

Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181

УДК 577.21:633.11:632.937

Поступление/Received: 30.03.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



Е. Л. ШАЙДАЮК¹, Д. Р. ЯКОВЛЕВА¹, К. М. АБДУЛЛАЕВ²,
В. П. ПЮККЕНЕН³, Е. И. ГУЛЬТЯЕВА^{1*}

E. L. SHAYDAYUK¹, D. R. YAKOVLEVA¹, K. M. ABDULLAEV²,
V. P. PYUKKENEN³, E. I. GULTYAEVA^{1*}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений,

196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин,
ш. Подбельского, 3

*✉ eigulyaeva@gmail.com

²Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,

Дагестанская опытная станция – филиал ВИР,
368612 Россия, Дагестан, Дербентский р-н, с. Вавилово

³Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,

190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;

Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia

¹All-Russian Research Institute
of Plant Protection,

3 Podbelskogo Hwy., Pushkin,
St. Petersburg 196608, Russia

*✉ eigulyaeva@gmail.com

²N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Dagestan Experiment Station of VIR,
Vavilovo Village, Derbentsky District,
Republic of Dagestan 368612, Russia

³N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia

Актуальность. Желтая ржавчина (*Puccinia striiformis* West.) – вредоносное заболевание зерновых культур. На экспериментальных полях ВИР в Дербенте (Дагестан) и Пушкине (Северо-Западный регион) систематически отмечается значимое поражение желтой ржавчиной посевов коллекционных образцов. Для оценки устойчивости и последующего отбора исходного для селекции материала необходим мониторинг вирулентности локальных популяций патогена и контроль особо опасных инвазивных групп изолятов PstS1 и PstS2.

Материалы и методы. В Дербенте листья с урединиопустулами были собраны с образцов мягкой и твердой пшеницы, в Пушкине – с мягкой пшеницы и тритикале. Анализ вирулентности патогена в лаборатории проводили с использованием международного и европейского набора сортов-дифференциаторов и изогенных Yr-линий Avocet. В 2020 г. в полевых условиях в Дербенте изучили устойчивость тестерного набора на высоком естественном инфекционном фоне. Для выявления инвазивных изолятов (PstS1, PstS2) использовали SCAR-маркеры.

Результаты и обсуждение. Всего определено 18 фенотипов вирулентности (рас) *P. striiformis* (4 в Дербенте, 14 в Пушкине). Высокой эффективностью в фазе проростков в обеих точках характеризовались гены Yr5, Yr10, Yr15, Yr17, Yr24 и Yr26. В полевых условиях иммунную реакцию показали линии Avocet с генами Yr5, Yr7, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24, YrAR и сорта-дифференциаторы 'Vilmorin 23', 'Moro', 'Reichersberg 42', 'Heines Peko', 'Nord Desprez', 'Compare', 'Carstens V', 'Spaldings Prolific', 'Heines VII'. Умеренно устойчивы линия Jupateco 73R (пораженность до 5%) и сорта 'Heines Kolben', 'Strubes Dickkopf' (5–10%). С использованием молекулярных маркеров в пушкинской коллекции *P. striiformis* выявлено 2 изолята инвазивной группы PstS2.

Ключевые слова: желтая ржавчина, вирулентность, устойчивость, Yr-гены, *Triticum aestivum*, *Triticum durum*, тритикале, SCAR-маркеры.

Background. Yellow rust (*Puccinia striiformis* West.) is a harmful disease of cereal crops. Significant yellow rust incidence has systematically been registered on VIR's experimental fields in Derbent (Dagestan) and Pushkin (Northwestern Russia). Resistance assessment and subsequent selection of resistance sources for breeding require proper monitoring of the virulence in the pathogen's local populations. The purpose of this work was to characterize the virulence of *P. striiformis* on VIR's experimental fields in Derbent and Pushkin, and use molecular markers to find out whether the studied *P. striiformis* isolates belong to any of the most dangerous invasive groups PstS1 and PstS2.

Materials and methods. In Derbent, leaves with urediniopustules were collected from bread and durum wheat accessions; in Pushkin, from bread wheat and triticale plants. The pathogen's virulence was analyzed in the laboratory using the world and European sets of differential cultivars, and isogenic Avocet Yr lines. In 2020, the resistance of differential sets was tested in the field in Derbent under a high natural infection pressure. SCAR markers were used to identify the invasive PstS1 and PstS2 isolates.

