



Структура популяций листовых патогенов яровой пшеницы в западноазиатских регионах России и Северном Казахстане в 2017 г.

Е.И. Гултыяева¹✉, Н.М. Коваленко¹, В.П. Шаманин², В.А. Тюнин³, Е.Р. Шрейдер³, Е.Л. Шайдаюк¹, А.И. Моргунов⁴

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

² Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия

³ Челябинский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Челябинская область, Чебаркульский район, пос. Тимирязевский, Россия

⁴ Международный центр улучшения кукурузы и пшеницы (CIMMYT), Анкара, Турция

Листовые болезни яровой пшеницы – бурая ржавчина (возбудитель – *Puccinia triticina*), желтая пятнистость (пиренофороз) (*Pyrenophora tritici-repentis*) и темно-бурая пятнистость (*Cochliobolus sativus* = *Bipolaris sorokiniana*) – относятся к группе распространенных и потенциально опасных болезней в западноазиатских регионах России и Северном Казахстане. Для обоснования стратегий генетической защиты пшеницы необходимы популяционные исследования фитопатогенов. Цель работы – характеристика структуры популяций возбудителей бурой ржавчины и желтой пятнистости яровой пшеницы по признакам вирулентности и оценка распространенности возбудителя темно-бурой пятнистости в западноазиатских регионах Российской Федерации и Северном Казахстане в 2017 г. Источником инфекционного материала служили пораженные бурой ржавчиной и пятнистостями листья образцов яровой пшеницы, собранные в Челябинской и Омской областях и Северном Казахстане. Анализ вирулентности 109 изолятов *P. triticina* на 20 линиях-дифференциаторах показал, что все изученные монопустьные изоляты были авирулентны к TcLr24. Изоляты, вирулентные к TcLr19, выявлены только в челябинской популяции. Частоты вирулентных изолятов к TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr11, TcLr15, TcLr16, TcLr20 и TcLr26 были выше в омской и североказахстанской популяциях, а к TcLr9 – в челябинской. При использовании 20 TcLr-линий определено 27 фенотипов вирулентности *P. triticina*: 12 в омской, 19 в челябинской, 8 в казахстанской. Фенотипы TLTR (авирулентность (av) к TcLr16, TcLr19, TcLr24, TcLr26), TCTTR (av: TcLr9, TcLr16, TcLr19, TcLr24), TBTR (av: TcLr9, TcLr16, TcLr19, TcLr24, TcLr26) встречались во всех регионах. Фенотипы TQTTR (av: TcLr19, TcLr24, TcLr26) и TGTTR (av: TcLr9, TcLr19, TcLr24, TcLr26) были общими для омской и североказахстанской популяций, а THPTR (av: TcLr9, TcLr11, TcLr19, TcLr24) и TCTTQ (av: TcLr9, TcLr16, TcLr19, TcLr20, TcLr24) – для омской и челябинской. Определено высокое генетическое сходство омской популяции с североказахстанской и челябинской и умеренное между челябинской и североказахстанской популяциями. Распространенность возбудителя темно-бурой листовой пятнистости в Омской области была выше, чем в Челябинской. Из североказахстанских инфекционных образцов листьев *C. sativus* не выделен. Возбудитель желтой пятнистости обнаружен во всех изученных регионах. По признаку токсинообразования среди челябинских изолятов *P. tritici-repentis* выявлено пять рас (p1 (PtrToxA, PtrToxC); p2 (PtrToxA); p7 (PtrToxA, PtrToxB), p8 (PtrToxA, PtrToxB, PtrToxC); p4 (не образует токсины)); среди омских – три (p1, p2, p3); среди североказахстанских – четыре (p1,

Population structure of leaf pathogens of common spring wheat in the West Asian regions of Russia and Northern Kazakhstan in 2017

E.I. Gultyayeva¹✉, N.M. Kovalenko¹, V.P. Shamanin², V.A. Tyunin³, E.R. Shreyder³, E.L. Shaydayuk¹, A.I. Morgunov⁴

¹ All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russia

² Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, Omsk, Russia

³ Chelyabinsk Scientific Research Institute of Agriculture, Chelyabinsk region, Chebarkulsky district, Timiryazevsky, Russia

