

DOI:

10.30901/2227-8834-2018-2-140-150

УДК 577.21:633.11:632.937.14

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ *Puccinia triticina* В ДАГЕСТАНЕ

Е. И. Гултыяева¹,
Е. Л. Шайдаюк¹,
К. М. Абдуллаев²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург-Пушкин, ш. Подбельского, 3,
eigultyayeva@gmail.com

²Филиал Дагестанская опытная станция Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР),
368612 Дагестан, Дербентский р-н, с. Вавилово

Ключевые слова:

бурая ржавчина, *Puccinia triticina*, вирулентность, *Lr*-гены.

Поступление:

23.12.2017

Принято:

21.05.2018

Актуальность. Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) – значимое заболевание пшеницы, эгилопсов и тритикале в Дагестане. На экспериментальном поле филиала Дагестанская опытная станция ВИР (ДОС ВИР) ежегодно изучаются коллекции образцов мягкой пшеницы и других видов родов *Triticum* L. и *Aegilops* L., которые оценивают по устойчивости к бурой ржавчине. Мониторинг вирулентности патогена позволяет оценить динамику изменчивости гриба и скорректировать результаты фитопатологических оценок, выполненных в разные периоды времени. Изучение дербентской популяции имеет длительную историю и проводится с 1970 г. Цель данной работы – анализ вирулентности *P. triticina* в 2008–2017 гг. **Материалы и методы.** Инфекционный материал был представлен листьями мягкой пшеницы с урединиепустулами, собранными на экспериментальном поле ДОС ВИР в 2008, 2009, 2011, 2014, 2016, 2017 гг. Образцы популяций были клонированы. Для получения монопустульных изолятов и анализа вирулентности использовали лабораторный метод отрезков листьев, помещенных в раствор бензимидазола. Всего по признаку вирулентности изучено 144 изолята: 32 в 2008 г., 37 в 2009 г., 14 в 2011 г., 14 в 2014 г., 26 в 2016 г., 21 в 2017 г. **Результаты и обсуждение.** Высокой эффективностью характеризовались гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr65*. Соответственно, образцы пшеницы, защищенные данными генами, будут иметь высокий уровень устойчивости в южном Дагестане. Варьирование в частотах вирулентности отмечено на линиях Thatcher (Tc) с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr20* и *Lr26*. С использованием 20 почти изогенных линий Thatcher (TcLr) выявлено 20 фенотипов (рас) патогена. Индексы генетических расстояний Нея и Fst указывали на отличие структуры дербентской популяции в 2014–2016 г. по сравнению с 2008–2011 гг. Анализ многолетней (1970–2017 гг.) динамики вирулентности дербентской популяции *P. triticina* с использованием 10 TcLr-линий указывал на определенную стабильность структуры дербентской популяции в 1970–2011 гг. и ее изменение в последующий период.

DOI:
10.30901/2227-8834-2018-2-140-150

ORIGINAL ARTICLE

E. I. Gulyaeva¹,
E. L. Shaydayuk¹,
K. M. Abdullaev²

¹All-Russian Institute of Plant Protection,
3 Shosse Podbelskogo, St. Petersburg – Pushkin, 196608 Russia,
eigulyaeva@gmail.com

²Dagestan Experiment Station,
branch of the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Vavilovo Village, Derbent District, 368612 Dagestan

Key words:

leaf rust, *Puccinia triticina*,
wheat, virulence, *Lr* genes.

Received:

23.12.2017

Accepted:

21.05.2018

POPULATION GENETICS STUDY OF THE WHEAT LEAF RUST AGENT *PUCCINIA TRITICINA* IN DAGESTAN

Background. Leaf rust (causative agent *Puccinia triticina* Erikss.) is a harmful disease of wheat, *Aegilops* and triticale in Dagestan. Germplasm collections of bread wheat and other *Triticum* and *Aegilops* species are studied every year in the experimental field at the Dagestan Experimental Station of VIR (DES VIR), and evaluated for leaf rust resistance. Monitoring of the pathogen's virulence makes it possible to assess the dynamics of the fungus's variability and correct the results of phytopathological scores performed in different years. The study of the Derbent population has a long history, and has been conducted since 1970. The aim of this work is to analyze the virulence of the *P. triticina* population in 2008–2017. **Materials and methods.** Infectious material was represented by leaves of bread wheat with uredopustules collected in the experimental field of DES VIR in 2008, 2009, 2011, 2014, 2016, and 2017. Populations were cloned to obtain monopustule isolates. For this and for virulence analysis, the laboratory technique of detached leaves preserved in the benzimidazole solution was used. In total, 144 isolates were employed in virulence studies: 32 in 2008, 37 in 2009, 14 in 2011, 14 in 2014, 26 in 2016, and 21 in 2017. **Results and discussion.** The genes *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, and *Lr65* were characterized by high efficiency. This means that wheat samples protected by these genes will demonstrate high-level resistance in the fields of southern Dagestan. Variations in virulence frequencies were recorded in Thatcher lines (Tc) with the genes *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr20* and *Lr26*. Using 20 almost isogenic Thatcher lines (TcLr), 20 phenotypes (races) of the pathogen were identified. Indexes of genetic distances (Nei and Fst) indicated at the changes in the structure of the Derbent population in 2014–2017, when compared with 2008–2011. The long-term dynamics analysis (1970–2017) of *P. triticina* virulence using 10 TcLr lines revealed certain stability in the Derbent population structure in 1970–2011 and its changes in the subsequent period.

