2  |
| 8 + 19                     | 55.6                | 65.3 | 31.8 |
| 3a + 4a + ND               | 19.4                | 10.2 | 16.1 |
| 2 + 6 + 25                 | 8.3                 | 30.0 | 24.6 |
| 7 + 25                     | 19.4                | 8.2  | 6.1  |
| 3b + 4a + H46              | 0                   | 2.0  | 0.0  |
| A                          | 19.4                | 63.3 | 54.4 |
| Da1 + Da2                  | 13.9                | 32.7 | 27.5 |
| 39 + Alp                   | 41.7                | 57.1 | 49.8 |
| 3, 5, 26, Sp               | 0                   | 0.0  | 0.0  |
| 3c + Min                   | 2.8                 | 0.0  | 0.0  |
| Число изолятов, шт.        | 36                  | 49   | 45   |
| Число фенотипов, шт.       | 32                  | 49   | 45   |
| Индекс Шеннона, Sh         | 0.96                | 1    | 1    |
| Индекс Нея, H <sub>s</sub> | 0.20                | 0.27 | 0.26 |

На территории Казахстана эффективными генами считаются *Yr5*, *Yr9*, *Yr26*, *Yr27* (Rsaliev, 2008), в то время как на Северном Кавказе *Yr9* утратил свою эффективность, а частота изолятов гриба, поражающих *Yr27*, составляет от 2 до 11%.

Изоляты из Пакистана и США были авирулентны к линиям с генами *Yr5*, *Yr15* и *YrSP* (Bux et al., 2012), в то время как частота северокавказских изолятов гриба, вирулентных к *Yr15*, менялась от 11 до 82%.

Таким образом, *Yr5* является эффективным геном устойчивости к желтой ржавчине в популяциях из вышеописанных регионов, *YrSP* также сохраняет свою эффективность в большинстве регионов.

Частота изолятов *P. striiformis*, вирулентных к линиям с генами *Yr*: 4 + 12, 6, 7 + 25, 7, 8, 2 + *HVII*, 32, 2 + 9, 3a + 4a + *ND*, *SD* сохранялась на среднем уровне и варьировала от 6 до 19%. Сравнивая частоты генов вирулентности с аналогичными результатами прошлых лет, можно заметить, как постепенно теряется устойчивость некоторых эффективных генов. Так, например, частоты изолятов, вирулентных к тестерам с генами *Yr3a* + 4a + *ND* и *Yr2* + 9 в 2009–2011 гг. не превышала 5%, а в 2013–2015 гг. она была выше и составила от 6 до 19%.

Частота изолятов на линиях с генами *Yr*: 1, 2, 4b, 21, 29, *SU*, 2 + 6, 7 + 22 + 23, 8 + 19, 39 + *Alp* оставалась стабильно высокой (30–80%). На сортах и линиях с генами *Yr*: 9, 10, 15, 18, 25, 10 + *Mor*, 3a + 4a + *V23*, 25 + 32, *A* наблюдался высокий полиморфизм типов реакции патогена.

Различия между тестируемыми популяциями *P. striiformis* в разные годы по индексу Нея несущественны:  $N = 0.23$  (2013 и 2014 гг.),  $N = 0.11$  (2014 и 2015 гг.),  $N = 0.18$  (2013 и 2015 гг.).