Results and conclusion. A total of 18 phenotypes (races) of *P. striiformis* were identified (4 in Derbent, and 14 in Pushkin). The Yr5, Yr10, Yr15, Yr17, Yr24 and Yr26 genes manifested high effectiveness in both locations. In the field, immune responses were observed in the Avocet lines with the Yr5, Yr7, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24 and YrAR genes, and in the differential cvs. 'Vilmorin 23', 'Moro', 'Reichersberg 42', 'Heines Peko', 'Nord Desprez', 'Compare', 'Carstens V', 'Spaldings Prolific' and 'Heines VII'. Moderate resistance was recorded for the line Jupateco 73R (damage up to 5%), and cvs. 'Heines Kolben' and 'Strubes Dickkopf' (5–10%). Using molecular markers, 2 isolates from the invasive group PstS2 were identified in the Pushkin collection of *P. striiformis*.

Key words: yellow rust, virulence, resistance, Yr genes, *Triticum aestivum*, *Triticum durum*, triticale, SCAR markers.

Введение

Возбудитель желтой ржавчины – гриб *Puccinia striiformis* West. – поражает более 20 видов культурных и диких злаков, в том числе пшеницу, рожь, тритикале, ячмень и эгилопс. Заболевание отмечается на листьях, листовых влагалищах, колосковых чешуях и, реже, на стеблях в виде лимонно-желтых урединиопустул, располагающихся продольными рядами. В отличие от других возбудителей ржавчины пшеницы, *P. striiformis* развивается в условиях пониженных температур (2–15°C) при повышенной влажности воздуха (Chen, 2005), что лимитирует широкое распространение гриба, в отличие от более пластичных видов *P. triticina* Erikss. и *P. graminis* Pers.

До недавнего времени заболевание во всем мире имело региональное значение. В 2000-х годах ареал возбудителя расширился и усилилась его вредоносность. Эпифитотийное развитие болезни регулярно отмечается в Западной Европе, Центральной и Восточной Азии, Африке, Северной Америке и Австралии (Koishibaev, 2002; Novmøller et al., 2002; Chen, 2005; Wellings, 2011; Chen et al., 2014; Brar, Kutcher, 2016). Обусловлено это появлением и стремительным распространением новых агрессивных изолятов, адаптированных к высоким температурам. Первая высокоинвазивная группа изолятов (PstS1) образовалась в Восточной Африке в начале 1980-х годов. Спустя некоторое время из нее выделилась сестринская линия PstS2, и обе группы получили широкое распространение по всему миру (Walter et al., 2016). Изоляты обеих групп до настоящего времени широко представлены в Восточной Африке (Ali et al., 2017).

Изоляты Pst1 впервые зафиксированы в 2000 г. в Северной Америке, а в 2002 г. – в Австралии. В настоящее время в годы эпифитотий они доминируют в этих регионах. Изоляты PstS2 преобладают в Северной Африке и Западной Азии. В Европе они впервые зарегистрированы в начале 2000-х годов, но не получили широкого распространения и чаще всего отмечаются спорадически (Novmøller et al., 2020). В 2016 г. изоляты группы PstS2 обнаружены в соседних с Россией странах Азербайджане и Украине (Novmøller et al., 2015; 2019). Изоляты PstS1 и PstS2 характеризуются высокой вариабельностью по

вирулентности и микросателлитным маркерам, что указывает на их высокий эволюционный потенциал и необходимость постоянного мониторинга популяций. Экономическая значимость заболевания предопределяет проведение опережающей селекции на устойчивость к желтой ржавчине во многих странах мира (Ali et al., 2017).

На экспериментальных посевах ВИР в Дербенте (Россия, Дагестан) и Пушкине (Россия, Северо-Западный регион) систематически отмечается значительное поражение желтой ржавчиной образцов зерновых культур. Для корректной интерпретации результатов фитопатологической оценки и отбора перспективных для селекции источников устойчивости необходим мониторинг вирулентности локальных популяций патогена и характеристика эффективности известных генов устойчивости к желтой ржавчине (Yr-генов). До настоящего времени такие исследования в Дербенте и Пушкине не проводились.

Цели данной работы: 1) охарактеризовать вирулентность возбудителя желтой ржавчины на экспериментальных посевах ВИР в Дербенте и Пушкине; 2) с использованием молекулярных маркеров определить принадлежность изученных изолятов *P. striiformis* к инвазивным группам PstS1 и PstS2.

Материал и методы

Сбор желтой ржавчины (листьев с урединиопустулами) проводили на полях Дагестанской опытной станции – филиала ВИР (ДОС ВИР) и Научно-производственной базы «Павловские и Пушкинские лаборатории ВИР» в 2020 г. В Дагестане листья с урединиопустулами собирали с образцов мягкой и твердой пшеницы, в Пушкине – с мягкой пшеницы и тритикале. В обоих регионах наблюдали высокую степень развития болезни на естественном инфекционном фоне (рис. 1).