Введение

Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) – значимое заболевание пшеницы, эгилопсов и тритикале в Дагестане. На экспериментальном поле Филиала Дагестанская опытная станция ВИР (ДОС ВИР, Дербентский район) ежегодно изучаются коллекции образцов мягкой пшеницы и других видов родов *Triticum* L. и *Aegilops* L., которые оценивают по устойчивости к бурой ржавчине. Дербентская популяция *P. triticina* имеет исключительно благоприятные условия для развития. Зона характеризуется теплым и влажным климатом. Высокое разнообразие растений-хозяев на коллекционных посевах и широкая их представленность в естественных ценозах, а именно: *Aegilops tauschii* Coss., *Ae. cylindrica* Host, *Ae. triuncialis* L., *Ae. biuncialis* Vis., *Ae. triaristata* Willd., *Triticum persicum* Vav. ex Zhuk., *T. dicoccum* (Schrank) Schubl. (Berljand-Kozhevnikov et al., 1978; Dorofeev et al. 1987; Boguslavskij, Golik, 2003) способствуют поддержанию высокого полиморфизма по вирулентности дербентской популяции *P. triticina*. Л. А. Михайлова показала, что клоны бурой ржавчины на пырее, эгилопсах, произрастающих в естественных ценозах, и на пшенице, выращиваемой на коллекционном посеве, представляют собой единую популяцию патогена (Mikhailova, 1973).

Длительный мониторинг вирулентности патогена позволяет оценить его динамику, связанную с естественным отбором и другими механизмами изменчивости. Исследования дербентской популяции *P. triticina* имеют долгую историю (Mikhailova, 1973; Dmitriev, 1975; Dmitriev et al., 1976; Berljand-Kozhevnikov et al., 1978; Mikhailova et al., 1997). До 1971 г. состав популяции изучали с использованием стандартного набора сортов-дифференциаторов ('Malakof', 'Carina', 'Brevit', 'Webster', 'Loros', 'Mediterranean', 'Hussar', 'Democrat'). С 1971 г. стали использовать моногенные

линии сорта 'Thatcher'; с 1987 г. – оригинальный набор сортов-дифференциаторов (Tyryshkin, Mikhailova, 1989), а с 2000 г. – международный набор линий-дифференциаторов (TcLr-линий) (Long, Kolmer, 1989). Во всех этих наборах присутствовали сорта или линии с генами устойчивости *Lr1*, *Lr2a*, *Lr3a* и *Lr26*, что позволяет оценить многолетнюю динамику вирулентности дербентской популяции патогена. На основании исследований 1970–1995 гг. показано, что радикальная смена состава дербентской популяции происходила два раза – в 1975 и 1991 гг. (Mikhailova et al., 1997). Показана асинхронность изменений в составе популяций в Краснодарском крае и Дербенте. Было сделано предположение, что дербентская популяция является независимой от краснодарской и других северокавказских популяций, а также европейских. При этом она характеризуется высоким сходством с грузинскими, азербайджанскими, осетинскими и другими кавказскими популяциями, на основании чего ее отнесли к кавказской группе (Mikhailova, 2006). Анализ вирулентности, проведенный нами в 1995–2007 гг., не выявил существенных изменений в составе дербентской популяции в указанный промежуток времени (Mikhailova et al., 2002; Gulyaeva et al., 2009).

Цель данной работы – продолжение мониторинга вирулентности дербентской популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в 2008–2017 гг.

Материал и методы

Инфекционный материал был представлен листьями мягкой пшеницы с урединиепустулами, собранными на экспериментальном поле ДОС ВИР в 2008, 2009, 2011, 2014, 2016 и 2017 гг. В 2008–2016 гг. в анализе была использована сборная популяция *P. triticina*, полученная с высоко восприимчивых образцов мягкой пшеницы в период массового развития болезни. В 2017 г. листья были собраны с трех сортов озимой пшеницы 'Гром',

‘Васса’ и ‘Донской маяк’ в конце вегетации.