Особенностью северокавказской популяции *P. striiformis* является низкая или средняя частота встречаемости изолятов, вирулентных к ряду линий-дифференциаторов на основе сорта Avocet по сравнению с популяциями из Канады и США. К примеру, в популяции патогена из Канады в 2012 г. отмечена высокая частота изолятов гриба (70–100%) к *YrA*, *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr17*, *Yr26*, *Yr27*, *Yr31* и *Yr32* (Kumar et al., 2012), в то время как в популяции из Северного Кавказа частота изолятов, вирулентных к вышеописанным линиям, колебалась от 6 до 17%. Поэтому дифференциацию популяции *P. striiformis* из Северного Кавказа необходимо проводить с использованием более расширенного набора, нежели набор изогенных линий на основе сорта Avocet.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований северокавказской популяции *P. striiformis* установлено, что даже в неблагоприятных для патогена условиях болезнь фиксируется на территории региона ежегодно, а в отдельных районах встречаются очаги болезни с поражением до 50%. Выявлено, что эффективными генами устойчивости к *P. striiformis* являются *Yr*: 3, 5, 26, *SP*. При этом линии с генами *Yr5* и *Yr SP* продолжают быть устойчивыми, начиная с 2009 г. Наблюдали одиночные (от 1 до 5%) изоляты, вирулентные к линиям с генами *Yr*: 3a, 17, 24, 3b+4a+H46, 3c+Min. По значениям индекса разнообразия Шеннона установлено высокое разнообразие северокавказской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы по фенотипическому составу, что является характерной чертой популяции, описанной в более ранних наших работах (Volkova, 2006; Shumilov et al., 2015). Различия популяций *P. striiformis* по частоте генов вирулентности между годами по индексу Нея несущественны.

Исследования выполнены согласно Государственному заданию № 075-00376-19-00 Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № 0686-2019-0008.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afshari F. Prevalent pathotypes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Iran. J. Agric. Sci. Technol. 2008. V. 10. P. 67–78.
- Anpilogova L.K. Differentiation of the races of stripe rust pathogen (*Puccinia striiformis* West, f. sp. *tritici* Erikss., et. Henn.) on the basis of the resistance genes identified in wheat varieties. Cand. Thesis. Biol. Krasnodar, 1980 (in Russ.).
- Anpilogova L.K., Alekseeva T.P., Levashova G.I., Vaganova O.F. Effective resistance genes of adult wheat plants to brown and stripe rust, powdery mildew and their use in breeding in the North Caucasus. In: Regional recommendations. Krasnodar, 1995, pp. 10–14 (in Russ.).
- Anpilogova L.K., Volkova G.V. Development methods of artificial infectious backgrounds and wheat varieties assessment for resistance to harmful diseases (spike *Fusarium*, rust, powdery mildew). Recommendations. Krasnodar, 2000 (in Russ.).
- Berdysh Yu.I. Phytosanitary monitoring and scientific substantiation of winter wheat protection against pests on black earth soil of Western Ciscaucasia. Cand. Thesis. in Agriculture. Krasnodar, 2002 (in Russ.).
- Brar G.S., McCallum B.D., Gaudet D.A., Puchalski B.J., Fernandez M.R., Kutcher H.R. Stripe rust disease dynamics in southern Alberta, Saskatchewan, and Manitoba, 2009–2014. Can. J. Plant Pathol. 2016. V. 38. P. 114–115.
- Bux H., Ashraf M., Chen X., Mumtaz A.S. Effective genes for resistance to stripe rust and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Pakistan. Afr. J. Biotechnol. 2011.