Анализировали вирулентность 89 монопустульных изолятов патогена, в том числе 64 пушкинских (по 32 с мягкой пшеницы и тритикале) и 25 дербентских (15 с мягкой, 10 с твердой пшеницы). Ограниченная жизнеспособность урединиоспор *P. striiformis* в сухом гербарном материале, присланном в качестве инфекционного



Рис. 1. Пораженность тритикале возбудителем желтой ржавчины на опытном поле ВИР в Пушкине (2020 г.)

Fig. 1. Triticale affected by the yellow rust pathogen on the experimental field of VIR in Pushkin (2020)

материала из Дербента, лимитировала получение более репрезентативной выборки изолятов. Данная проблема затрудняет работу с этим патогеном во всех лабораториях мира (El Amil et al., 2020; Novmøller et al., 2020). Для работы с пушкинской популяцией патогена использовали свежесобранные листья.

Размножение инфекционного материала, клонирование и изучение вирулентности популяций гриба проводили по оригинальной методике (Gulyaeva, Shaydayuk, 2020). Вначале 10–12-дневные растения образцов-дифференциаторов опрыскивали суспензией спор в малотоксичной для растений жидкости NOVEC 7100 (концентрация 10^6 спор/мл). Растения накрывали каркасом с полиэтиленом (для создания влажной камеры) и выдерживали в темноте при температуре 10°C . Спустя сутки полиэтилен снимали и растения переносили в климатическую камеру Versatile Environmental Test Chamber MLR-352H (SANYO Electric Co., Ltd.). Для инкубации растений использовали следующие параметры: 16 часов на свету (15000–20000 люкс) при температуре 16°C ; 8 часов без освещения при температуре 10°C . Проявление симптомов наблюдали спустя 12–18 дней после заражения.

Для характеристики вирулентности патогена использовали изогенные линии сорта 'Avocet' (AvS NIL) с генами *Yr1*, *Yr5*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr18*, *Yr24*, *Yr26*, *Yr27*, *YrAR*, *YrSp* и сорта-дифференциаторы ('Chinese 166' (*Yr1*), 'Lee' (*Yr7*, *Yr+*), 'Heines Kolben' (*Yr6*, *Yr+*), 'Vilmorin 23' (*Yr3*), 'Moro' (*Yr10*, *YrMor*), 'Strubes Dickkopf' (*YrSD*, *Yr+*), 'Suwon 92/Omar' (*YrSu*, *Yr+*); европейский 'Hybrid 46' (*Yr4*, *Yr+*), 'Reichersberg 42' (*Yr7*, *Yr+*), 'Heines Peko' (*Yr6*, *Yr2*), 'Nord Desprez' (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), 'Compare' (*Yr8*, *Yr19*), 'Carstens V' (*Yr32*, *Yr+*), 'Spaldings Prolific' (*YrSP*, *Yr+*), 'Heines VII' (*Yr2*, *Yr+*)). Семена данных наборов были любезно предоставлены А. С. Рсалиевым (Казахстан, Научно-исследовательский институт проблем биологической безопасности).

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. Для каждого изолята гриба исследования проводили в двукратной повторности. В случае несовпадения типа реакции эксперимент повторяли до получения стабильных результатов.

Оценку генетических дистанций между урединиообразцами патогена на разных видах-хозяевах в географически отдаленных регионах проводили по индексу Fst с использованием пакета программ GenAlEx (опция AMOVA).

В полевых условиях ДОС ВИР изучили устойчивость сортов-дифференциаторов и *Yr*-линий Avocet к желтой ржавчине на высоком естественном инфекционном фоне (поражение восприимчивого контроля 60–80%). Интенсивность поражения оценивали по модифицированной шкале Кобба (McIntosh et al., 1995).

С использованием молекулярных маркеров оценили принадлежность дербентских и пушкинских изолятов к высокоагрессивным инвазивным группам PstS1 и PstS2 (Walter et al., 2016). Для анализа использовали SCAR-маркеры SCP19M24 (SCP19M24a1 и SCP19M24a2) и SCP12M26 (SCP19M26a1 и SCP19M26a2). Изоляты, относящиеся к группе PstS1, имеют продукты амплификации всех четырех маркеров (SCP19M24a1 – 485 пн, SCP19M24a2 – 385 пн, SCP19M26a1 – 491 пн, SCP19M26a2 – 262 пн); изоляты группы PstS2 – маркеров SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2. У изолятов, не относящихся к этим двум группам, синтезируются продукты амплифи-

кации маркеров SCP19M24a2, SCP19M26a1 и SCP19M26a2. Выделение ДНК из монопустьных изолятов проводили по методике A. F. Justesen et al. (2002). Для постановки ПЦР применяли параметры, предложенные S. Walter et al. (2016). Электрофорез проводили с использованием 1,5-процентного агарозного геля в ТВЕ-буфере.