Методы лабораторного культивирования патогена использовали для получения монопустульных изолятов и характеристики вирулентности *P. triticina* в 2008–2016 гг. (Mikhailova et al., 2000). В 2017 г. анализ вирулентности проводили на интактных проростках (Gulyaeva, Solodukhina, 2008). По 2–4 зерна каждой изогенной линии сорта ‘Thatcher’ (TcLr-линии) сеяли в почву. 10-14-дневные проростки (фаза первого листа) инокулировали суспензией возбудителя и помещали в камеру искусственного климата (Sanyo, Versatile Environmental Test Chamber) при температуре 22°C и влажности 75%.

Тип реакции TcLr-линий определяли по шкале E. V. Mains, H. S. Jackson (1926), где: 0 – отсутствие симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза, 4 – крупные пустулы без некроза, X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения, поражение которых составляло 0 – 2 балла, относили к устойчивым, а 3, 4 и X – к восприимчивым.

Всего изучено 144 монопустульных изолята: 32 в 2008 г., 37 в 2009 г., 14 в 2011 г., 14 в 2014 г., 30 в 2016 г., 21 в 2017 г. Обозначение фенотипов (рас) патогена выполнено по североамериканской номенклатуре (Long, Kolmer, 1989), основанной на определении вирулентности к группам TcLr-линий. В данной работе использовали следующие группы: 1 – *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*; 2 – *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; 3 – *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*; 4 – *Lr2b*, *Lr3bg*, *Lr14a*, *Lr14b*; 5 – *Lr15*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20* (Gulyaeva et al., 2017).

Оценку эффективности *Lr*-генов в фазе проростков проводили на расширенном

наборе TcLr-линий (*Lr1* – *Lr53*, *Lr64*, *Lr65*). Для инокуляции использовали сборную популяцию гриба.

Буквенный код фенотипов, среднее число аллелей вирулентности (AVC – Average virulence complexity), частоты вирулентности и индексы внутривидовой популяционной разнообразия Нея (Hs) и Шеннона (Sh) определяли в пакете программ Virulence Analysis Tool (VAT) (Kosman et al., 2008).

Генетическую дифференциацию дербентской популяции в 2008–2017 гг. определяли по индексам Fst и Нея (Nei D, Nei genetic distance), которые были рассчитаны с использованием алгоритма AMOVA (GenAlEx). Многомерная диаграмма генетических расстояний между изолятами патогена в разные годы исследований построена в пакете программ GenAlEx (PCoA parameters) по индексу Fst.

Результаты и обсуждение

Высокой эффективностью в фазе проростков, при инокуляции сборной популяцией *P. triticina*, характеризовались гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr65* (тип реакции 0 и 0;). Варьирование частот вирулентности отмечено на линиях TcLr1, TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr3a, TcLr3bg, TcLr15, TcLr16, TcLr20 и TcLr26 (табл. 1). Частоты вирулентности клонов на других *Lr*-линиях достигали 100%. Снижение частоты вирулентных клонов к TcLr11 в 2016–2017 гг., видимо, обусловлено использованием в анализе новой, аутентичной, репродукции этой линии, полученной из Сиднейского Университета (Австралия). Низкие показатели частот вирулентности к TcLr11 в 2016, 2017 гг. согласуются с данными, полученными J. Kolmer и соавторами (2013, 2014) при изучении западноевропейских и российских популяций бурой ржавчины.

Таблица 1. Частоты клонов, вирулентных к линиям Thatcher, в дербентской популяции *P. triticina*, %
Table 1. Frequencies of the clones virulent to Thatcher lines in the Derbent population of *P. triticina*, %

TcLr-линия	2008	2009	2011	2014	2016	2017	Среднее
9, 19, 24, 28, 29, 41, 42, 45, 47	0	0	0	0	0	0	0
51, 53, 65	–	–	–	0	0	0	0
1	9,4	32,4	71	100	57,7	100	51,4
2a	9,4	32,4	7,1	7,1	0	0	11,8
2b	56,3	100	78,6	100	100	66,7	73,6
2c	96,9	100	78,6	100	100	66,7	93,1
3a	100	97,3	100	100	100	100	99,3
3bg	100	97,3	100	100	100	100	99,3
11	100	100	100	100	30,8	0	72,9
15	9,4	32,4	7,1	7,1	0	0	11,8
16	100	100	100	92,9	100	66,7	94,4
20	93,8	94,6	64,3	35,7	76,9	66,7	78,5
26	100	97,3	28,6	100	100	100	92,4
3ka, 10, 14a, 14b, 17, 18, 30, 32, 33, 34, 48, 49, 64	100	100	100	100	100	100	100

Отмечены различия в дифференциации изолятов *P. triticina* на линиях TcLr11 и TcLr16 при использовании метода отрезков листьев и живых растений (фаза первого листа пшеницы). Тип реакции на отрезках был выше, чем на растениях. На других TcLr-линиях наблюдали совпадение результатов обоих анализов.