⁴ International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Ankara, Turkey

Wheat diseases affecting leaves like leaf rust (*Puccinia triticina*), tan spot (*Pyrenophora tritici-repentis*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus* = *Bipolaris sorokiniana*) are widely spread and potentially dangerous in the West Asian region of Russia and Northern Kazakhstan. The study of the pathogens' populations is very important for genetic protection of wheat. The objective of this study was to investigate the population structure of the causative agent of leaf rust and tan spot on spring wheat and to estimate the distribution of the causative of spot blotch in the West Asian region of Russia and Northern Kazakhstan based on virulence traits. The source of inoculum were wheat leaves affected by leaf rust and spot diseases collected in Chelyabinsk and Omsk regions of Russia and in Northern Kazakhstan. Virulence analysis of *P. triticina* using 20 lines with known *Lr* genes demonstrated that all 109 mono-pustule isolates were avirulent to TcLr24. The isolates virulent to TcLr19 were identified only in the Chelyabinsk population. The frequency of isolates virulent to TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr11, TcLr15, TcLr16, TcLr20 and TcLr26 were higher in the Omsk and North Kazakhstan populations, while virulence to TcLr9, in Chelyabinsk. Using 20 TcLr-lines, we identified 27 virulence phenotypes of *P. triticina*: 12 in Omsk, 19 in the Chelyabinsk and 8 in the Kazakhstan populations. Phenotypes TLTR (avirulent to TcLr16, TcLr19, TcLr24, TcLr26), TCTTR (avirulent to TcLr9, TcLr16, TcLr19, TcLr24), TBTR (avirulent to TcLr9, TcLr16, TcLr19, TcLr24, TcLr26) were observed in all populations. Phenotypes TQTTR (avirulent to TcLr19, TcLr24, TcLr26) and TGTTR (avirulent to TcLr9, TcLr19, TcLr24, TcLr26) were common for the Omsk and North Kazakhstan populations, while THPTR (avirulent to TcLr9, TcLr11, TcLr19, TcLr24) and TCTTQ (avirulent to TcLr9, TcLr16, TcLr19, TcLr20, TcLr24) were common for the Omsk and Chelyabinsk populations. There is a high genetic similarity in virulence and phenotypic composition between the Omsk and North Kazakhstan, Omsk and Chelyabinsk populations, and a



p2, p3, p4). 26 фенотипов *P. tritici-repentis* выявлено при анализе вирулентности на 11 сортах-дифференциаторах. Два из них были представлены во всех популяциях; два – в челябинской и североказахстанской; один – в омской и челябинской; остальные были оригинальными. Высокая степень сходства структуры популяций облигатного патогена *P. tritricina* и сапротрофного *P. tritici-repentis* в западно-азиатских областях Российской Федерации и Северном Казахстане указывает на единую эпидемиологическую зону. Наличие общих фенотипов патогенов свидетельствует о возможном генном потоке между изученными популяциями, что следует учитывать при размещении в этих регионах генетически защищенных сортов яровой пшеницы.

Ключевые слова: бурая ржавчина; желтая пятнистость; темно-бурая пятнистость; яровая пшеница; популяции; вирулентность; *Lr*-гены.

moderate similarity between the Chelyabinsk and North Kazakhstan populations. The occurrence of spot blotch was higher in the material collected from the Omsk region and it was not identified in North Kazakhstan material. The isolates of tan spot were identified in all regions. Five races of *P. tritici-repentis* were identified among Chelyabinsk isolates based on toxins produced by the pathogen: race 1 (PtrToxA PtrToxC); race 2 (PtrToxA); race 7 (PtrToxA, PtrToxB), race 8 (PtrToxA, PtrToxB, PtrToxC), and race 4 (does not produce toxins). There were 3 races identified in the Omsk region (1 – 3) in Northern Kazakhstan (1 – 4). In total, 26 phenotypes of *P. tritici-repentis* were identified based on virulence analysis using 11 lines-differentials: two were present in all populations; two, in Chelyabinsk and North Kazakhstan; one, in Omsk and Chelyabinsk, and all the others were original. A high degree of similarity between the obligate pathogen like *P. tritricina* and saprotrophic *P. tritici-repentis* in the West-Asian region of Russia and Northern Kazakhstan demonstrates that this is one epidemiological region across this wheat production area. The presence of common phenotypes indicates a possibility of gene exchange between the populations and this shall be considered while releasing genetically protected wheat varieties.