Результаты и обсуждение

Изученная коллекция изолятов представлена 18 фенотипами вирулентности (расами). Состав региональных популяций гриба на разных видах растений-хозяев существенно варьировал; общие фенотипы среди них не обнаружены. Пушкинские изоляты с тритикале и мягкой пшеницы были представлены 14 фенотипами вирулентности (по 7 фенотипов на каждом виде-хозяине). Среди дербентских изолятов выявлено четыре фенотипа (3 на мягкой, 1 на твердой пшенице).

Вирулентность *P. striiformis* на образцах пшеницы и тритикале в Дербенте и Пушкине представлена в таблице 1. Среднее число аллелей вирулентности у изолятов патогена варьировало от 14 (дербентские с твердой пшеницы) до 7,7 (пушкинские с тритикале). Для дербентских и пушкинских изолятов с мягкой пшеницы этот показатель был сходен (13,3 и 13,6 соответственно).

Высокой эффективностью в двух пунктах изучения характеризовались гены *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24* и *Yr26*. Абсолютно неэффективны гены *Yr2*, *Yr6*, *YrSu* (вирулентность изолятов 100%). На других линиях наблюдали разнообразие изолятов по вирулентности (см. табл. 1). Значения частот вирулентности к большинству *Yr*-линий у дербентских и пушкинских коллекций *P. striiformis* с мягкой пшеницы были близки. Отмечены некоторые различия по вирулентности к сортам 'Carstens V' (*Yr32*, *Yr+*) и 'Nord Desprez' (*YrND*, *Yr3*, *Yr+*) (33 и 87%; 66 и 12% соответственно).

Гены *Yr5*, *Yr10* и *Yr15* относятся к группе высокоэффективных во всем мире (Novmøller et al., 2020). Изоляты, вирулентные к *Yr24*, отмечаются ограниченно на мягкой пшенице в странах Восточной Африки и Западной Азии. На европейской территории вирулентность к *Yr24* единично отмечается с 2006 г. на тритикале.

В российских и зарубежных сортах мягкой пшеницы широко распространены гены *Yr9*, *Yr18* и *Yr17*. Ген *Yr9* локализован в пшенично-ржаной транслокации 1BL.1RS, несущей также гены устойчивости к бурой (*Lr26*), стеблевой (*Sr31*) ржавчине и мучнистой росе (*Pm8*). Длительное возделывание сортов с этой транслокацией в России предопределило потерю эффективности гена *Lr26* и, вероятно, *Yr9*. Ген *Yr18* находится в кластере с генами устойчивости *Lr34_Sr57_Pm38*. Действие этих генов проявляется по типу количественной устойчивости в фазе взрослых растений. Ген *Yr17* относится к группе генов устойчивости взрослых растений (adult plant resistance gene). Он локализован в транслокации от *Aegilops ventricosa* Tausch. и сцеплен с генами устойчивости к бурой (*Lr37*) и стеблевой (*Sr38*) ржавчинам. Изоляты, вирулентные к линии AvYr17, широко представлены в западноевропейских странах, где повсеместно возделываются сорта с этой транслокацией (Novmøller et al., 2015, 2019, 2020).

Согласно индексу Fst, пушкинская и дербентская коллекции изолятов *P. striiformis* на мягкой пшенице имели умеренные различия. Изоляты с тритикале и твердой пшеницы существенно отличались от них и различались между собой (рис. 2).

Таблица 1. Частоты вирулентности (%) *Puccinia striiformis* West. к линиям и сортам с Yr-генами (2020 г.)
 Table 1. Virulence rates (%) of *Puccinia striiformis* West. on lines and cultivars with Yr genes (2020)

