

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 577.21:633.11:632.937
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-190-204



Разнообразие дагестанской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы по вирулентности

Е. И. Гульятеева¹, Е. Л. Шайдаюк¹, Р. Е. Смирнова¹, К. М. Абдуллаев², К. У. Куркиев²

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

²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, Дербент, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Ивановна Гульятеева, eigulyaeva@gmail.com

Актуальность. В последние годы в Дагестане на образцах *Triticum* L. наблюдается высокое развитие желтой ржавчины, что позволяет отобрать высокоустойчивые генотипы. Информация об эффективности *Yr*-генов, вирулентности и расовом составе патогена необходима для корректной интерпретации результатов полевых оценок. Цель работы – охарактеризовать вирулентность дагестанской популяции *Puccinia striiformis* West. в фазе проростков; оценить устойчивость линий и сортов-дифференциаторов к желтой ржавчине в полевых условиях; провести идентификацию инвазивных рас *PstS1* и *PstS2*.

Материалы и методы. Листья с урединиопустилами собраны с образцов мягкой пшеницы на Дагестанской опытной станции ВИР в 2020–2022 гг. Анализ вирулентности проводили в лабораторных условиях с использованием 14 *AvYr*-линий (*Avocet* NIL) и 15 сортов-дифференциаторов. Возрастную устойчивость тестеров вирулентности оценили в полевых условиях на высоком естественном инфекционном фоне. Набор SCAR-маркеров (SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2) применили для идентификации инвазивных рас.

Результаты и обсуждение. Устойчивость ко всем изолятам показали линии *Av: Yr5, Yr10, Yr15, Yr24, Yr26* и сорт 'Moro' (*Yr10, YrMor*). Вирулентностью к *Yr17* обладали изоляты с сортов 'Граф' и 'Сварог', несущих этот ген, и с сорта 'Siete Cerros'. Дагестанская коллекция изолятов *P. striiformis* характеризовалась высоким генетическим разнообразием. Общие фенотипы отмечены на сорте 'Граф' в 2021 и 2020 г. Линии с генами *Yr5, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24* и сорта 'Moro', 'Compair', 'Carstens', 'Spaldings Prolific' характеризовались резистентностью к желтой ржавчине в полевых условиях во все годы исследований. Сорта 'Reichersberg 42', 'Heines Peko Vilmorin 23' были устойчивы в 2020 и 2022 г. и умеренно поражены (до 10%) в 2021 г. При молекулярном анализе выделено три изолята, относящихся к инвазивной группе *PstS2*. В 2021 г. эти изоляты обнаружены на сорте 'Siete Cerros' и линии Л 650, в 2022 г. – на сорте 'Васса'.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, *Puccinia striiformis*, *Yr*-гены, популяция, устойчивость

Благодарности: все фитопатологические и молекулярно-генетические исследования патогена выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-26-00042. Урединиообразцы *P. striiformis* были собраны с образцов пшеницы, изучаемых в Дербенте в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гульятеева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Смирнова Р.Е., Абдуллаев К.М., Куркиев К.У. Разнообразие дагестанской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы по вирулентности. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(4):190-204. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-190-204

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-190-204

Virulence diversity of the yellow rust pathogen population in Dagestan

Elena I. Gulyaeva¹, Ekaterina L. Shaydayuk¹, Regina E. Smirnova¹, Kadyr M. Abdullaev², Kishtili U. Kurkiev²¹All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia²N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experimental Station of VIR, Derbent, Russia**Corresponding author:** Elena I. Gulyaeva, eigulyaeva@gmail.com

Background. Yellow rust incidence on *Triticum* L. has been observed to surge up in Dagestan in recent years, facilitating selection of highly resistant genotypes. Information on the effectiveness of *Yr* genes and the pathogen's virulence and racial composition is needed to interpret field assessment data correctly. The objective of this study was to describe the virulence of the Dagestan population of *Puccinia striiformis* West. at the seedling stage, evaluate the resistance of differentiators to yellow rust in the field, and identify invasive *PstS1* and *PstS2* races.

Materials and methods. Leaves with urediniopustules were collected from bread wheat accessions at Dagestan Experiment Station of VIR (DES VIR) in 2020–2022. Virulence was analyzed in the laboratory using 14 Av*Yr* lines (Avocet NIL) and 15 differential wheat cultivars. Age-specific resistance of virulence testers under high natural infection pressure was studied in the field of DES VIR. A set of SCAR markers (SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a1, and SCP19M26a2) were used to identify invasive races.

Results and discussion. Avocet lines with *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24*, and *Yr26*, and cv. 'Moro' (*Yr10*, *YrMor*) manifested resistance to all isolates. Virulence to *Yr17* was detected only in the isolates from cvs. 'Graf' and 'Svarog' carrying this gene, and 'Siete Cerros'. The Dagestan collection demonstrated high genetic diversity. Common phenotypes were identified on cv. 'Graf' in 2021 and 2020. There was no temporal differentiation between pathogen collections in the years of testing. High field resistance to yellow rust was recorded in lines with *Yr5*, *Yr8*, *Yr10*, *Yr15* and *Yr24*, and in cvs. 'Moro', 'Compair', 'Carstens' and 'Spaldings Prolific'. Cvs. 'Reichersberg 42' and 'Heines Peko Vilmorin 23' were resistant in 2020 and 2022, and moderately affected (up to 10%) in 2021. Molecular analysis identified all three isolates belonging to the invasive *PstS2* group on cv. 'Siete Cerros' and L 650 in 2021, and cv. 'Vassa' in 2022.

Keywords: *Triticum aestivum*, *Puccinia striiformis*, *Yr* genes, population, resistance

Acknowledgements: all phytopathological and molecular genetics studies of the pathogen were supported by the Russian Science Foundation, Project No. 23-26-00042. Samples of *P. striiformis* urediniospores were collected from wheat accessions studied in Derbent within the framework of the state task assigned to VIR, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Smirnova R.E., Abdullaev K.M., Kurkiev K.U. Virulence diversity of the yellow rust pathogen population in Dagestan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(4):190-204. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-190-204

Введение

Дагестанская опытная станция – филиал ВИР (ДОС ВИР) создана в 1935 г. Расположена она на берегу Каспийского моря, недалеко от г. Дербент. Природно-климатические условия местности благоприятны для возделывания многих сельскохозяйственных культур, включая зерновые. На станции ежегодно проводится размножение и изучение образцов мировой коллекции рода *Triticum* L. по хозяйственно ценным признакам и устойчивости к болезням. Климатические условия зоны (относительно теплые зимы, влажный приморский воздух в весенне-летний период) способствуют успешному развитию не только зерновых, но и их патогенов, среди которых доминирует ржавчина.

Бурая ржавчина (возбудитель – *Puccinia triticina* Erikss.) являлась наиболее распространенной и вредоносной болезнью для образцов *Triticum* и *Aegilops* L. в условиях Дагестана до недавнего времени (Mikhailova et al., 1997; Gulyaeva et al., 2018). Желтая (*P. striiformis* West.) и стеблевая (*P. graminis* Pers.) ржавчины отмечались спорадически в благоприятные для развития этих болезней годы. В последнее время фитосанитарная ситуация в регионе изменилась: вредоносность желтой ржавчины нарастает, а бурой снижается. Сходная ситуация отмечается в других регионах РФ, например в Северо-Западном (Shaydayuk et al., 2021), в приграничном Азербайджане (Hasanova, Rustamov, 2019) и ряде стран мира (Wellings, 2007; Milus et al., 2009; Chen et al., 2021; Bouvet et al., 2022). Частично это обусловлено тем, что желтая ржавчина проявляется раньше бурой и характеризуется более высокой вредоносностью (Chen, 2005; Milus et al., 2009; Sinha, Chen, 2021). Быстрое распространение *P. striiformis* обуславливает преждевременное усыхание листьев пшеницы, что ограничивает развитие других видов *Puccinia*.