- V. 10(28). P. 5489–5495.  
<https://doi.org/10.5897/AJB10.2247>
- Bux H., Rasheed A., Mangrio S.M., Abro S.A., Shah S.J.A., Ashraf M., Chen X. Comparative virulence and molecular diversity of stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) collections from Pakistan and United States. *Int. J. Agric. Biol.* 2012. V. 14. P. 851–860.
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) on wheat. *Can. J. Plant Pathol.* 2005. V. 27. P. 314–337.
- Chen X.M., Penman L. Stripe rust epidemic and races of *Puccinia striiformis* in the United States in 2004. *Phytopathology.* 2005. V. 95. P. 19.
- Chuprina V.P., Sokolov M.S., Anpilogova L.K., Kobileva E.A., Levashova G.I., Pikushova V.V. et al. Protection of wheat crops against stripe rust, taking into account the epiphytotic and biotrophic characteristics of its pathogen *Puccinia striiformis* West. *Agrochemistry.* 1999. V. 7. P. 81–94 (in Russ.).
- Dobryanskaya M.V., Anpilogova L.K., Vysotskaya N.I. Model of sporulation of the stripe rust pathogen. *Zashchita i karantin rasteniy.* 1999. V. 8. P. 25–26 (in Russ.).
- Green G.J. Stem rust of wheat, rye and barley in Canada in 1964. *Plant Disease survey.* 1965. V. 45 (1). P. 23–39.
- Hovmöller M.S., Justesen A.F. Rates of evolution of avirulence phenotypes and DNA markers in a northwest European population of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Mol. Ecol.* 2007. V. 16. P. 4637–4647.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03513.x>
- Kaydash A.S., Bessmeltsev V.I., Dobryanskaya M.V. Possible losses of winter wheat yield due to the stripe rust (*Puccinia striiformis* West.). *Mikologiya i fitopatologiya.* 1976. V. 10 (6). P. 509 (in Russ.).
- Kolmer J.A., Long D.L., Kosman E., Hughes M.E. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2001. *Plant Diseases.* 2003. V. 87. P. 859–866.
- Kosman E. Difference and diversity of plant pathogen populations: a new approach for measuring. *Phytopathology.* 1996. V. 86. P. 1152–1155.
- Kosman E., Leonard K.J. Conceptual analysis of methods applied to assessment of diversity within and distance between populations with asexual or mixed mode of reproduction. *New Phytol.* 2007. V. 174. P. 683–696.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02031.x>
- Kumar K., Holtz M.D., Xi K., Turkington T.K. Virulence of *Puccinia striiformis* on wheat and barley in central Alberta. *Can. J. Plant Pathol.* 2012. V. 34 (4). P. 551–561.
- Line R.F., Qayoum A. Virulence, aggressiveness, evolution, and distribution of races of *Puccinia striiformis* (the cause of stripe rust of wheat) in North America, 1968–87. *USDA-ARS Tech. Bull.* 1992. P. 1788.
- MacKenzie D. Crop disease to add to east Africa's woes. 2011. <http://www.newscientist.com/article/mg21128214.100-crop-disease-to-add-to-east-africas-woes.html>.
- Morozova A.A. Species composition of winter wheat rust and their distribution in the Krasnodar Territory. *Trudy Kubanskogo selskokhozyaystvennogo instituta.* 1974. V. 79 (107). P. 49–55 (in Russ.).
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saari E.E. Rust diseases of wheat: concepts and methods management. Mexico, 1992.
- Rogers J.S. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics.* University of Texas. Austin. 1972.
- Rsaliev S.S. New method of differentiation of wheat stripe rust. *Novosti nauki Kazakhstana.* 2008. V. 2. P. 143–146 (in Russ.).
- Sanin S.S., Nazarova L.N. Phytosanitary situation on wheat crops in the Russian Federation (1991–2008). Analytical review. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2010. V. 2. P. 1–20 (in Russ.).
- Shumilov Yu.V. Agrobiological substantiation of methods of reducing the infectious potential of the wheat stripe rust pathogen in the North Caucasus. *Cand. Thesis. Agriculture.* Krasnodar, 2013 (in Russ.).
- Shumilov Yu.V., Volkova G.V. Wheat stripe rust requires special attention. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2013. V. 8. P. 13–14 (in Russ.).
- Shumilov Yu.V., Volkova G.V., Nadykta V.D. Structure of the wheat stripe rust pathogen population by virulence in the North Caucasus. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2015. V. 49 (3). P. 194–200 (in Russ.).
- Singh R.P., William H.M., Huerta-Espino J., Rosewarne G. Wheat Rust in Asia: Meeting the challenges with old and new technologies. In: *New directions for a diverse planet. Proceed. 4th International Crop Science Congress, September 26 to October 1, 2004. Brisbane, Australia.* [http://www.cropscience.org.au/icsc2004/symposia/3/7/141\\_singhrp.htm](http://www.cropscience.org.au/icsc2004/symposia/3/7/141_singhrp.htm).
- Smirnova L.A., Alekseeva T.P. An improved method of cultivation of seedlings of grain crops for immunological studies: methodological recommendations for studying the racial composition of pathogens of rust of cereals. Moscow, 1988 (in Russ.).
- Volkova G.V. Structure and variability of wheat stripe and brown rust pathogen populations in the North Caucasus and the substantiation for managing intrapopulation processes. *Doct. Sci. thesis. Biol. St. Petersburg,* 2006 (in Russ.).
- Volkova G.V., Shulyakovskaya L.N., Kudinova O.A., Matveeva I.P. Wheat stripe rust in the Kuban. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2018. V. 4. P. 29 (in Russ.).
- Volkova G.V., Shumilov Yu.V., Matveeva I.P., Kudinova O.A., Nadykta V.D., Ermolenko S.A. Characterization of the North Caucasian population of the causative agent of yellow rust of wheat (*Puccinia striiformis* West.) By virulence and racial composition. Certificate No. 2017621440 dated 2017. Database. [http://www1.fips.ru/fips\\_serv1/fips\\_servlet?DB=DB&DocNumber=2017621440&TypeFile=html](http://www1.fips.ru/fips_serv1/fips_servlet?DB=DB&DocNumber=2017621440&TypeFile=html).
- Wellings C.R., Kandel K.R. Pathogen dynamics associated with historic stripe (yellow) rust epidemics in Australia in 2002 and 2003. In: *Proceedings of the 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference.* 2004. <http://www.crpmb.org/icrpsc11/abstracts.htm>. Accessed 08.07.2005.