Yr-ген	Линии и сорта - носители Yr-генов	Дербент			Пушкин		
		Мягкая пшеница	Твердая пшеница	Всего	Мягкая пшеница	Тритикале	Всего
Yr1	AvSYr1 NIL, Chinese 166	66	100	80	75	0	37
Yr2	Heines Kolben (Yr6), Heines VII (Yr+*)	100	100	100	100	100	100
Yr3	Wilmorin 23	100	100	100	75	37	56
Yr4	Hybrid 46	66	100	80	87	0	43
Yr5	AvSYr5 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr6	AvSYr6 NIL, Heines Kolben (Yr2)	100	100	100	100	100	100
Yr7	AvSYr7 NIL, Lee (Yr+), Reichersberg 42 (Yr+)	66	100	80	100	100	100
Yr8	AvSYr8 NIL, Compare (Yr19)	100	0	60	100	100	100
Yr9	AvSYr9 NIL	100	100	100	100	37	51
Yr10	AvSYr10 NIL, Moro (+YrMor)	0	0	0	0	0	0
Yr15	AvSYr15 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr17	AvSYr17 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr18	AvSYr18 NIL, Jupateco 73R	77	100	80	100	87	94
Yr24	AvSYr24 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr25	Strubes Dickkopf (YrSD)	66	100	80	75	0	37
Yr26	AvSYr26 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr27	AvSYr27 NIL	100	100	100	87	50	68
Yr32	Carstens V (Yr+)	33	100	60	87	0	43
YrSu	Suwon 92/Omar (Yr+)	100	100	100	100	100	100
YrSp	AvSYrSp NIL, Spaldings Prolific (Yr+)	100	100	100	75	53	48
YrND	Nord Desprez (Yr3, Yr+)	66	0	40	12	0	6
Yr6, Yr+	Heines Peko	100	100	100	87	0	43
YrAR	Avocet resistant	33	0	20	50	37	44
YrAS	Avocet susceptible	100	100	100	100	100	100
	Jupateco susceptible	100	100	100	100	100	100
	Число изученных монокустульных изолятов	15	10	25	32	32	64

+ означает наличие дополнительных неидентифицированных Yr-генов
 + means the presence of additional unidentified Yr genes

Principal Coordinates (PCoA)

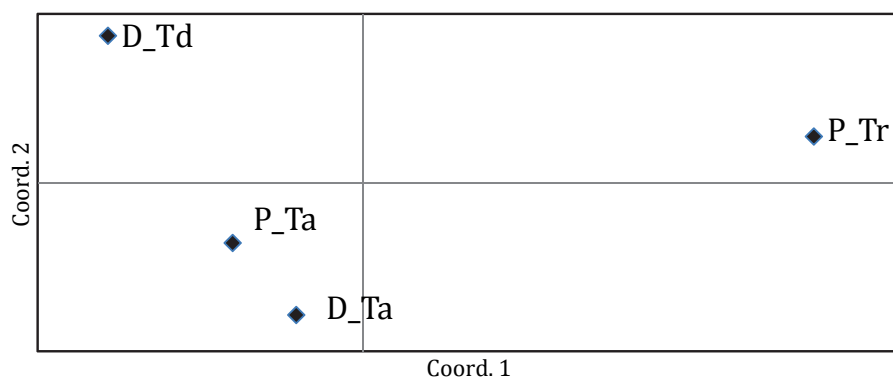


Рис. 2. Многомерная диаграмма генетических расстояний между дербентскими и пушкинскими изолятами *Puccinia striiformis* West. с разных растений-хозяев (2020 г.):

D_Ta – дербентские изоляты с мягкой пшеницы; D_Td – дербентские изоляты с твердой пшеницы;
P_Ta – пушкинские изоляты с мягкой пшеницы; P_Tr – пушкинские изоляты с тритикале

Fig. 2. Principal coordinate analysis plot showing genetic distances between Derbent and Pushkin isolates of *Puccinia striiformis* West. collected on different host plants (2020):

D_Ta – Derbent isolates from bread wheat; D_Td – Derbent isolates from durum wheat;
P_Ta – Pushkin isolates from bread wheat; P_Tr – Pushkin isolates from triticale

В полевых условиях ДОС ВИР на высоком естественном инфекционном фоне иммунной реакцией (отсутствие симптомов поражения) характеризовались линии Avocet с генами Yr5, Yr7, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24, YrAR и сорта-дифференциаторы 'Vilmorin 23' (Yr3), 'Moro' (Yr10, YrMor), 'Reichersberg 42' (Yr7, Yr+), 'Heines Peko' (Yr6, Yr+), 'Nord Desprez' (Yr3, YrND, Yr+), 'Compare' (Yr8, Yr19), 'Carstens V' (Yr32, Yr+), 'Spaldings Prolific' (YrSP, Yr+),

'Heines VII' (Yr2, Yr+). Пораженность линии Jupateco 73R с геном Yr18 не превышала 5%. Умеренно устойчивы (пораженность 5–10%) сорта 'Heines Kolben' (Yr6, Yr2), 'Strubes Dickkopf' (YrSD, Yr+, Yr25). Линии Avocet с генами Yr17, Yr18, YrSp, Yr27 и сорт 'Chinese 166' (Yr1) имели умеренно восприимчивую реакцию (25–30%), а остальные сорта и линии – высоковосприимчивую (50–80%) (табл. 2).