Возбудитель желтой ржавчины поражает пшеницу, рожь, ячмень, злаковые травы и сорняки. Гриб сохраняется в форме урединиомицелия на озимых культурах (при поражении их с осени), на многолетних злаковых травах и может заноситься с воздушными потоками из других регионов. Промежуточные хозяева *P. striiformis* – барбарис (*Berberis* spp.) и магония (*Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.) (Zhao et al., 2013; Wang, Chen, 2013). Показано более высокое разнообразие популяций патогена по вирулентности в регионах произрастания промежуточных растений-хозяев (Hovmøller et al., 2016).

Биологические особенности *P. striiformis* отличаются от *P. triticina* и *P. graminis*. Гриб успешно развивается в диапазоне температур от 2 до 15°C и при высокой влажности воздуха. В 1980-х годах в Северной Африке появились новая группа рас – *PstS1* и *PstS2*, способная развиваться при высоких температурах и характеризующаяся высокой агрессивностью (Walter et al., 2016). Высокая миграционная способность способствовала успешному распространению этих рас воздушными потоками по странам и континентам. Изоляты расы *PstS1* широко представлены в Восточной Африке. В годы эпифитотий они доминируют в США и Австралии. Группа *PstS2* – сестринская линия *PstS1*. Ареал ее значительно шире. В 1990-е годы она была отмечена на Ближнем Востоке и в Северной Африке, в 2002 г. – в Западной Европе, в 2003 г. – в Западной и Центральной Азии (Walter et al., 2016). В 2015–2016 гг. изоляты расы *PstS2* зафиксированы в Азербайджане (<https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>). В 2020 г. они впервые обна-

ружены на северо-западе России (Ленинградская обл.) (Shaydayuk et al., 2021).

Высокое развитие желтой ржавчины в естественных условиях ДОС ВИР позволяет провести оценку устойчивости коллекций *Triticum* и *Aegilops* spp. и отобрать устойчивые генотипы. Анализ эффективности *Yr*-генов необходим для корректной интерпретации результатов полевых оценок. Характеристика расового состава *P. striiformis* на районированных и перспективных образцах пшеницы позволяет оценить их влияние на естественный отбор патогена и спрогнозировать фитосанитарную ситуацию с желтой ржавчиной в регионах широкого возделывания этих сортов.

Цель данных исследований – охарактеризовать вирулентность дагестанской популяции *P. striiformis* в фазе проростков; оценить устойчивость линий и сортов-дифференциаторов к желтой ржавчине в полевых условиях; провести идентификацию инвазивных рас *PstS1* и *PstS2* с использованием молекулярных маркеров.

Материалы и методы

Материал исследований включал листья с урединиопустулами *P. striiformis*, собранные на образцах мягкой пшеницы на ДОС ВИР в 2020–2022 гг. (с 30 образцов и более ежегодно). Акцент при сборе материала делали на российские районированные и перспективные сорта мягкой пшеницы с разной степени поражения болезнью (рис. 1). Работа с возбудителем желтой ржавчины в лабораторных условиях осложнена быстрой потерей жизнеспособности спор в гербарном материале (на сухих листьях). Это лимитирует проведение популяционных исследований *P. striiformis* во всем мире (El Amil et al., 2020; <https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>). В 2020 г. нам удалось размножить урединиоматериал только с трех образцов пшеницы, в 2021 – с 19, в 2022 – с 13 (табл. 1).

Размножение инфекционного материала, выделение монопустульных изолятов и изучение вирулентности проводили по ранее описанной методике (Gulyaeva, Shaydayuk, 2020). Для возобновления спороношения патогена подсушенные листья пшеницы с урединиопустулами разрезали на отрезки и раскладывали в чашки Петри. С одной стороны отрезки прикрывали ватным валиком, смоченном в растворе 0,004-процентного бензимидазола (Mikhailova et al., 1998). На 2–4 дня чашки помещали в холодильник (3–5°C). В жизнеспособном материале в течение 2–3 дней наблюдали появление свежего спороношения гриба.

Для размножения инфекционного материала использовали микрокамеры. Отрезки листьев с урединиопустулами прикладывали к 10–14 дневным растениям восприимчивого сорта ‘Michigan Amber’ и закрепляли с помощью пищевой пленки. Сосуды с растениями помещали в темную камеру с температурой 10°C и влажностью 100%. Спустя сутки пленку убирала, а растения переносили в климатическую камеру Versatile Environmental Test Chamber MLR-352H со следующими параметрами: 16 часов – день (освещение 15000–20000 лк), температура 16°C; 8 часов – ночь, температура 10°C. Первые симптомы отмечали через 12–14 дней после заражения. Споры собирали на 17–20-й день с помощью вакуумного насоса со специальной насадкой. Листья с отдельными урединиопустулами использовали для получения монопустульных изолятов.



Рис. 1. Пораженность сортов мягкой пшеницы возбудителем желтой ржавчины в Дагестане в 2022 г.: а) 'Влади', б) 'Граф', в) 'Гречанка', г) 'Тимирязевская Юбилейная'

Fig. 1. Bread wheat cultivars affected by the yellow rust pathogen in Dagestan in 2022: а) 'Vladi'; б) 'Graf'; в) 'Grechanka'; г) 'Timiryazevskaya Yubileynaya'

Вирулентность анализировали с помощью сборного инокулюма и монопустульных изолятов. В 2020 г. от каждого инфекционного образца было получено по пять монопустульных изолятов, в 2021–2022 гг. – по два. Суспензирование спор проводили в малотоксичной для растений жидкости NOVEX 7100 (концентрация – 10^6 спор/мл) и опрыскивали 10–12-дневные растения дифференциаторов. Дальнейшее инкубирование зараженных наборов проводили в тех же условиях, что и при размножении инфекционного материала.

Анализ вирулентности выполнен на почти изогенных линиях сорта 'Avocet' (Av NIL): Yr1, Yr5, Yr6, Yr7, Yr8, Yr9, Yr10, Yr15, Yr17, Yr18, Yr24, Yr26, YrSp, Yr27 и сортах-дифференциаторах из международного [Chinese 166 (Yr1), Lee (Yr7, Yr+), Heines Kolben (Yr6, Yr+), Vilmorin 23 (Yr3), Moro (Yr10, YrMor), Strubes Dickkopf (YrSD, Yr25, Yr+),

Suwon 92/Omar (YrSu, Yr+) и европейского [Hybrid 46 (Yr4, Yr+), Reichersberg 42 (Yr7, Yr+), Heines Peko (Yr2, Yr6, Yr25, Yr+), Nord Desprez (Yr3, YrND, Yr+), Compair (Yr8, Yr19), Carstens V (Yr32, Yr25, Yr+), Spaldings Prolific (YrSP, Yr+), Heines VII (Yr2, Yr25, Yr+)] наборов. Тип реакции определяли по шкале G. Gassner и W. Straib (1926). Растения с баллами 0–2 относили к устойчивым, а 3, 4 и X – к восприимчивым.

Всего охарактеризовано 79 изолятов, в том числе 15 – в 2020, 38 – в 2021, 26 – в 2022 г.