При тестировании на 20 линиях-дифференциаторах выявлено 20 фенотипов (рас) патогена (4 в 2008 г., 5 в 2009 г., 7 в 2011 г., 4 в 2014 г., 5 в 2016 г., 3 в 2017 г. (табл. 2). Фенотипы вирулентности FHTTG, FHTTH, THTTR были наиболее представленными в 2008–2011 гг., а RHPTG, RHPTH – в 2016–2017 гг.

Таблица 2. Фенотипический состав дербентской популяции *P. triticina* в 2008–2017 гг.Table 2. Phenotypic composition of the Derbent population of *P. triticina* in 2008–2017

Фено- типы	Авирулентность/вирулентность на TcLr-линиях	Частоты фенотипов <i>P. triticina</i> , %					
		2008	2009	2011	2014	2016	2017
CGTKH	1,2a,2b,2c,9,15,19,24,26/3a,3bg, 3ka,11,14a,14b,16,17,18,20,30	0	0	14,3	0	0	0
CHTKH	1,2a,2b,2c,9,15,19,24/3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	0	7,1	0	0	0
DHTPH	1,2a,3a,9,15,19,24/2b,2c,3bg,3ka, 11,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	2,7	0	0	0	0
FGTTH	1,2a,9,15,19,24,26/2b,2c,3a,3bg, 3ka,11,14a,14b,16,17,18,20,30	0	0	28,6	0	0	0
FGTTG	1,2a,9,15,19,20,24,26/2b,2c,3a,3bg, 3ka,11,14a,14b,16,17,18,30	0	0	21,4	0	0	0
FHTKH	1,2a,2b,9,15,19,24/2c,3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,16,17,18,20,26,30	43,8	0	0	0	0	0
FHPTH	1,2a,9,11,15,19,24/2b,2c,3a,3bg, 3ka,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	0	0	0	38,5	0
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24/2b,2c,3a,3bg, 3ka,11,14a,14b,16,17,18,26,30	6,3	5,4	14,3	0	0	0
FHTTH	1,2a,9,15,19,24/2b,2c,3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,16,17,18,20,26,30	40,6	59,5	7,1	0	0	0
MCPKH	2a,2b,2c,9,11,15,16,19,24/1,3a,3bg,3ka, 14a,14b,17,18,20,26,30	0	0	0	0	0	33,3
PCTKH	2a,2b,9,15,16,19,24/1,2c,3a,3bg, 3ka,11,14a,14b,17,18,20,26,30	0	0	0	71	0	0
PHPKH	2a,2b,9,11,15,19,24/1,2c,3a,3bg, 3ka,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	0	0	0	38	0
PHPTG	2a,9,11,15,19,20,24/1,2b,2c,3a, 3bg,3ka,14a,14b,16,17,18,26,30	0	0	0	0	23,1	33,3
PHPTH	2a,9,11,15,19,24/1,2b,2c,3a,3bg, 3ka,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	0	0	0	3,8	33,3
PHTKG	2a,2b,9,15,19,20,24/1,2c,3a,3bg, 3ka,11,14a,14b,16,17,18,26,30	0	0	0	57,1	0	0
PHTKH	2a,2b,9,15,19,24/1,2c,3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	0	0	28,6	0	0
PHTTH	2a,9,15,19,24/1,2b,2c,3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,16,17,18,20,26,30	0	0	0	0	30,8	0
TGTTR	9,19,24,26/1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,15,16,17,18,20,30	0	2,7	7,1	0	0	0
THTTQ	9,19,20,24/1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka, 11,14a,14b,15,16,17,18,26,30	0	0	0	7,1	0	0
THTTR	9,19,24/1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,11, 14a,14b,15,16,17,18,20,26,30	9,4	29,7	0	0	0	0

Индекс генетических расстояний Нея (Nei genetic distance), оценивающий различия между популяциями по частотам аллелей вирулентности, указывал на высокое сходство дербентской популяции *P. triticina* в 2008–2011 гг. ($N = 0,03–0,06$) и в

2014–2017 гг. ($N = 0,05–0,09$), и выявил различие между популяциями гриба, собранными на ДЭС ВИР в эти временные интервалы ($N = 0,12–0,18$). Аналогичные результаты получены по индексу генетических расстояний Fst (стандартизированная дисперсия частот аллелей) (рис. 1).