Таблица 2. Пораженность линий-дифференциаторов для желтой ржавчины на Дагестанской опытной станции ВИР (2020 г.)

Table 2. Damage of differential lines by yellow rust at Dagestan Experiment Station of VIR (2020)

Ген	Линия / сорт с геном Yr	Пораженность, %	Ген	Линия / сорт с геном Yr	Пораженность, %
Yr1	Yr1/6*Avocet S	60 – 80	Yr1	Chinese 166	25 – 30
Yr5	Yr5/6*Avocet S,	0	Yr6, Yr2	Heines Kolben	5 – 10
Yr6	Yr6/6*Avocet S	60 – 80	Yr3	Vilmorin 23	0
Yr7	Yr7/6*Avocet S,	0	Yr10, YrMor	Moro	0
Yr8	Yr8/6*Avocet S	0	YrSD, Yr+, Yr25	Strubes Dickkopf	0 – 5
Yr9	Yr9/6*Avocet S	60 – 80	YrSu, Yr+	Suwon 92/Omar	50 – 70
Yr10	Yr10/6*Avocet S	0	Yr4, Yr+	Hybrid 46	5 – 10
Yr15	Yr15/6*Avocet S	0	Yr7, Yr+	Reichersberg 42	0
Yr17	Yr17/6*Avocet S	25 – 30	Yr6, Yr+	Heines Peko	0
Yr18	Yr18/6*Avocet S	25 – 30	Yr3, YrND, Yr+	Nord Desprez	0
Yr24	Yr24/6*Avocet S	0	Yr8, Yr19	Compair	0
YrSp	YrSP/6*Avocet S	25 – 30	Yr32, Yr+	Carstens V	0
Yr27	Yr27/6*Avocet S,	25 – 30	YrSP, Yr+	Spaldings Prolific	0
Yr18	Jupateco 73R	1 – 5	Yr2, Yr+	Heines VII	0
YrAR	YrR/6*Avocet S,	0	Восприимчивый контроль	Jupateco Susceptible	60 – 80

С использованием молекулярных маркеров оценили принадлежность дербентских и пушкинских изолятов к высокоагрессивным инвазивным группам PstS1 и PstS2. Представители группы PstS1 не обнаружены, при этом в пушкинской коллекции выявлены два изолята, относящихся к инвазивной группе PstS2 (рис. 3), что указывает на их воздушный занос с соседних территорий. Несмотря на это, по нашему мнению, основным источником инфекции желтой ржавчины для зерновых культур на экспериментальных посевах ВИР в Пушкине и Дербенте являются дикорастущие злаки, которые широко произрастают в естественных ценозах вокруг. Например, в конце октября 2020 г. мы наблюдали поражение злаковых трав желтой ржавчиной на газонах и парках г. Пушкина. На ДОС ВИР в 2021 г. развитие болезни на злаковых травах, произрастающих вокруг станции, и коллекционных образцах диких видов было отмечено уже в середине февраля. Соответственно, при благоприятных погодных условиях патоген с диких злаков может заразить и культурные виды. Такое распространение инфекции в Дербенте ранее было показано для возбудителя бурой ржавчины (Berlyand-Kozhevnikov et al., 1978). Доказано, что основной (материнской) популяцией *P. triticina* в южном Дагестане является совокупность клонов патогена, паразитирующих в течение года на пырее и других многолетних злаках. Ранней весной, а иногда и с осени болезнь появляется на различных однолетних злаках. Распространение популяций возбудителя болезни с многолетних злаков на посевы пшеницы начинается с развития клонов, которые могут паразитировать на соответствующих растениях-хозяевах.

Высокое разнообразие возбудителя желтой ржавчины на дикорастущих злаках было показано в США.

При изучении коллекции изолятов *P. striiformis* с 11 видов дикорастущих злаков идентифицированы изоляты, вирулентные к мягкой пшенице (f. sp. *tritici*), к ячменю (f. sp. *hordei*), к обоим видам, а также ко ржи, тритикале и другим злакам (Cheng et al., 2016). Это согласуется с высказанным нами предположением о сохранении инфекции желтой ржавчины в изучаемых географических регионах.