Фенотипы изолятов *P. striiformis* определяли на 29 тестерах вирулентности (14 – Av NIL, 15 – сорта-дифференциаторы) с использованием пакета программ GenALEX (опция Multilocus, Matches). Применяли международную номенклатуру обозначения рас на 15 сортах-дифференциаторах. При этом устойчивый тип реакции (R) обозна-

Таблица 1. Характеристика инфекционного материала *Puccinia striiformis* West., собранного в Дагестане в 2000–2022 гг.**Table 1.** Description of the *Puccinia striiformis* West. infection material collected in Dagestan in 2000–2022

Год сбора	Образцы пшеницы – источники инфекционного материала <i>P. striiformis</i>			
	Образец	Происхождение	Пораженность (%)*	Yr-гены
2020	к-56547	Узбекистан	40–60	
	Van	Армения	40–60	
	Beracet	Турция	40–60	
2021	Веха	Россия	1–55	Yr9
	Вид	Россия	1–5	Yr9, Yr18
	Велена	Россия	1–5	Yr9
	Вольница	Россия	30–40	Yr18
	Вольный Дон	Россия	15–20	Yr18
	Граф	Россия	1–5	Yr17
	Жива	Россия	1–5	Yr9, Yr18
	Караван	Россия	10–20	Yr9
	Сварог	Россия	1–5	Yr17
	Степь	Россия	1–5	Yr9
	Лютесценс Л 242-97-2-45	Россия	1–5	
	Лютесценс Л 363-96-4	Россия	80–90	
	Лютесценс Л-199	Россия	10–20	
	Лютесценс Л-300	Россия	1–5	
	Лютесценс Л-600-10	Россия	80-90	
	Эритроспермум Л 22912	Россия	10–20	
	Эритроспермум Л 313-01-1	Россия	100	
Грекум Л 650	Россия	10–20		
Cieto Cerros	СИММУТ	60–80		
2022	Безостая 100	Россия	1–5	Yr9, Yr18
	Богема	Россия	1–5	
	Васса	Россия	1–5	Yr9
	Влади	Россия	20-40	
	Волшебница	Россия	1–5	
	Вольный Дон	Россия	1–5	Yr18
	Граф	Россия	5–30	Yr17
	Жаворонок	Россия	1–5	Yr18
	Степь	Россия	1–5	Yr9
	Тимирязевская Юбилейная	Россия	50–70	
	Гречанка	Россия	60–100	
	Michigan Amber	США	70–90	
	Jurateco	Мексика	100	

Примечание: * – пораженность образцов пшеницы в полевых условиях

Note: * – disease severity on wheat accessions in the field

чается как 0, восприимчивый (S) – 1; используется десятичная система обозначения каждого сорта (первый дифференциатор – 2⁰, второй – 2¹, третий – 2² и т. д.). Суммарное значение является номером расы (если восприимчив только первый дифференциатор (2⁰) – раса 1, если первый и второй (2⁰+2¹), то раса 3, и т. д.). В аббревиатуре расы сначала указывается номер по международному набору, затем номер по европейскому набору с приставкой E (например, 1E3) (Gulyaeva, Shaydayuk, 2020).

Оценку генетических дистанций между изолятами патогена с разных образцов пшеницы проводили в программе GenAlEx (опция Distance, Genetic).

В 2020–2022 гг. в полевых условиях изучили возрастную устойчивость дифференциаторов к возбудителю желтой ржавчины. Для оценки использовали модифицированную шкалу Кобба (McIntosh et al., 1995). Во все годы отмечено высокое развитие бурой ржавчины в естественных условиях. Пораженность восприимчивого контроля достигала 60–100%.

Набор SCAR-маркеров (SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2) использовали для идентификации инвазивных рас. Результаты интерпретировали по следующему принципу: изоляты, относящиеся к группе *PstS1*, имеют ампликоны со всеми использованными маркерами: SCP19M24a1 (485 пн), SCP19M24a2 (385 пн), SCP19M26a1 (491 пн), SCP19M26a2 (262 пн), изоляты группы *PstS2* – с маркерами SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2. Экстракция ДНК из монопустульных изолятов выполнена по методике A. F. Justesen et al. (2002). Параметры, предложенные S. Walter et al. (2016), применяли для постановки ПЦР

Результаты и обсуждение

Тип реакции изолятов *P. striiformis*, выделенных с разных сортов пшеницы, на линиях и сортах-дифференциаторах представлен в таблице 2.

Устойчивость ко всем изолятам показали линии Av: *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24*, *Yr26* и сорт 'Moro' (*Yr10*, *YrMor*). Вирулентность к *Yr17* выявлена у изолятов с сортов 'Граф' и 'Сварог', несущих этот ген, и с сорта 'Siete Cerros'. Линии с генами *Yr6*, *Yr8*, *Yr6* и сорт 'Heines Kolben' (*Yr6*, *Yr2*) восприимчивы ко всем изученным изолятам (100%). Авирулентность к линии Av*Yr9* наблюдали у изолятов, полученных с универсально восприимчивых сортов 'Juratesco' и 'Michigan Amber'. Высокое варьирование по вирулентности отмечено на других сортах-дифференциаторах и *Yr*-линиях.

Различия по типу инфекции при заражении дифференциаторов сборным инокулюмом с одного сорта и полученными с него монопустульными изолятами не выявлены. Это указывает на то, что в мелкоделяночных опытах на одном сорте отбираются сходные по вирулентности изоляты. Данная информация согласуется с представленной в мировой литературе для бурой ржавчины (Fontyn et al., 2022). С. Fontyn et al. (2022) показали, что расовый состав *P. triticina* на сортах пшеницы, первично изучаемых на селекционных станциях во Франции, существенно не отличался от формирующегося в посевах при дальнейшем их коммерческом возделывании. Таким образом, информация о вирулентности возбудителя желтой ржавчины на изученных сортах в условиях ДОС ВИР позволяет оценить фитосанитарную ситуацию в производственных посевах при дальнейшем их возделывании.

Инокулюм *P. striiformis* с сортов 'Вольный Дон', 'Степь' и 'Граф' изучали дважды: в 2021 и 2022 г. Различия в ра-

совом составе патогена на сорте 'Граф' не выявлены. Изоляты с сорта 'Вольный Дон' различались по вирулентности к сортам-дифференциаторам 'Strubes Dickkopf' и 'Nord Desprez' (2021 г. – восприимчивость, 2022 г. – устойчивость). Изоляты с сорта 'Степь' были вирулентны к линии Av*YrSP* и сорту 'Heines VII' в 2021 г. и авирулентны в 2022 г.

Динамика вирулентности дагестанской популяции *P. striiformis* в 2020–2022 гг. показана в таблице 3. Варьирование частот вирулентности от 50 до 100% наблюдали на линиях Av: *Yr8*, *Yr18*, *Yr27*, *YrSp* и сортах 'Lee', Suwon 92/Omar, 'Hybrid 46', 'Reichersberg 42', 'Heines Peko', 'Compair' 'Heines VII'. Вирулентность к линии Av*Yr1* и сортам 'Chinese 166', 'Strubes Dickkopf' была на сходном уровне в 2020 и 2021 г. и незначительно снизилась в 2022 г. Частота изолятов, вирулентных к линии Av*Yr7* и сортам 'Spaldings Prolific', 'Vilmorin 23', была выше в 2020 г., чем в последующий период.

Дагестанская коллекция *P. striiformis* характеризовалась высоким генетическим разнообразием во все годы исследований. Тридцать фенотипов вирулентности выявлено среди 79 изолятов при использовании 29 тестеров вирулентности (табл. 4). Число аллелей вирулентности варьировало от 11 до 20. Общие фенотипы в 2021 г. отмечены на сортах 'Веха' и 'Велена', 'Вольница' и 'Вольный Дон', 'Граф' и 'Сварог'; в 2022 г. – на сортах 'Волшебница' и 'Жаворонок', а в 2021 и 2022 г. – на сорте 'Граф'.

При использовании меньшего числа тестеров вирулентности (международного и европейского набора сортов-дифференциаторов) число общих рас было выше. Раса 102E183 отмечена на сорте 'Граф' в 2021 и 2022 г. и на сортах 'Сварог' и 'Безостая 100' в 2022 г. В 2021 г. общая раса 111E247 определена на сортах 'Вольница', 'Вольный Дон', линии Л 650; раса 39 E183 – на сортах 'Веха', 'Велена'; раса 70E151 – на линиях Л 199, Л 600-10. В 2022 г. раса 70E20 была общей для сортов 'Волшебница' и 'Жаворонок'.

Генетическое сходство между изолятами *P. striiformis* на разных образцах пшеницы показано на многомерной диаграмме (рис. 2). Большинство изолятов на ней объединились в единую группу. Умеренно отличались от основной группы изоляты с сортов 'Жаворонок' (5_22), 'Волшебница' (9_22) и 'Michigan Amber' (13_22), которые характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности. Временная дифференциация образцов патогена в 2020–2022 гг. не выявлена.