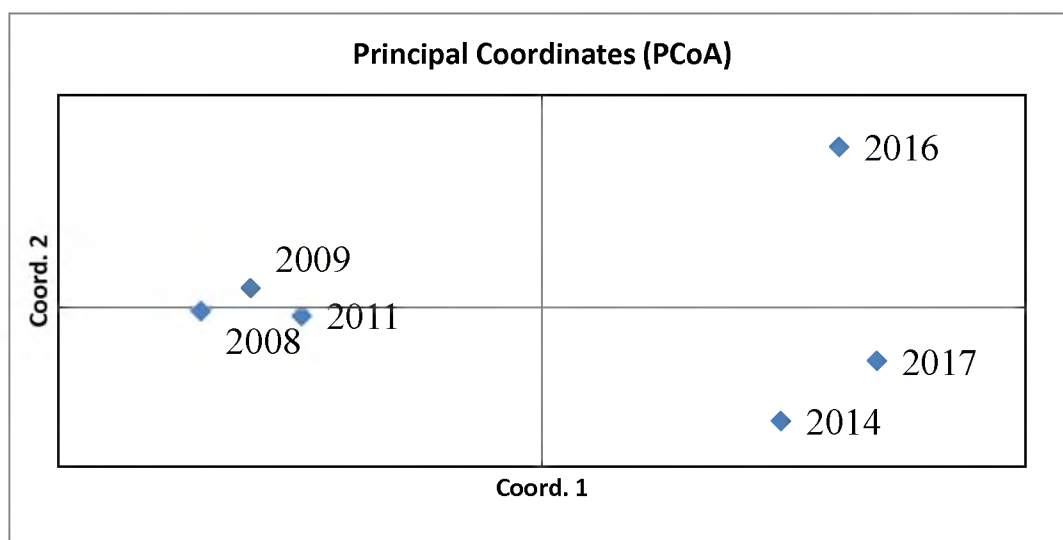


Рис. 1. Многомерная диаграмма генетических расстояний по вирулентности между образцами дербентской популяции *P. triticina* в 2008–2017 гг. (по индексу Fst)

Fig. 1. Multidimensional diagram of genetic distances in virulence between the samples in the Derbent population of *P. triticina* in 2008–2017 (Fst index)

Сравнительный анализ дербентской популяции и популяций из других регионов РФ в 2006–2017 гг. показал ее умеренное сходство с северокавказскими из Краснодарского и Ставропольского краев и центрально-европейскими (Gulyaeva et al., 2017). Наличие общих фенотипов в дербентской, краснодарской и других европейских популяциях *P. triticina* в изученный период времени подтверждает полученные ранее сведения о возможности миграции спор гриба на данной территории (Mikhailova, 2006; Gulyaeva et al., 2017).

Многолетний анализ вирулентности дербентской популяции (1970–2017 гг.) на линиях *TcLr1*, *TcLr2a*, *TcLr3a*, *TcLr10*, *TcLr14*, *TcLr16*, *TcLr17*, *TcLr18* и *TcLr26* позволил оценить ее динамику. Частоты вирулентности к линиям *TcLr3a*, *TcLr10*, *TcLr14a*, *TcLr16*, *TcLr18* были высокими во все годы исследований (от 70 до 100%). Вирулентность к *TcLr17* варьировала от 32 до 100% в 1970–1982 гг. и достигала 100% в 1983–2017 гг. Как и в период до 1995 г. (Mikhailova et al., 1997), изменения дербентской популяции в 1996–2017 гг. преимущественно затрагивали частоту встречаемости клонов, вирулентных к линиям *TcLr1*, *TcLr2a* и *TcLr26* (рис. 2). С 1970 по 1974 г. наблюдалось плавное

нарастание численности клонов, вирулентных к *Lr1* и *Lr2a* (p1p2a). С 1980 г. оно сменилось процессом такого же плавного снижения их численности до практически полного отсутствия вирулентных клонов в периоды 1986–1989 и 1991–1993 гг. В 1985 и 1990 гг. наблюдалось скачкообразное увеличение численности клонов, авирулентных к *Lr1*, *Lr2a* (P1P2a), затем следовали периоды низкой их численности. В 1994–1995 гг. численность клонов P1, P2 несколько выросла, но оставалась относительно стабильной до 2011 г. С 2011 г. наблюдается резкое изменение популяции. До 2011 г. наблюдали ассоциацию аллелей p1p2a или P1P2a, т. е. изоляты, авирулентные (вирулентные) к *TcLr1*, были также авирулентны (вирулентны) к *TcLr2a*. С 2011 г. в дербентской популяции, как и в других российских, наблюдается повышение частот вирулентности к гену *Lr1*, при отсутствии изменения в частотах к гену *Lr2a* (см. рис. 2). Вирулентность к гену *Lr26* нарастает скачкообразно с 2001 г. по 2010 г. и спонтанно варьирует в последующий период.