Key words: leaf rust; tan spot; spot blotch; spring wheat; populations; virulence; *Lr*-genes.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Гультяева Е.И., Коваленко Н.М., Шаманин В.П., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Шайдаюк Е.Л., Моргунов А.И. Структура популяций листовых патогенов яровой пшеницы в западноазиатских регионах России и Северном Казахстане в 2017 г. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(3):363-369. DOI 10.18699/VJ18.372

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Gulytyaeva E.I., Kovalenko N.M., Shamanin V.P., Tyunin V.A., Shreyder E.R., Shaydayuk E.L., Morgunov A.I. Population structure of leaf pathogens of common spring wheat in the West Asian regions of Russia and Northern Kazakhstan in 2017. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(3):363-369. DOI 10.18699/VJ18.372 (in Russian)

Яровая пшеница – основная зерновая культура, выращиваемая на Урале, в Западной Сибири и Северном Казахстане. Поражение листовыми болезнями: бурой и стеблевой ржавчиной, септориозом, желтой и темно-бурой листовыми пятнистостями существенно лимитирует урожайность пшеницы в этих регионах (Койшибаев, 2010; Shamanin et al., 2016; Белан и др., 2017). Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia tritricina* Erikss.) встречается ежегодно с разной степенью развития – от умеренного до эпифитотийного. Заболевание проявляется в фазы флаголиста – колошения–цветения. Стеблевая ржавчина (возбудитель *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.) развивается позднее и превалирует в период созревания зерна (Койшибаев, 2015). Наиболее значимым среди пятнистостей до недавнего времени считался септориоз, вызываемый видом *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvl., Verkley & Crous (= *Septoria nodorum* Berk.) (Санина, Пахолкова, 2002; Койшибаев, 2015). В последнее десятилетие отмечается возрастание вредоносности желтой пятнистости (пиренофороза) (возбудитель *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler) (Михайлова и др., 2010, 2015; Койшибаев, 2015). В полевых условиях симптомы желтой пятнистости нелегко отделить от септориоза, и даже для специалистов это достаточно проблематично. Распространению желтой пятнистости способствует современная щадящая обработка почвы, при которой на ее поверхности остается большое количество растительных остатков, служащих средой для обитания зимующих псевдотециев *P. tritici-repentis* (Михайлова и др., 2010). Основным фактором патогенности *P. tritici-repentis* явля-

ются экзотоксины PtrToxA, PtrToxB, PtrToxC. На листьях чувствительных растений Ptr ToxA индуцирует образование некрозов, PtrToxB и PtrToxC – хлорозов (Lamari et al., 1998). Темно-бурая листовая пятнистость пшеницы (возбудитель *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) Drechsler ex Dastur (= *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker) более значима во влажные и теплые годы (Кузнецова, 1987). Как правило, данные пятнистости появляются в период стеблевания пшеницы и встречаются в комплексе. Более интенсивное их развитие наблюдается в фазы колошения–налива зерна (Койшибаев, 2010).

Для обоснования стратегий генетической защиты пшеницы необходимы популяционные исследования фитопатогенов. Они позволяют охарактеризовать динамику расового состава патогенов, эффективность генов устойчивости у растений-хозяев и оценить влияние выращиваемых сортов пшеницы на изменчивость популяции гриба.

Возбудитель бурой ржавчины пшеницы относится к группе патогенов, наиболее изученных в популяционном аспекте. С использованием признака вирулентности и микросателлитных маркеров показано существование единой популяции *P. tritricina* на территории Западной Сибири, Урала и Казахстана (Михайлова, 2006; Kolmer, Ordoñez, 2007; Kolmer et al., 2015; Гультяева и др., 2017), что следует учитывать при размещении сортов с *Lr*-генами. Ежегодный мониторинг вирулентности популяций *P. tritricina*, проводимый в Челябинском научно-исследовательском институте сельского хозяйства и Омском государственном аграрном университете, позволяет отслеживать динамику

изменчивости возбудителя и корректировать селекционные программы.