Пораженность дифференциаторов в полевых условиях на естественном инфекционном фоне показана в таблице 5. Развитие болезни на восприимчивом контроле было стабильно высоким во все годы исследований. Резистентность к желтой ржавчине отмечена у линий Av: *Yr5*, *Yr8*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24* и сортов 'Moro', 'Compair' 'Carstens' и 'Spaldings Prolific'. Сорта 'Reichersberg 42', 'Heines Peko Vilmorin 23' показали устойчивость к болезни в 2020 и 2022 г. и умеренную пораженность (менее 10%) в 2021 г.

Молекулярный анализ дагестанских изолятов *P. striiformis* не выявил представителей инвазивной группы *PstS1*. При этом обнаружено три изолята, относящихся к группе *PstS2*. В 2021 г. они отмечены на сорте 'Siete Cerros' и линии Л 650, в 2022 г. – на сорте 'Васса'. У этих изолятов амплифицировались маркеры SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2. У остальных изолятов наблюдали фрагменты трех маркеров (SCP19M24a2, SCP19M26a2 и SCP19M24a1) либо двух (SCP19M24a2 и SCP19M26a2), что указывает на отличие их от инвазивных рас *PstS1* и *PstS2* (Walter et al., 2016).

Таблица 2. Тип реакции линий и сортов-дифференциаторов при инокуляции изолятами *Puccinia striiformis* West. в фазе проростков
Table 2. Reaction type of differential lines and cultivars inoculated with *Puccinia striiformis* West. isolates at the seedling stage

Образец мягкой пшеницы - источник инфекционного материала <i>P. striiformis</i>	Тип реакции (балл)																															
	Avocet Yr1	Avocet Yr5	Avocet Yr6	Avocet Yr7	Avocet Yr8	Avocet Yr9	Avocet Yr10	Avocet Yr15	Avocet Yr17	Avocet Yr18	Avocet Yr24	Avocet Yr26	Avocet YrSP	Avocet Yr27	Chinese 166	Lee	Heines Kolben	Vilmorin	Moro	Strubes Dickkopf	Suwon 92/Omar	Hybrid 46	Reishesberg 42	Heines Peko	Nord Desprez	Compair	Carstens V	Spralings Prolific	Heines VII			
	2020 г.																															
Berecet	3	0	3	3	3	3	0	0	2;	3	0	0	3	3	3	3	3	3	0;	3	3	3	3	3	3	0	3	2;	3	3		
Van	0	0	3	3	3	3	0	0	0	3	2;	2;	3	3	2;	3	3	3	0	2;	3	2;	3	3	3	3	3	2;	3	3		
к-56547	3	0	3	0	3	3	0	0	0;	2;	0;	2;	3	3	3	0	3	3	0;	3	3	3	0	3	3	3	3	3	3	3		
	2021 г.																															
Вежа	3	0	3	2;	3	3	3	0;	0	0;	3	0-1;	0	3	3	3	3-4	2;	0;	3-4	2;	3	3	3	3	2;	3	3-4	2;	3-4		
Вид	3	0	3	2-3;	3-4	3-4	0	0	0-1;	3	0-1;	0-1;	3	3	3	3-4	3-4	4	0;	3	3	3-4	3-4	0;	3	3	3	3	2;	3-4		
Велена	3	0	3	2;	3	3	3	0;	0	0;	3	0-1;	0-1;	0	3	3	3-4	2;	0;	3-4	2;	3	3	3	3	2;	3	3-4	2;	3-4		
Вольница	3-4	0	3-4	2;	3	3-4	0	0	0;	3-4	1-2;	1-2;	3	3	3-4	3-4	3	3-4	0;	3	3	3-4	3-4	3	3	3	3-4	3-4	3	3		
Вольный Дон	3	0	3-4	2;	3-4	3-4	0	0	2	3	0-1;	0-1;	3	3	3	3	3	3-4	0;	3	3	3-4	3-4	3	3	3	3-4	3-4	3	3-4		
Граф	0;	0	3	1-2	3-4	3-4	0;	0	3	0-1;	0-1;	3	3	3	0;	3	3-4	2;	0;	3	3	3-4	3-4	3	3	3	3	3	2;	3-4		
Жива	3	0	3	2;	3	3-4	0;	0	0;	0	0-1	0-1	0	3	3	3	3	3-4	0;	2;	3	3	3	3	3	2;	3	2;	2;	3-4		
Караван	0	0	3	2;	3	3	0;	0	2;	3-4	0-1;	0-1;	3	3	0	3	3-4	2-3;	0;	2;	3	3	3	3	3	1-2;	3	3	0;	0-1;		
Сварог	0;	0	3	1-2	3-4	3-4	0;	0	3	0-1;	0-1;	3	3	3	0;	3	3-4	2;	0;	3	3	3-4	3-4	3	3	3	3	3	2;	3-4		
Степь	3-4	0	3	2;	3-4	3-4	0	0	0-2;	3	0-1;	0-1;	3	3-4	3	3	3-4	3-4	0	3	3	3-4	3-4	3	3	0	0	3	3	3-4		
Л242-97-2-45	3	0	3	2;	3-4	3-4	0;	0	0-1;	3-4	0;	0	3	2-3	3-4	3	3-4	3-4	0;	3	3	3-4	3	3	3	3-4	3-4	2;	3-4	2;	3-4	
Л363-96-4	3	0	3-4	2+	3-4	3-4	0	0	0-1;	3	0;	0;	0;	3	3	3	3	0-1;	0;	0-1;	3-4	3	3-4	3	3	3	3	0-1;	3	0-1;	3	
Л199	0	0	3	2	3	3	0	0	0	3	0-1;	0-1;	0	3	0	3-4	3-4	2	0	0	0	3-4	3-4	3	3	3	3-4	0-1;	3-4	0;	2	3
Л300	0	0	3	2	3-4	3-4	0	0	0-1;	2	0-1;	0-1;	0	3-4	0	3	3	2-3	0	0	0	3-4	3	3-4	3	3	3	2-3	0	3-4		
Л600-10	0	0	3	2;	4	3	0	0	2;	2	2;	2;	0	3	0	3	3	0;	0;	0	0	3-4	3	3	3	3	3	0-1;	0-1;	3	3	
Л22912	3	0	3	1-2;	3-4	3	0	0	0-1;	3	0	0	0	3	3	3	3	2;	0	0	3	3-4	3	3	3	3	3	0-1;	2;	3	3	