Заключение

Впервые проведен анализ вирулентности популяций возбудителя желтой ржавчины на образцах пшеницы и тритикале, выращиваемых на коллекционных посевах ВИР в Дербенте и Пушкине в 2020 г. Охарактеризованы расовый состав, эффективность *Yr*-генов и специализация патогена к разным хозяевам (твердая и мягкая пшеница, тритикале). В полевых условиях Дагестанской ОС ВИР на высоком естественном инфекционном фоне изучена устойчивость изогенных *Yr*-линий Avocet и сортов-дифференциаторов.

В фазе проростков высокой эффективностью характеризовались гены *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24* и *Yr26*. Линии с этими генами были устойчивы также на ДОС ВИР, за исключением *AvYr17*. В фазе проростков пушкинские и дербентские изоляты *P. striiformis* с мягкой пшеницы умеренно различались между собой по вирулентности. Существенно отличались от них изоляты с твердой пшеницы и тритикале.

С использованием молекулярных маркеров в пушкинской коллекции *Puccinia striiformis* выявлены изоляты, относящиеся к особо опасным инвазивным группам PstS1 и PstS2, что обусловлено, скорее всего, аэрогенным заносом инфекции.

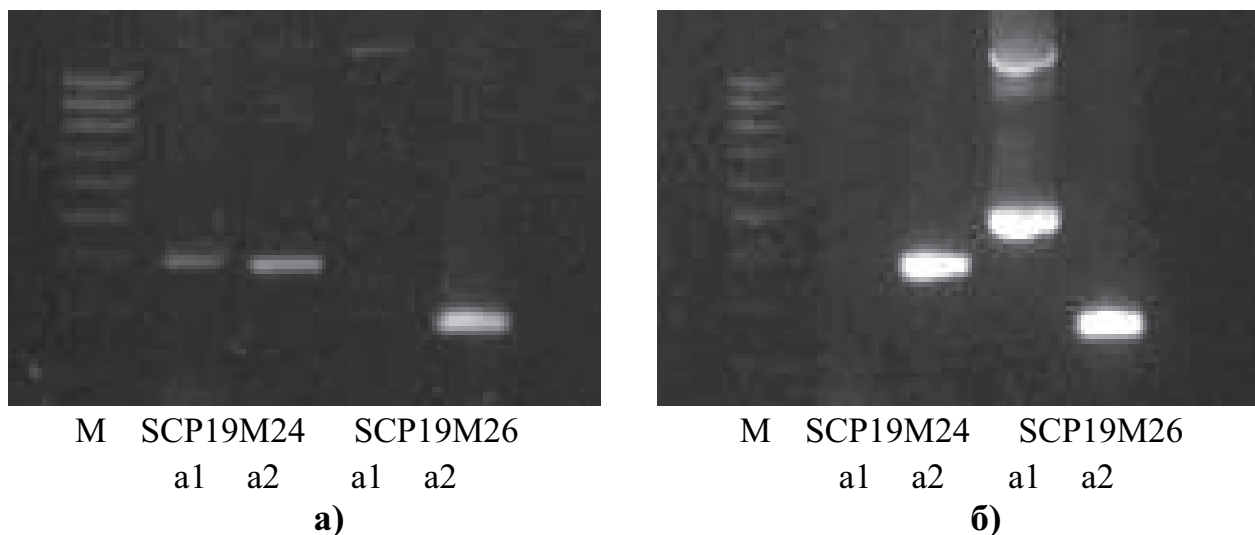


Рис. 3. Электрофореграммы ПЦР изолятов *Puccinia striiformis* West. со SCAR-маркерами SCP19M24 и SCP19M26:

- а) наличие продукта амплификации с маркерами SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a2 и отсутствие с SCP19M26a1 указывает на принадлежность изолятов к Pst2 группе;
б) наличие продуктов амплификации с маркерами SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2 и отсутствие с SCP19M24a1 указывает на отличие изолятов от Pst1 и Pst2 групп

Fig. 3. Gel electrophoresis of *Puccinia striiformis* West. isolates after amplification of the SCAR markers SCP19M24 and SCP12M26:

- a) the presence of an amplification product with the markers SCP19M24a1, SCP19M24a2 and SCP19M26a2, and the absence with SCP19M26a1 indicate that the isolates belong to the Pst2 group;
b) the presence of amplification products with the markers SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2, and the absence with SCP19M24a1 indicate the difference of the isolates from the Pst1 and Pst2 groups

Все фитопатологические исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-76-30005. Урединиообразцы *P. striiformis* были собраны с образцов зерновых культур, изучаемых в Пушкине и Дербенте в рамках государственного задания ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития, оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

All phytopathological research was supported by the Russian Science Foundation, Project No. 19-76-30005. Samples of *P. striiformis* urediniospores were collected from cereal crop accessions studied within the framework of the State Task to VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, 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".