Исследования популяций *P. tritici-repentis* в России впервые выполнены Л.А. Михайловой с коллегами (2010, 2015). На основании сведений о частоте вирулентности гриба к специально подобранным сортам пшеницы определено существование нескольких популяций *P. tritici-repentis* в России: северокавказской, северо-западной и западносибирской. Самостоятельный статус *P. tritici-repentis* из Омской области был также подтвержден с использованием микросателлитных маркеров (Мироненко и др., 2016).

О существовании дифференциальных взаимодействий между генотипами растения и изолятами патогена *C. sativus* имеются противоречивые сведения в литературе. Отсутствие сортов-дифференциаторов существенно лимитирует популяционные исследования возбудителя темно-бурой пятнистости по признаку вирулентности (Михайлова и др., 2002). Для оценки распространения этого патогена обычно используется микологический анализ, в результате которого оценивается частота встречаемости изолятов *C. sativus*.

Большинство популяционных исследований возбудителя бурой ржавчины и желтой пятнистости выполнены независимо. Представляло интерес провести комплексный анализ структуры патогенов, отличающихся по типу паразитирования (облигатный и гембиотрофный), с использованием сходного инфекционного материала, собранного в географически отдаленных регионах. Цель работы – характеристика структуры популяций возбудителей бурой ржавчины и желтой пятнистости яровой пшеницы по признакам вирулентности и оценка распространенности возбудителя темно-бурой пятнистости в западноазиатских регионах России и Северном Казахстане в 2017 г.

Материал и методы

Инфекционный материал, представленный пораженными бурой ржавчиной и пятнистостями листьями, собран на посевах пшеницы в Уральском (Челябинская область) и Западно-Сибирском (Омская область) регионах России и Северном Казахстане (Северо-Казахстанская и Акмолинская области) в 2017 г. Развитие бурой ржавчины в этих регионах варьировало от среднего до сильного, пятнистостей – от слабого до умеренного.

В Челябинской области листья собраны с 30 образцов яровой пшеницы, изучаемых на селекционном поле Челябинского НИИ сельского хозяйства; в Омской области – с 40 образцов пшеницы, выращиваемых на опытном поле Омского ГАУ, Черлакском и Павлоградском Государственных сортоучастках. В Казахстане материал собран на производственных посевах в семи точках Северо-Казахстанской области и двух – Акмолинской области.

Урединиоспоровый материал возбудителя бурой ржавчины с сухих листьев был реанимирован на восприимчивом сорте и клонирован. Размножение изолятов для анализа вирулентности проводили с помощью метода лабораторного культивирования гриба. В анализе вирулентности использовали 20 почти изогенных линий Thatcher с генами *Lr* (*TcLr*). По три зерна каждой *TcLr*-линии сеяли в почву. 10–14-дневные проростки (фаза первого листа)

инокулировали суспензией возбудителя (концентрация 10^6 спор/мл) и помещали в камеру искусственного климата (Sanyo, Versatile Environmental Test Chamber) при температуре 22 °C и влажности 75 % (Гультьева, Солодухина, 2008). Учет проводили на 10-й день после заражения по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (1926), где 0 – отсутствие симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза; 4 – крупные пустулы без некроза; X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения с типом реакции 0–2 относили к устойчивым, 3–4 и X – к восприимчивым.

Набор дифференциаторов, представленный 20 почти изогенными *TcLr*-линиями, использовали для изучения структуры популяций возбудителя бурой ржавчины. Для обозначения фенотипов вирулентности применяли североамериканскую номенклатуру (Long, Kolmer, 1989) и следующий порядок *TcLr*-линий: 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*. Первые три группы соответствовали классическому набору (Long, Kolmer, 1989), широко используемому во всем мире при изучении популяций *P. triticina* (Kolmer, Ordoñez, 2007; Kolmer et al., 2015). В другие две группы включены *TcLr*-линии, актуальные для дифференциации российских популяций патогена (Гультьева и др., 2017). Буквенный код фенотипа, частоты вирулентности и индексы внутрипопуляционного разнообразия Нея (Hs) и Шеннона (Sh) определяли с помощью пакета программ Virulence Analysis Tool (VAT) (Kosman et al., 2008).