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Образец мякоти пшеницы - источник инфекционного материала <i>P. striiformis</i>	Тип реакции (балл)																																
	Avocet Yr1	Avocet Yr5	Avocet Yr6	Avocet Yr7	Avocet Yr8	Avocet Yr9	Avocet Yr10	Avocet Yr15	Avocet Yr17	Avocet Yr18	Avocet Yr24	Avocet Yr26	Avocet YrSP	Avocet Yr27	Chinese 166	Lee	Heines Kolben	Vilmorin	Moro	Strubes Dickkopf	Suwon 92/Omar	Hybrid 46	Reishesberg 42	Heines Peko	Nord Desprez	Compair	Carstens V	Spaldings Prolitic	Heines VII				
	2021 г.																																
Л 313-01-1	3	0	3	3	3	3-4	0	0	0	0-1;	2;	0-1;	0-1;	3	3	3	3-4	3-4	0;	3-4	3-4	4	4	3-4	3-4	2;	2;	3-4	2;	3-4			
Л 650	3	0	3-4	0	3	3	0	0	0	3	0;	0	3	0	3	3	3	2-3;	0	3	3	3	3	3	3	0	2-3	3	3	3			
Siete Cerros	0	0	3	3-4	3	3	0	0	3	3	0-1;	0-1;	0	3-4	0	3-4	3-4	2	0;	3-4	3	3	3	3	3	0;	3	3	3	3-4			
	2022 г.																																
Безостая 100	0	0	3	2-3	3	3	3	0;	0	3	0	0	2+3	2+3	0	3	3	2;	0;	2-3	3	3	3	3-4	3	1-2;	3	2-3	0-2;	3			
Богема	3	0	3	2-2*	3	3	0;	0	0-1	3	0;	0-1;	3	3	3	3	3-4	2;	0;	2-2*	3	3	2+3	2+3	0;	2-2*	2-2*	2+3	3				
Васса	0	0	3-4	2+3	3	3	0;	0	0-1;	3	0;	0;	3	2+3	0	3	2+3	2;	0	2-3	3	3	3	3	3	0;	3	2+2*	2+2*	2+3			
Влади	0	0	3	2;	3	3	0	0	2;	3	0	0	1-2;	3	0	3	3	2;	0;	2;	3	3	2+3	2-3	2-3	0;	3	2-3	2-2*	2-2*			
Волшебница	0	0	3	2;	3-4	3	0;	0	1-2;	3	0	0-1;	3	3	0	3-4	3	2;	0	2;	3	3	2;	2;	3	0-1;	2-3	2;	0-1;	2;			
Вольный Дон	3	0	3	2;	3	3	0;	0	2;	3	0-1;	0-1;	3	3	3	3	3	3	0;	2;	3	3	3	3	3	0-1;	0-1;	3	3	3			
Граф	0;	0	3	2	3	3	0;	0	3	3	0;	0;	3	3	0	3	3	2;	0;	3	3	3	3	3	3	1-2;	2-3	3	1-2;	3			
Гречанка	0;	0	3	2-3	2-3	3	0;	0	0	3	0;	1-2;	3	3	0	3	3	2;	0;	3	3	3	3	3	3	0;	2	3	0-1;	3			
Жаворонок	0	0	3	2;	3-4	2+3	0;	0	1-2;	2+3	0;	0;	3	3-4	0	3-4	3	2;	0	2;	3	3	2;	2;	3	0-1;	2-3	2;	0-1;	2;			
Степь	3	0	3	2;	3	3	0	0	2;	3	0;	0;	2;	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	2	0;	3	3	0-1;			
Тимирязевская Юбилейная	3	0	3	2;	3	3	0;	0	0;	3	0-1;	0-1;	3	3	3	3	3-4	2;	0;	3	2;	3	3	3	3	2;	3	3	2	3			
Jupateco	3	0	3	1-2;	3	0-1;	0	0	3	3	3	3	3	3	3	3-4	3-4	2+3	0	2	3	3	3	2+3	2;	0	0-2;	2+3	0-1;	2+3			
Michigan Amber	3	0	3	2;	2+3	0-1;	1-2;	0	1-2;	3	0-1;	0-1;	3	3	0	3	3	1-2;	1-2;	2;	2+3	2;	2-2*	1-2;	0;	3	2-3	0-2;	2-2*	2-2*			

Примечание: 0 – отсутствие симптомов; 0; – гиперчувствительные пятна; 1 – мелкие пустулы с некрозом, 2, 2; – мелкие, средние пустулы, окруженные некрозом или хлорозом, 3 – среднего размера пустулы без хлороза, 4 – крупные пустулы без хлороза; «-» и «+» – промежуточные типы реакции

Note: 0 – no symptoms, 0; – hypersensitive spots; 1 – small pustules with necrosis, 2, 2; – small or medium-sized pustules surrounded by necrosis or chlorosis, 3 – medium-sized pustules without chlorosis, 4 – large pustules without chlorosis; “-” and “+” – intermediate reaction types

Таблица 3. Динамика вирулентности *Puccinia striiformis* West. в Дагестане в 2020–2022 гг.**Table 3. Virulence dynamics of *Puccinia striiformis* West. in Dagestan in 2020–2022**

Yr-гены	Линия, сорт пшеницы	Частота вирулентных изолятов <i>P. striiformis</i> (%)			
		2020	2021	2022	Всего
Yr1	Yr1/6*Avocet S	66	63	46	58
Yr5	Yr5/6*Avocet S	0	0	0	0
Yr6	Yr6/6*Avocet S	100	100	100	100
Yr7	Yr7/6*Avocet S	66	16	31	30
Yr8	Yr8/6*Avocet S	100	100	100	100
Yr9	Yr9/6*Avocet S	100	100	85	95
Yr10	Yr10/6*Avocet S	0	0	0	0
Yr15	Yr15/6*Avocet S	0	0	0	0
Yr17	Yr17/6*Avocet S	0	16	15	13
Yr18	Yr18/6*Avocet S	66	79	100	83
Yr24	Yr24/6*Avocet S	0	0	0	0
Yr26	Yr26/6*Avocet S	0	0	0	0
YrSp	YrSP/6*Avocet S	100	53	85	72
Yr27	Yr27/6*Avocet S	100	95	100	97
Yr1	Chinese 166	66	63	46	58
Yr7, Yr+	Lee	66	100	100	94
Yr6, Yr2	Heines Kolben	100	100	100	100
Yr3, Yr+	Vilmorin 23	100	53	23	52
Yr10, YrMor	Moro	0	0	0	0
YrSD, Yr25, Yr+	Strubes Dickkopf	67	68	46	61
YrSu, Yr+	Suwon 92/Omar	100	89	92	92
Yr4, Yr+	Hybrid 46	66	100	77	86
Yr7, Yr+	Reichersberg 42	66	100	77	86
Yr2, Yr6, Yr25, Yr+	Heines Peko	100	100	85	95
Yr3, YrND, Yr+	Nord Desprez	66	0	0	13
Yr8, Yr19	Compair	100	89	69	85
Yr32, Yr25, Yr+	Carstens V	33	74	69	65
YrSP, Yr+	Spaldings Prolific	100	26	23	40
Yr2, Yr25, Yr+	Heines VII	100	95	61	85
Восприимчивый контроль	Jupateco S, Avocet S	100	100	100	100
Исучено изолятов патогена		15	38	26	79

Таблица 4. Фенотипический состав *Puccinia striiformis* West. в Дагестане в 2020–2022 гг.Table 4. Phenotypic composition of *Puccinia striiformis* West. in Dagestan in 2020–2022

Образец	Год изучения	Фенотип*	Раса**	Число аллелей вирулентности***
Berecet	2020	1	111E215	20
Van	2020	2	78E222	17
к-56547	2020	3	109E253	18
Вежа	2021	4	39E183	16
Вид	2021	5	111E183	20
Велена	2021	4	39E183	16
Вольница	2021	6	111E247	20
Вольный Дон	2021	6	111E247	20
Граф	2021	7	102E183	17
Жива	2021	8	79E151	15
Караван	2021	9	78E55	15
Сварог	2021	7	102E183	17
Степь	2021	10	111E231	19
Л 242-97-2-45	2021	11	111E183	15
Л 363-96-4	2021	12	71E151	15
Л 199	2021	13	70E151	13
Л 300	2021	14	78E183	14
Л 600-10	2021	15	70E151	12
Л 22912	2021	16	103E151	16
Л 313-01-1	2021	17	111E167	18
Л 650	2021	18	111E247	19
Siete Cerros	2021	10	102E247	18
Безостая 100	2022	18	102E183	17
Богема	2022	19	71E215	18
Васса	2022	20	102E151	16
Влади	2022	21	70E55	13
Волшебница	2022	22	70E20	11
Вольный Дон	2022	23	79E231	18
Граф	2022	В7	102E183	17
Гречанка	2022	24	101E167	16
Жаворонок	2022	22	70E20	11
Степь	2022	25	111E231	17
Тимирязевская Юбилейная	2022	26	39E183	17
Jupateco	2022	27	79E163	16
Michigan Amber	2022	28	71E48	12

Примечание: * – фенотип патогена на 29 тестерах вирулентности (14 Yr-линий и 15 сортов-дифференциатов); ** – раса, определенная по международной номенклатуре на 15 сортах-дифференциаторах; *** – при тестировании на 29 тестерах вирулентности

Note: * – phenotype of the pathogen on 29 virulence testers (14 Yr lines and 15 differential cultivars); ** – race according to the international nomenclature on 15 differential cultivars; *** – during testing on 29 virulence testers