Проведенный анализ вирулентности дербентской популяции показал, что основная ее изменчивость была связана с

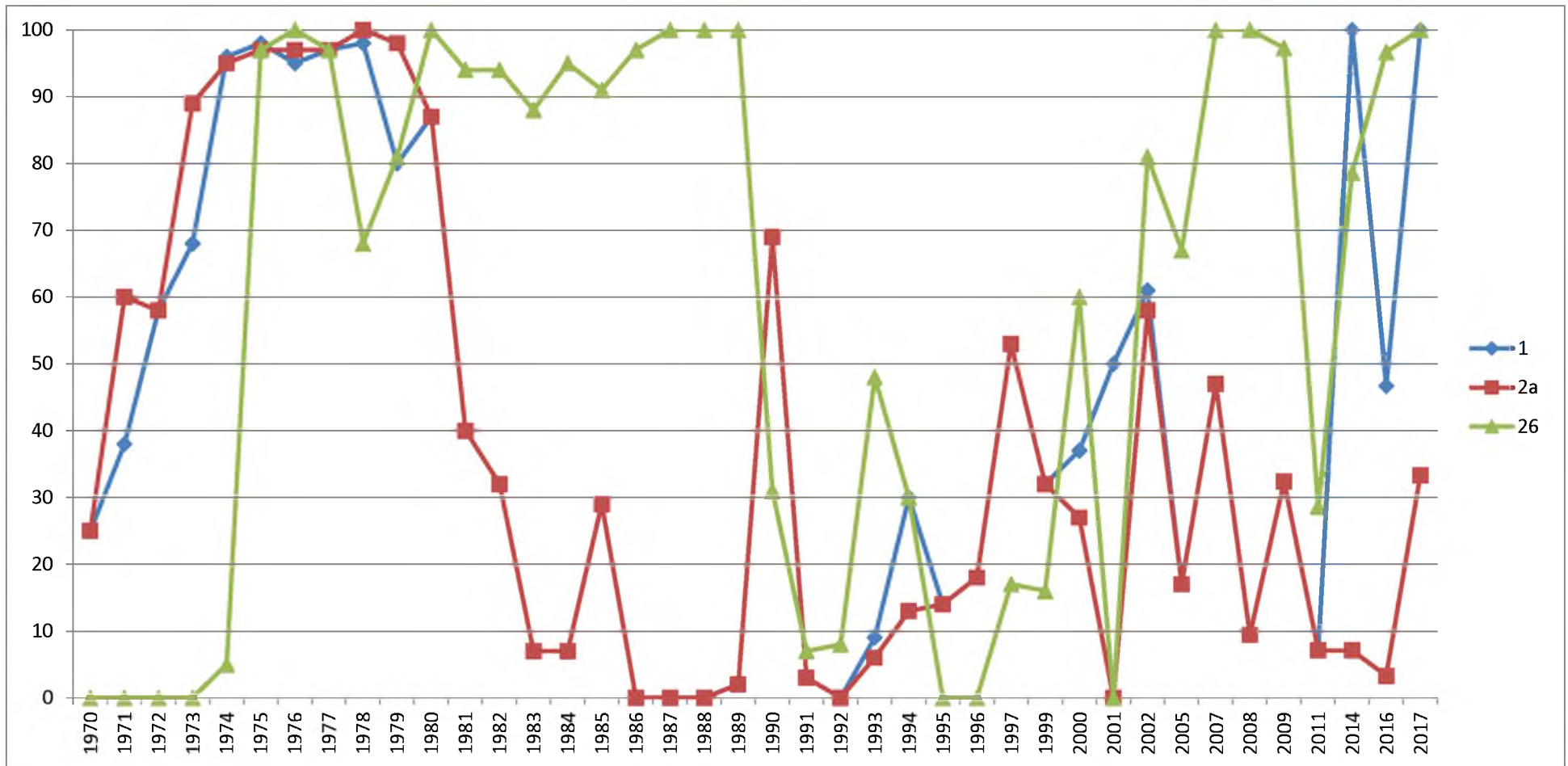


Рисунок 2. Частота клонов, вирулентных к линиям *TcLr1*, *TcLr2a* и *TcLr26*, в дербентской популяции *P. triticina* в 1970–2017 гг.