References / Литература

- Ali S., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Sørensen C.K., Hansen J.G., Lassen P. et al. Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1057. DOI: 10.3389/fpls.2017.01057
- Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dmitriyev A.P., Budashkina E.B., Shitova I.T., Reyter V.G. Resistance of wheat against leaf rust (Genetic diversity of the fungus' populations and the host plant) (Ustoychivost pshenitsy k buroy rzhavchine [Geneticheskoye raznoobrazie populyatsiy griba i rasteniya-khozyaina]). Novosibirsk: Nauka; 1978. [in Russian] (Берлянд-Кожевников В.М., Дмитриев А.П., Будашкина Е.Б., Шитова И.П., Рейтер В.Г. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (Генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина). Новосибирск: Наука; 1978).
- Brar G.S., Kutcher H.R. Race characterization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the cause of wheat stripe rust, in Saskatchewan and Southern Alberta, Canada and virulence comparison with races from the United States. *Plant Disease*. 2016;100(8):1744-1753. DOI: 10.1094/PDIS-12-15-1410-RE
- Chen W., Wellings C., Chen X., Kang Z., Liu T. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Plant Pathology*. 2014;15(5):433-446. DOI: 10.1111/mp.12116
- 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
- Cheng P., Chen X.M., See D.R. Grass hosts harbor more diverse isolates of *Puccinia striiformis* than cereal crops. *Phytopathology*. 2016;106(4):362-371. DOI: 10.1094/PHYTO-07-15-0155-R
- El Amil R., Ali S., Bahri B., Leconte M., 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
- 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]
- 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] (Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Вирулентность российских популяций возбудителя желтой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 2020;54(4):299-304). DOI: 10.31857/S0026364820040042
- Hovmøller M.S., Justesen A.F., Brown J.K.M. Clonality and long-distance migration of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in north-west Europe. *Plant Pathology*. 2002;51(1):24-32. DOI: 10.1046/j.1365-3059.2002.00652.x
- Hovmøller M.S., Patpour M., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Justesen A.F., Hansen J.G. GRRC annual report 2019: Stem- and yellow rust genotyping and race analyses. Report of stem and yellow rust genotyping 2019: GRRC, Aarhus University, Denmark; 2020. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_YR_results/GRRC_annual_report_2019.pdf [accessed Feb. 20, 2021].
- Hovmøller M.S., Rodriguez-Algaba J., Hansen J.G. Report for *Puccinia striiformis* race analyses 2015. , Global Rust Reference Center (GRRC). Aarhus University, Flakkebjerg, Dk-4200 Slagelse, Denmark. Report of yellow rust races 2015: Global Rust Reference Center, Aarhus University, Denmark; 2016. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/Summary_of_Puccinia_striiformis_race_analysis_2015.pdf [accessed Feb. 20, 2021].
- Hovmøller M.S., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Justesen A.F., Hansen J.G. Report for *Puccinia striiformis* race analyses/molecular genotyping, GRRC, Flakkebjerg, DK- 4200 Slagelse, Denmark. Report of yellow rust races 2018: GRRC, Aarhus University, Denmark; 2019. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_YR_results/Summary_of_Puccinia_striiformis_molecular_genotyping_2018.pdf [accessed Feb. 20, 2021].
- 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
- Koyshibayev M. About the International Yellow Rust Conference (O mezhdunarodnoy konferentsii po zheltoy rzhavchine). *Mycology and Phytopathology*. 2002;36(4):83-85. [in Russian] (Койшибаев М. О международной конференции по желтой ржавчине. *Микология и фитопатология*. 2002;36(4):83-85).
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. (eds). Wheat rusts. An atlas of resistance genes. Dordrecht: Springer Netherlands; 1995.
- 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
- Wellings C.R. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. *Euphytica*. 2011;179(1):129-141. DOI: 10.1007/s10681-011-0360-y

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Шайдаюк Е.Л., Яковлева Д.Р., Абдуллаев К.М., Пюккенен В.П., Гультяева 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):174-181. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181

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. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-174-181>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shaydayuk E.L. <https://orcid.org/0000-0003-3266-6272>

Yakovleva D.R. <https://orcid.org/0000-0003-0464-042X>

Abdullaev K.M. <https://orcid.org/0000-0001-5095-1291>

Pyukkenen V.P. <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

Gulyaeva E. I. <https://orcid.org/0000-0001-7948-0307>