Principal Coordinates (PCoA)

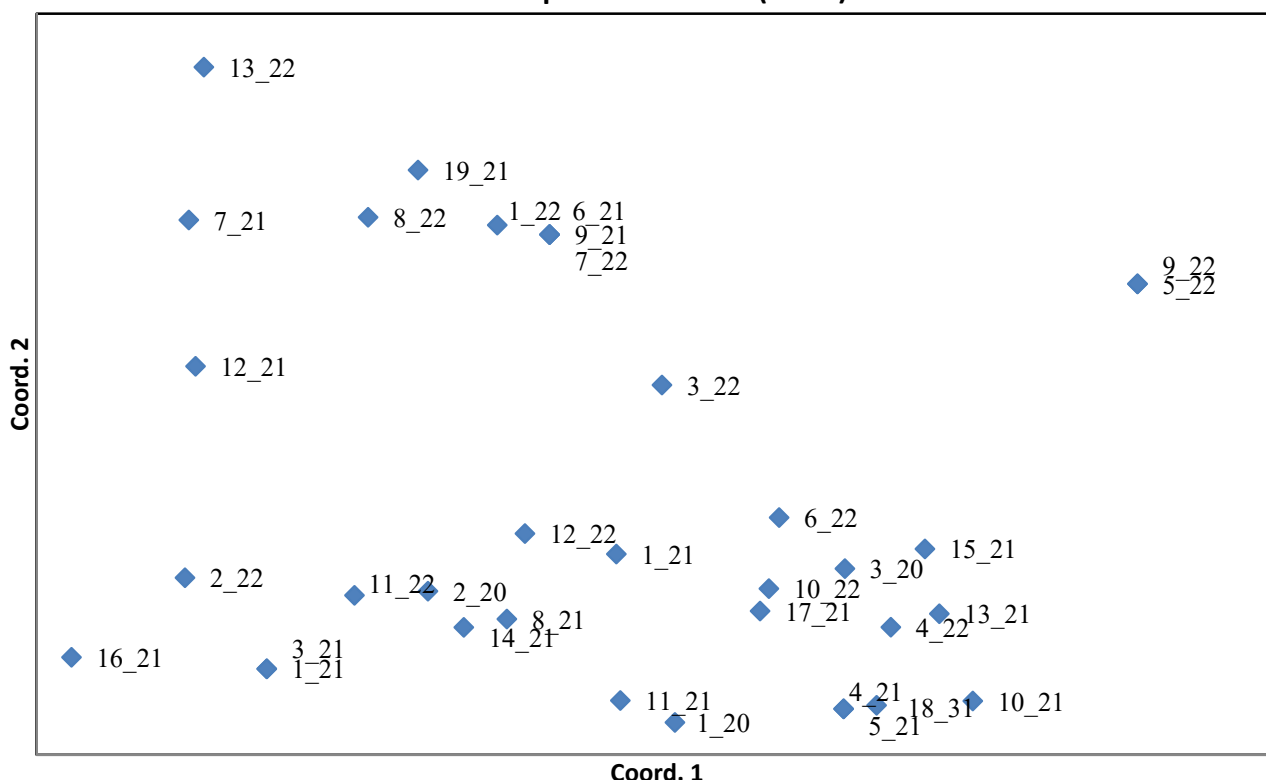


Рис. 2. Генетические расстояния между изолятами *Puccinia striiformis* West. на образцах мягкой пшеницы в Дагестане в 2020–2022 гг.:

1_20 – ‘Berecet’; 2_20 – ‘Van’; 3_20 – к-56547; 1_22 – ‘Веха’; 2_21 – ‘Вид’; 3_21 – ‘Велена’; 4_21 – ‘Вольница’; 5_21 – ‘Вольный Дон’; 6_21 – ‘Граф’; 7_21 – ‘Жива’; 8_21 – ‘Караван’; 9_21 – ‘Сварог’; 10_21 – ‘Степь’; 11_21 – Л 242-97-2-45; 12_21 – Л 363-96-4; 13_21 – Л 199; 14_21 – Л 300; 15_21 – Л 600-10; 16_21 – Л 22912; 17_21 – Л 313-01-1; 18_21 – Л 650; 19_21 – ‘Siete Cerros’; 1_22 – ‘Безостая 100’; 2_22 – ‘Богема’; 3_22 – ‘Васса’; 4_22 – ‘Влади’; 5_22 – ‘Волшебница’; 6_22 – ‘Вольный Дон’; 7_22 – ‘Граф’; 8_22 – ‘Гречанка’; 9_22 – ‘Жаворонок’; 10_22 – ‘Степь’; 11_22 – ‘Тимирязевская Юбилейная’; 12_22 – ‘Jupateco’; 13_22 – ‘Michigan Amber’

Fig. 2. Genetic distances among *Puccinia striiformis* West. isolates on bread wheat accessions in Dagestan in 2020–2022:

1_20 – ‘Berecet’; 2_20 – ‘Van’; 3_20 – k-56547; 1_22 – ‘Vekha’; 2_21 – ‘Vid’; 3_21 – ‘Velena’; 4_21 – ‘Volnitsa’; 5_21 – ‘Volny Don’; 6_21 – ‘Graf’; 7_21 – ‘Zhiva’; 8_21 – ‘Karavan’; 9_21 – ‘Svarog’; 10_21 – ‘Step’; 11_21 – L 242-97-2-45; 12_21 – L 363-96-4; 13_21 – L 199; 14_21 – L 300; 15_21 – L 600-10; 16_21 – L 22912; 17_21 – L 313-01-1; 18_21 – L 650; 19_21 – ‘Siete Cerros’; 1_22 – ‘Bezostaya 100’; 2_22 – ‘Bogema’; 3_22 – ‘Vassa’; 4_22 – ‘Vladi’; 5_22 – ‘Volshebnytsa’; 6_22 – ‘Volny Don’; 7_22 – ‘Graf’; 8_22 – ‘Grechanka’; 9_22 – ‘Zavoronok’; 10_22 – ‘Step’; 11_22 – ‘Timiryazevskaya Yubileynaya’; 12_22 – ‘Jupateco’; 13_22 – ‘Michigan Amber’

Таблица 5. Пораженность линий и сортов-дифференциаторов пшеницы возбудителем желтой ржавчины в Дагестане (2000–2022 гг.)

Table 5. Yellow rust severity on wheat differential lines and cultivars in the field in Dagestan (2020–2022)

Yr-ген(ы)	Линия (сорт) с геном Yr	Пораженность, %		
		2020	2021	2022
Yr1	Yr1/6*Avocet S	60–80	0	1–15
Yr5	Yr5/6*Avocet S,	0	0	0
Yr6	Yr6/6*Avocet S	60–80	70	100
Yr7	Yr7/6*Avocet S,	0	1	1–20
Yr8	Yr8/6*Avocet S	0	0	0
Yr9	Yr9/6*Avocet S	60–80	10	100

Таблица 5. Окончание

Table 5. The end

Yr-ген(ы)	Линия (сорт) с геном Yr	Пораженность, %		
		2020	2021	2022
Yr10	Yr10/6*Avocet S	0	0	0
Yr15	Yr15/6*Avocet S	0	0	0
Yr17	Yr17/6*Avocet S	25–30	0	20
Yr18	Yr18/6*Avocet S	25–30	1	1–5
Yr24	Yr24/6*Avocet S	0	0	0
YrSp	YrSP/6*Avocet S	25–30	0	15–30
Yr27	Yr27/6*Avocet S,	25–30	0	0-1
Yr18	Jupateco 73R	1–5	1–5	40–60
YrAR	YrR/6*Avocet S,	0	5	10–30
Yr1	Chinese 166	25–30	0	1–5
Yr7, Yr+	Lee	30–50	50	70
Yr6, Yr2	Heines Kolben	5–10	1–5	30–70
Yr3, Yr+	Vilmorin 23	0	10	0
Yr10, YrMor	Moro	0	0	0
YrSD, Yr25, Yr+	Strubes Dickkopf	0–5	5	0
YrSu, Yr+	Suwon 92/Omar	50–70	1–5	25–30
Yr4, Yr+	Hybrid 46	5–10	5	1–5
Yr7, Yr+	Reichersberg 42	0	1	0
Yr2, Yr6, Yr25, Yr+	Heines Peko	0	1–5	0
Yr3, YrND, Yr+	Nord Desprez	0	5	0
Yr8, Yr19	Compair	0	0	0
Yr32, Yr25, Yr+	Carstens V	0	0	0
YrSP, Yr+	Spaldings Prolific	0	0	0
Yr2, Yr25, Yr+	Heines VII	0	5	0–1
Yr18	Jupateco R	1–5	1-5	5–10
Yr18	Avocet R	1–5	1-5	5–20
Восприимчивый контроль	Jupateco S	60–80	70	90–100