Figure 2. Frequency of the clones virulent to *TcLr1*, *TcLr2a* and *TcLr26* in the Derbent population of *P. triticina* in 1970–2017

варьированием частот вирулентности к линиям с малоэффективными генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr11*, *Lr15*, *Lr16* и *Lr26*. При этом, длительный «срок полезной жизни» сохраняется для генов *Lr9* и *Lr19*, несмотря на то, что их эффективность утрачена в других регионах России: *Lr9* – в Западно-Сибирском, *Lr19* – в Поволжье. Вероятно, это обусловлено слабым генным потоком между популяциями *P. triticina* в данных регионах, а также высоким генетическим разнообразием изучаемых на ДОО ВИР образцов пшеницы. Следует отметить, что повышение частот вирулентности к гену *Lr1*, при отсутствии изменений в частотах к гену *Lr2a*, с начала 2010 г. отмечается и в других российских популяциях (Gulyaeva et al., 2017).

Заключение

Мониторинг вирулентности дагестанской популяции *P. triticina* в 2008–2017 гг.

позволил охарактеризовать эффективность *Lr*-генов, динамику изменчивости частот вирулентности и фенотипического состава патогена. Высокой эффективностью характеризовались гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr65*, соответственно образцы пшеницы, защищенные данными генами, будут иметь высокий уровень устойчивости в южном Дагестане. Индексы генетических расстояний (Нея и Fst) указывали на стабильность структуры дербентской популяции *P. triticina* в 2008–2011 гг. и ее изменение в последующий период.

Анализ многолетней (1970–2017 гг.) динамики дербентской популяции *P. triticina* по вирулентности к 10 Tc*Lr*-линиям не выявил ее радикальных изменений в 1970–2011 гг. В последующий период отмечается повышение частот вирулентности к гену *Lr1* при относительно низких частотах вирулентности к гену *Lr2a*.

Исследования выполнены в рамках Государственного задания ФАНО России (проект № 0665-2018-0003).

References/Литература

- Berljand-Kozhevnikov V. M., Dmitriev A. P., Budashkina E. B., Shitova I. T., Rejter V. G. Resistance of wheat to leaf rust (Genetic diversity of fungus populations and host plant. (Ustojchivost' pshenicy k buroj rzhavchine (Geneticheskoe raznoobrazie populjacij гриба i rastenija-hozjaina). Novosibirsk: Nauka, 1978, 442 p. [in Russian] (Берлянд-Кожевников В. М., Дмитриев А. П., Будашкина Е. Б., Шитова И. Т., Рейтер В. Г. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (Генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина). Новосибирск: Наука, 1978. 442 с.).
- Boguslavskij R. L., Golik O. V. Genus *Aegilops* L. as a genetic resource of breeding (Rod *Aegilops* L. kak geneticheskij resurs selekcii). Har'kov, 2004, 236 p. [in Russian] (Богуславский Р. Л., Голлик О. В. Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции. Харьков, 2004. 236 с.).
- Gulyaeva E. I., Aristova M. K., Shaidayu, E. L., Mironenko N. V., Kazartcev I. A., Akhmetova A., Kosman E. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia // Russ. J. Genet. 2017, vol. 53 (9), pp. 998–1005.
- Gulyaeva E. I., Baranova O. A., Dmitriev A. P. Virulence and *Puccinia triticina* population structure in the Russian Federation in 2007 (Virulentnost' i struktura populjacij *Puccinia triticina* v Rossijskoj Federacii v 2007 godu) // Vestnik zashhity rastenij – Plant protection news, 2009, no. 4, pp. 333–338 [in Russian] (Гульятяева Е. И., Баранова О. А., Дмитриев А. П. Вирулентность и структура популяций *Puccinia triticina* в Российской Федерации в 2007