- Wellings C.R., McIntosh R.A. *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Australasia: pathogenic changes during the first 10 years. *Plant Pathol.* 1990. V. 39 (2). P. 316–325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1990.tb02509.x>
- Анпилогова Л.К. (Anpilogova) Дифференциация рас возбудителя желтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss. et. Henn.) на основе выявленных у сортов пшеницы генов устойчивости. Дисс. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1980. 142 с.
- Анпилогова Л.К., Алексеева Т.П., Левашова Г.И., Ваганова О.Ф. (Anpilogova et al.) Эффективные гены устойчивости взрослых растений пшеницы к бурой, желтой ржавчине, мучнистой росе и их использование в селекции на Северном Кавказе // Региональные рекомендации. Краснодар, 1995. С. 10–14.
- Анпилогова Л.К., Волкова Г.В. (Anpilogova, Volkova) Методы создания искусственных инфекционных фонов и оценки сортообразцов пшеницы на устойчивость к вредоносным болезням (фузариозу колоса, ржавчинам, мучнистой росе) // Рекомендации. Краснодар, 2000. 28 с.
- Бердыш Ю.И. (Berdysh) Мониторинг фитосанитарного состояния и научное обоснование защиты озимой пшеницы от вредных организмов на черноземах Западного Предкавказья. Дисс. ... канд. с.-х. наук. Краснодар, 2002.
- Волкова Г.В. (Volkova) Структура и изменчивость популяций возбудителей бурой и желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе и обоснование приемов управления внутривидовыми процессами. Дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2006.
- Волкова Г.В., Шуляковская Л.Н., Кудинова О.А., Матвеева И.П. (Volkova et al.) Желтая ржавчина пшеницы на Кубани // Защита и карантин растений. 2018. Т. 4. С. 29.
- Волкова Г.В., Шумилов Ю.В., Матвеева И.П., Кудинова О.А., Надыкта В.Д., Ермоленко С.А. (Volkova et al.) Характеристика северокавказской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы (*Puccinia striiformis* West.) по вирулентности и расовому составу. 2017. База данных.
- Добрянская М.В., Анпилогова Л.К., Высоцкая Н.И. (Dobryanskaya et al.) Модель споруляции возбудителя желтой ржавчины // Защита и карантин растений. 1999. Т. 8. С. 25–26.
- Кайдаш А.С., Бессмельцев В.И., Добрянская М.В. (Dobryanskaya et al.) Возможные потери урожая зерна озимой пшеницы от желтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West.) // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10, № 6. С. 509.
- Морозова А.А. (Morozova) Видовой состав ржавчины озимой пшеницы и их распространение в Краснодарском крае // Труды Кубанского сельскохозяйственного ин-та. 1974. Т. 79 (107). С. 49–55.
- Рсалиев Ш.С. (Rsaliev) Новый метод дифференциации желтой ржавчины пшеницы 2008 // Новости науки Казахстана. Т. 2. С. 143–146.
- Санин С.С., Назарова Л.Н. (Sanin, Nazarova) Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991–2008 гг.). Аналитический обзор // Защита и карантин растений. 2010. Т. 2. С. 1–20.
- Смирнова Л.А., Алексеева Т.П. (Smirnova, Alekseeva) Усовершенствованный метод выращивания всходов зерновых культур для иммунологических исследований: методические рекомендации по изучению расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков. М.: ВАСХНИЛ, 1988.
- Чуприна В.П., Соколов М.С., Анпилогова Л.К., Кобылева Э.А., Левашова Г.И., Пикуюшова В.В. и др. (Chuprina et al.) Защита посевов пшеницы от желтой ржавчины с учетом эпифитотимических и биотрофных особенностей ее возбудителя *Puccinia striiformis* West. // Агробиология. 1999. Т. 7. С. 81–94.
- Шумилов Ю.В. (Shumilov) Агробиологическое обоснование приемов снижения инфекционного потенциала возбудителя желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе. Дисс. ... канд. с.-х. наук. Саратов, 2013.
- Шумилов Ю.В., Волкова Г.В. (Shumilov, Volkova) Желтая ржавчина пшеницы требует особого внимания // Защита и карантин растений. 2013. Т. 8. С. 13–14.
- Шумилов Ю.В., Волкова Г.В., Надыкта В.Д. (Shumilov et al.) Структура популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы по вирулентности на Северном Кавказе. // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49, № 3. С. 194–200.