Изолят инвазивной группы *PstS2* на сорте 'Siete Cerros' характеризовался авирулентностью к линиям AvYr: 1, 5, 10, 15, 24, 26, Sp, сортам 'Chinese 166', 'Vilmorin 23', 'Moro', 'Nord Desprez' и вирулентностью ко всем другим дифференциаторам. Изолят с линии Л 650 отличался от упомянутого вирулентностью к Yr1, YrSp, 'Chinese 166', 'Vilmorin 23' и авирулентностью к AvYr7, AvYr17, AvYr27, а изолят с сорта 'Васса' – вирулентностью к YrSp, 'Spaldings Prolific' и авирулентностью к Yr18.

Глобальное изучение популяций *P. striiformis* проводится в Дании, в Global Rust Reference Center (<https://agro.au.dk/forskning/internationale-plattforme/wheatrust>). При

этом анализируют дифференциаторы с генами Yr1, Yr2, Yr3, Yr4, Yr5, Yr6, Yr7, Yr8, Yr9, Yr10, Yr15, Yr17, Yr24, Yr25, Yr27, Yr32 и YrSp. Все эти тестеры вирулентности, за исключением линии с геном Yr25, применяли в данной работе. Особый интерес представляло сравнение дагестанских изолятов с азербайджанскими, поскольку данные регионы входят в единую эпидемиологическую зону. Вирулентность азербайджанских изолятов в 2012–2017 гг. по результатам изучения в Global Rust Reference Center представлена в таблице 6. Фенотипы этих изолятов отличаются от дагестанских, что может быть обусловлено их малым количеством (1 – 2012 г., 6 – 2015 г.,

Таблица 6. Характеристика вирулентности азербайджанских изолятов *Puccinia striiformis* West. в 2012–2017 гг.
(<https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>)**Table 6. Virulence characteristics of the Azerbaijan isolates of *Puccinia striiformis* West. in 2012–2017**
(<https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>)

Изолят	Год	Yr1	Yr2	Yr3	Yr4	Yr5	Yr6	Yr7	Yr8	Yr9	Yr10	Yr15	Yr17	Yr24	Yr27	Yr32	YrSp
Az	2012	S	S	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R
PstS2	2015	R	S	R	R	R	S	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R
PstS2, v27	2015 2016	R	S	R	R	R	S	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R
Other	2015	R	R	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R
PstS7 Warrior	2016, 2017	S	S	S	S	R	S	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S

Примечание: R – устойчивость; S – восприимчивость

Note: R – resistance; S – susceptibility.

7 – 2017 г.). При этом спектр вирулентности обеих популяций существенно не различался. Эффективностью в обоих регионах характеризуются гены *Yr5*, *Yr15* и *Yr24*. Варьирование по вирулентности наблюдали на линиях с генами *Yr1*, *Yr2*, *Yr3*, *Yr4*, *Yr9*, *Yr17*, *Yr27*, *Yr32* и *YrSp*. Однако в Азербайджане в 2015 г. выявлен изолят, вирулентный к *Yr10*. Этот ген относится к группе высокоэффективных во всем мире. Вирулентность к нему отмечена единично в некоторых странах (Sharma-Poudyal et al., 2013; Wan et al., 2016). Обнаружение изолятов, вирулентных к *Yr10* в Азербайджане, указывает на возможный их занос воздушными потоками в соседние регионы, в том числе и Дагестан.

Заключение

Анализ дагестанской популяции возбудителя желтой ржавчины выявил ее высокий полиморфизм по вирулентности и фенотипическому составу. Высокую эффективность в фазе проростков и взрослых растений показали гены *Yr5*, *Yr10*, *Yr15* и *Yr24*, которые могут быть рекомендованы для селекции на устойчивость к желтой ржавчине в России. Для гена *Yr10* следует учитывать, что вирулентные изоляты ранее были обнаружены в соседнем Азербайджане (<https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>). В российских сортах озимой и яровой пшеницы широкое распространение имеют гены *Yr18* и *Yr9*, умеренное – *Yr17*. Высокие частоты вирулентности выявлены для *Yr18* и *Yr9*. Линии пшеницы с этими генами имели различную степень поражения в полевых условиях: от умеренной до высокой. Вирулентность к *Yr17* отмечена реже. Данный ген до недавнего времени относился к группе эффективных во всем мире. Однако в связи с широким возделыванием сортов, защищенных *Yr17*, он стал терять эффективность. В современный период вирулентность к образцам пшеницы с этим геном устойчивости отмечается в большинстве стран мира. Для продления срока «полезной жизни» этих генов может быть рекомендовано их сочетание с высокоэффективными и частично эффективными *Yr*-генами.

Информация о вирулентности и фенотипическом составе *P. striiformis* на районированных и перспективных российских сортах пшеницы в условиях Дагестанской опытной станции ВИР позволит оценить последующую

ситуацию в производственных посевах при их дальнейшем возделывании.

Впервые в Дагестане обнаружены изоляты высокоагрессивной расы *PstS2*. В соседнем Азербайджане они отмечаются уже с 2015 г. Высокий эволюционный потенциал возбудителя желтой ржавчины и его быстрые мутации под действием растения-хозяина и окружающей среды указывают на актуальность постоянного мониторинга популяций патогена. Анализ *P. striiformis* на генетически разнородных образцах *Triticum* spp. в условиях коллекционных посевов позволяет наиболее полно охарактеризовать разнообразие патогена и его динамику изменчивости.

References / Литература

- Bouvet L., Holdgate S., James L., Thomas J., Mackay I.J., Cockram J. The evolving battle between yellow rust and wheat: implications for global food security. *Theoretical and Applied Genetics*. 2022;135(3):741-753. DOI: 10.1007/s00122-021-03983-z
- Chen X., Wang M., Wan A., Bai Q., Li M., López P.F. et al. Virulence characterization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* collections from six countries in 2013 to 2020. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2021;43 Suppl 2:308-322. DOI: 10.1080/07060661.2021.1958259
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2005;27(3):314-337. DOI: 10.1080/07060660509507230
- El Amil R., Ali S., Bahri B., Leconte M., de Vallavieille-Pope C., Nazari K. Pathotype diversification in the invasive PstS2 clonal lineage of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* causing yellow rust on durum and bread wheat in Lebanon and Syria in 2010–2011. *Plant Pathology*. 2020;69(4):618-630. DOI: 10.1111/ppa.13164
- Fontyn C., Zippert A.C., Delestre G., Marcel T.C., Suffert F., Goyeau H. Is virulence phenotype evolution driven exclusively by *Lr* gene deployment in French *Puccinia triticina* populations? *Plant Pathology*. 2022;71(7):1511-1524. DOI: 10.1111/ppa.13599
- Gassner G., Straib W. Untersuchungen über die Infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. *Arbeitsergebnissen der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. 1929;16(4):609-629. [in German]