- году // Вестник защиты растений. 2009. № 4. С. 333–338).
- Gulyaeva E. I., Solodukhina O. V.* Rusts diseases of cereal crops (Rzhavchinnue bolezni zernovuh kul'tur) // Izuchenie geneticheskikh resursov zernovuh kul'tur po ustoychivosti k vrednum organizmam. 2008, pp. 5–11 [in Russian] (*Гультяева Е. И., Солодухина О. В.* Ржавчинные болезни зерновых культур // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. 2008. С. 5–11).
- Dmitriev A. P.* Investigation of intrapopulation processes in *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss. and gene pool of resistance of the Transcaucasian wheat to leaf rust (Issledovanie vnutripopuljacionnyh processov u *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss. i genofonda ustojchivosti pshenic Zakavkaz'ja k buroj rzhavchine // Avtoref. diss. ... doc. biol. nauk. Leningrad, 1975, 25 p. [in Russian] (*Дмитриев А. П.* Исследование внутрипопуляционных процессов у *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss. и генофонда устойчивости пшениц Закавказья к бурой ржавчине // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1975. 25 с.).
- Dmitriev A. P., Mihailova L. A., Shelomova L. F., Derevjankin A. I.* Investigation races and genotypes composition Derbent' population of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. in 1972–1973 (Issledovanie rasovogo i genotipicheskogo sostava derbentskoj populjacji *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. v 1972–1973 gg.) // Mikologija i fitopatologija – Mycology and phytopathology, 1976, vol. 10, no. 4, pp. 61–64 [in Russian] (*Дмитриев А. П., Михайлова Л. А., Шеломова Л. Ф., Деревянкин А. И.* Исследование расового и генотипического состава дербентской популяции *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. в 1972–1973 гг. // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10, № 4. С. 61–64).
- Dorofeev V. F., Udachin R. A., Semenova L. V.* et. all. Wheat of the world (Pshenicy mira). Leningrad: Kolos, 1987, 487 p. (*Дорофеев В. Ф., Удачин Р. А., Семенова Л. В.* и др. Пшеницы мира. Л.: Колос, 1987. 487 с.).
- Kolmer J. A., Hanzalova A., Goyeau H., Bayles R., Morgounov A.* Genetic differentiation of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in Europe // Plant Pathology, 2013, vol. 62, pp. 21–31.
- Kolmer J. A., Kabdulova M. G., Mustafina M. A., Zhemchuzhina N. S., Dubovoy V.* Russian populations of *Puccinia triticina* in distant regions are not differentiated for virulence and molecular genotype // Plant Pathology, 2014, vol. 64 (2), pp. 328–336.
- Kosman E.* Virulence Analysis Tool (VAT). / E. Kosman, A. Dinoor, A. Herrmann, G. A Schachtel. // User Manual, 2008. <http://www.tau.ac.il/lifesci/departments/plants/members/kosman/VAT.html>.
- Long D. L., Kolmer J. A.* A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* // Phytopathology, 1989, vol. 79, pp. 525–529.
- Mains E. B., Jackson H. S.* Physiologic specialization in the leaf rust of wheat; *Puccinia triticina* Erikss. // Phytopathology, 1926, vol. 16. pp. 89–120.
- Mihailova L. A.* Population and genetic study of the causes agent of leaf wheat rust *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* in Derbent (Populjacionno-geneticheskoe issledovanie vzbuditelja buroj rzhavchiny pshenicy *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* v Derbente) // Avtoref. diss. ... doc. biol. nauk. Leningrad, 1973. 23 p. [in Russian] (*Михайлова Л. А.* Популяционно-генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в Дербенте // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1973. 23 с.).
- Mihailova L. A., Abdullaev K. M., Shelomova L. F.* Shifts of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* population structure in Derbent environs (Dagestan) during 1970–1995 (Izmenenie struktury populjacji *Puccinia recondita* Rob. ex

- Desm. f. sp. *tritici* okrestnostjah Dербента (Dagestan) v 1970–1995 gg.). Mikologija i fitopatologija – Mycology and phytopathology, 1976, vol. 31, no. 2, pp. 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 гг. // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, № 2. С. 71–77).
- Mihailova L. A., Gulyaeva E. I., Mironenko N. V. Research methods for genetic diversity of populations structure of wheat brown rust *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*. (Metody issledovanij struktury populjacij vozбудitelja buroj rzhavchiny pshenicy *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*) // Immunogeneticheskie metody sozdanija ustojchivyh k vrednym organizmam sortov). St. Petersburg, 2000, 26 p. [in Russian] (Михайлова Л. А., Гуляева Е. И., Мироненко Н. В. Методы исследований структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* // Иммуно-генетические методы создания устойчивых к вредным организмам сортов. СПб., 2000. 26 с.).
- Mikhailova L. A., Gulyaeva E. I., Walter U., Kophanke D. An attempt to review *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* populations in western and eastern Europe together with the Asian part of Russia // Journal of Russian Phytopathological Society, Moskow, 2002, no. 3, pp. 1–6.
- Mihailova L. A. Genetics of relationship of brown rust activator and wheat / Ed. by M. M. Levitin (Genetika vzaimootnoshenij vozбудitelja buroj rzhavchiny i pshenicy). St. Petersburg : VIZR, 2006, 80 p. [in Russian] (Михайлова Л. А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы / Под ред. акад. РАСХН М. М. Левитина. Санкт-Петербург: ВИЗР, 2006. 80 с.).
- Tyryshkin L. G., Mikhailova L. A., The population structure of the causative agent of wheat brown rust. 1. Selection of differentiating varieties // Mycology and phytopathology, 1989, vol. 23, no. 4, pp. 396–403 [in Russian] (Тырышкин Л. Г., Михайлова Л. А. Структура популяций возбудителя бурой ржавчины. 1. Подбор сортов-дифференциаторов // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, № 4. С. 396–403).