## Virulence of the Wheat Stripe Rust Pathogene Population in the North-caucasus Region of Russia

G. V. Volkova<sup>a, #</sup>, I. P. Mateeva<sup>a</sup>, and O. A. Kudinova<sup>a</sup>

<sup>a</sup> All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, 350039 Krasnodar, Russia

<sup>#</sup>e-mail: galvol.bpp@yandex.ru

Wheat stripe rust is one of the most harmful diseases, which causes significant damage to crops in many countries of the world. In Russia, especially in the North Caucasus region, since 1990, there has been a steady trend of expanding the area of the stripe rust pathogen. Fungal isolates are capable of rapid formation of virulent races that affect previously resistant wheat varieties, so monitoring the virulence of *Puccinia striiformis* is a topical issue for the North Caucasus region of Russia. This article presents the results of the study of the virulence of the wheat stripe rust pathogen in 2013–2015 in the North Caucasus region of Russia. Collection of infectious material was

carried out at the end of May and the beginning of June on production crops of wheat and breeding sites of Krasnodar and Stavropol territories, the Rostov Region and the Republic of Adygea. To study the virulence of the pathogen population, standard sets of varieties and differentiation lines were used, including 41 resistance genes. During the research period, the virulence of 130 clones of the fungus was described, of which 126 virulence phenotypes were identified. Phenotypic diversity within each of the populations 2013–2015 high enough values of the Shannon index for the populations of the 2014 and 2015 equal to one for the population of 2013 of 0.96. Diversity of populations by gene frequencies at the average level ( $H_s$  varies from 0.20 to 0.27). Of the 41 lines with resistance genes, 38 showed different reactions to *P. striiformis* infection. For three years of research, no isolates virulent to the carrier lines of *Yr* genes 3, 5, 26, Sp were found. Frequency of *P. striiformis* isolates virulent to lines with *Yr* genes 4 + 12, 6, 7 + 25, 7, 8, 2 + NVII, 32, 2 + 9, 3a + 4a + ND, SD remained at an average level and varied from 6 to 19%. Frequency of isolates on lines with *Yr* genes: 1, 2, 4b, 21, 29, SU, 2 + 6, 7 + 22 + 23, 8 + 19, 39 + Alp remained consistently high (30–80%). On varieties and lines with yr genes: 9, 10, 15, 18, 25, 10 + Mor, 3a + 4a + V23, 25 + 32, A high polymorphism of pathogen reaction types was observed. Differences within populations by frequency of virulence genes between years according to the Nei index are insignificant [ $N = 0.23$  (2013–2014),  $N = 0.11$  (2014–2015),  $N = 0.18$  (2013–2015)].

*Keywords:* population, *Puccinia striiformis*, stripe rust of wheat, virulence