- GRRC. Global Rust Reference Center. Stem and yellow rust genotyping and race analyses: [website]. Available from: <https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust> [accessed Mar. 01, 2023].
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L. Virulence of Russian populations of the stripe rust causal agent. *Mycology and Phytopathology*. 2020;54(4):299-304. [in Russian] (Гультьева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Вирулентность российских популяций возбудителя желтой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 2020;54(4):299-304). DOI: 10.31857/S0026364820040042
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Abdullaev K.M. Population genetics study of the wheat leaf rust agent *Puccinia triticina* in Dagestan. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(2):140-150. [in Russian] (Гультьева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Абдуллаев К.М. Популяционно-генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* в Дагестане. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(2):140-150). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-2-140-150
- Hasanova G.M., Rustamov Kh.N. Influence of yellow rust on quality indicators of bread wheat grain (*T. aestivum* L.). *Agrarian Science*. 2019;(1):158-161. [in Russian] (Гасанова Г.М., Рустамов Х.Н. влияние желтой ржавчины на показатели качества зерна пшеницы мягкой (*T. aestivum* L.). *Аграрная наука*. 2019;(1):158-161). DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-1-158-161
- Hovmøller M.S., Walter S., Bayles R.A., Hubbard A., Flath K., Sommerfeldt N. et al. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region. *Plant Pathology*. 2016;65(3):402-411. DOI: 10.1111/ppa.12433
- Justesen A.F., Ridout C.J., Hovmøller M.S. The recent history of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Denmark as revealed by disease incidence and AFLP markers. *Plant Pathology*. 2002;51(1):13-23. DOI: 10.1046/j.0032-0862.2001.00651.x
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. (eds). Wheat rusts. An atlas of resistance genes. Dordrecht: Springer Netherlands; 1995.
- Mikhailova L.A., Abdullaev K.M., Shelomova L.F. Shifts of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* population structure in Derbent environs (Daghestan) during 1970–1995. *Mycology and Phytopathology*. 1997;31(2):71-77. [in Russian] (Михайлова Л.А., Абдуллаев К.М., Шеломова Л.Ф. Изменение структуры популяции *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в окрестностях Дербента (Дагестан) в 1970–1995 годах. *Микология и фитопатология*. 1997;31(2):71-77).
- Mikhailova L.A., Gulyaeva E.I., Mironenko N.V. Methods for studying the structure of populations of the leaf rust causative agent (Metody issledovaniy struktury populyatsii vozbuditelya buroy rzhavchiny pshenitsy). In: *Collection of Plant Protection Guidelines (Sbornik metodicheskikh rekomendatsiy po zashchite rasteniy)*. St. Petersburg: VIZR; 1998. p.105-126. [in Russian] (Михайлова Л.А., Гультьева Е.И., МIRONENKO Н.В. Методы исследований структуры популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы. В кн.: *Сборник методических рекомендаций по защите растений*. Санкт-Петербург: ВИЗР; 1998. С.105-126).
- Milus E.A., Kristensen K., Hovmøller M.S. Evidence for increased aggressiveness in a recent widespread strain of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* causing stripe rust of wheat. *Phytopathology*. 2009;99(1):89-94. DOI: 10.1094/PHYTO-99-1-0089
- RustTracker.org. A Global Wheat Rust Monitoring System: [website]. Available from: <https://rusttracker.cimmyt.org> [accessed Mar. 01, 2023].
- Sharma-Poudyal D., Chen X.M., Wan A.M., Zhan G.M., Kang Z.S., Cao S.Q. et al. Virulence characterization of international collections of the wheat stripe rust pathogen, *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease*. 2013;97(3):379-386. DOI: 10.1094/pdis-01-12-0078-re
- Shaydayuk E.L., Yakovleva D.R., Abdullaev K.M., Pyukkenen V.P., Gulyaeva E.I. Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):174-181. [in Russian] (Шайдаюк Е.Л., Яковлева Д.Р., Абдуллаев К.М., Пюккенин В.П., Гультьева Е.И. Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(3):173-181). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181
- Sinha P., Chen X. Potential infection risks of the wheat stripe rust and stem rust pathogens on barberry in Asia and Southeastern Europe. *Plants*. 2021;10(5):957. DOI: 10.3390/plants10050957
- Walter S., Ali S., Kemen E., Nazari K., Bahri B.A., Enjalbert J. et al. Molecular markers for tracking the origin and worldwide distribution of invasive strains of *Puccinia striiformis*. *Ecology and Evolution*. 2016;6(9):2790-2804. DOI: 10.1002/ece3.2069
- Wan A.M., Chen X.M., Yuen J. Races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in the United States in 2011 and 2012 and comparison with races in 2010. *Plant Disease*. 2016;100(5):966-975. DOI: 10.1094/PDIS-10-15-1122-RE
- Wang M.N., Chen X.M. First report of Oregon grape (*Mahonia aquifolium*) as an alternate host for the wheat stripe rust pathogen (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) under artificial inoculation. *Plant Disease*. 2013;97(6):839. DOI: 10.1094/PDIS-09-12-0864-PDN
- Wellings C.R. *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2007;58(6):567-575. DOI: 10.1071/AR07130
- Zhao J., Wang L., Wang Z., Chen X., Zhang H., Yao J. et al. Identification of eighteen *Berberis* species as alternate hosts of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and virulence variation in the pathogen isolates from natural infection of barberry plants in China. *Phytopathology*. 2013;103(9):927-934. DOI: 10.1094/PHYTO-09-12-0249-R

Информация об авторах

Елена Ивановна Гультьева, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, eigulyaeva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7948-0307>

Екатерина Львовна Шайдаюк, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, eshaydayuk@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3266-6272>

Регина Евгеньевна Смирнова, бакалавр, Ленинградский государственный университет им. А.С. Пушкина, лаборант-исследователь, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, regina.smirnova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3119-3453>

Кадыр Магомедгаджиевич Абдуллаев, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район, село Вавилово, abdullaev.km1950@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5095-1291>

Киштили Уллубиевич Куркиев, доктор сельскохозяйственных наук, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район, село Вавилово, kkish@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8232-6183>

Information about the authors

Elena I. Gulyaeva, Dr. Sci. (Biology), Associate Professor, Leading Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy, Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, eigulyaeva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7948-0307>

Ekaterina L. Shaydayuk, Cand. Sci. (Biology), Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy, Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, eshaydayuk@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3266-6272>

Regina E. Smirnova, Bachelor, A.S. Pushkin Leningrad State University, Laboratory Research Assistant, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy, Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, regina.smirnova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3119-3453>

Kadyr M. Abdullaev, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station of VIR, Vavilovo Village, Derbent District, Republic of Dagestan 368612, Russia, abdullaev.km1950@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5095-1291>

Kishtili U. Kurkiev, Dr. Sci. (Agriculture), Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station of VIR, Vavilovo Village, Derbent District, Republic of Dagestan 368612, Russia, kkish@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8232-6183>

Вклад авторов: Гультяева Е.И. – концептуализация; методология; фитопатологические и молекулярно-генетические исследования; статистическая обработка данных; подготовка статьи; руководство проектом. Шайдаюк Е.Л. – фитопатологические и молекулярно-генетические исследования; статистическая обработка данных; сбор инфекционного материала *P. striiformis*; подготовка статьи. Смирнова Р.Е. – молекулярно-генетические исследования. Абдуллаев К.М., Куркиев У.К. – изучение мировой коллекции мягкой пшеницы по устойчивости к болезням; сбор инфекционного материала *P. striiformis*; оценка устойчивости линий с *Yr*-генами в полевых условиях.

Contribution of the authors: Gulyaeva E.I. – conceptualization; methodology; phytopathological and molecular studies; statistical data processing; preparation of the article; project administration. Shaydayuk E.L. – phytopathological and molecular studies; statistical data processing; collecting of *P. striiformis* infection material; preparation of the article. Smirnova R.E. – molecular studies. Abdullaev K.M., Kurkiev K.U. – screening of the global bread wheat collection for disease resistance; collecting of *P. striiformis* infection material; assessment of the lines with *Yr* genes in the field for their resistance.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 27.03.2023; одобрена после рецензирования 19.04.2023; принята к публикации 05.12.2023. The article was submitted on 27.03.2023; approved after reviewing on 19.04.2023; accepted for publication on 05.12.2023.