Для исследования возбудителей желтой и темно-бурой пятнистостей из пластинок листа вырезали сегменты, на которых располагались одно инфекционное пятно и прилегающий к нему участок зеленой ткани, и помещали на питательную среду V4 (Михайлова и др., 2012). В течение трех дней чашки инкубировали в термостате под УФ-лампами (ЛЭ-30) при температуре 20–22 °C и для стимуляции образования конидий *P. tritici-repentis* переносили в холодильник на одни сутки (температура 5–8 °C). Показатель частоты колоний грибов *P. tritici-repentis* и *C. sativus* в изученных географических популяциях применяли в качестве критерия распространения этих возбудителей.

Размножение культуры гриба *P. tritici-repentis* выполняли по методике Л.А. Михайловой с коллегами (2012). Анализ вирулентности проводили с помощью метода отрезков листьев, помещенных в раствор бензимидазола (0.004 %).

Расовую принадлежность, выявляемую по способности изолятов *P. tritici-repentis* к образованию токсинов Ptr ToxA, Ptr ToxB и Ptr ToxC, определяли с помощью инокуляции сорта Glenlea, линий 6B662 и 6B365 – по наличию некротических и хлоротических пятен на листьях пшеницы (Lamari, Bernier, 1989; Lamari et al., 1998).

Вирулентность изолятов *P. tritici-repentis* изучали с использованием набора сортов-дифференциаторов: Allies (Франция); Norin 58, Satsukei86, Hokkai 252, Komadi 3 (Япония); Riley 67, Clark (США); Asiago (Италия); Salamouni (Египет); M3 (Канада), отобранных по способ-

ности дифференцировать изоляты *P. tritici-repentis* по типу инфекции. Тип инфекции, вызываемый изолятами, оценивали по пятибалльной шкале, соответствующей величине некротических пятен и хлорозов, согласно работе Л.А. Михайловой с коллегами (2012). Сравнение образцов популяций по признаку вирулентности проводили по показателю среднего балла инфекции на изолятах (отношение сумм баллов, проявляемых изолятами на сортах-дифференциаторах, к числу изолятов). Для определения фенотипов использовали только показатель оценки некротической реакции, поскольку он характеризует результат воздействия одного (Ptr ToxA), а не двух токсинов, как в случае хлоротической реакции, когда проявляются два независимых признака, одинаковых по фенотипу (Михайлова и др., 2010). Результаты оценки вирулентности изолятов *P. tritici-repentis* представляли в виде бинарной матрицы: 1 – вирулентность (баллы 3–5), 0 – авирулентность (баллы 0–2).

Степень генетического сходства по признаку вирулентности между омскими, челябинскими и североказахстанскими популяциями *P. triticea* и *P. tritici-repentis* оценивали по индексам Нея (Nei genetic distance, Nei D) и Fst в пакете программ GenAlEx (Genetic analysis in Excel, 6.5 <http://biology.anu.edu.au/GenAlEx>).

Результаты и обсуждение

В популяционных исследованиях возбудителя бурой ржавчины изучено 109 монопустульных изолятов: 30 челябинских, 45 омских и 34 североказахстанских.

Анализ вирулентности на 20 линиях-дифференциаторах показал, что все изученные монопустульные изоляты были авирулентны к TcLr24. Изоляты, вирулентные к TcLr19, выявлены в челябинской популяции. Частоты вирулентных изолятов к TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr11, TcLr15, TcLr16, TcLr20 и TcLr26 были выше в омской и североказахстанской популяциях, а к TcLr9 – в челябинской (табл. 1). Высокая вирулентность к гену Lr9 в образцах челябинской популяции относительно других изученных популяций обусловлена широкой представленностью (10 %) в инфекционном материале сортов с этим геном (в омской – 3 %).

Высокая эффективность гена Lr24 в регионах Российской Федерации обусловлена отсутствием в районировании сортов с этим геном. Тем не менее в настоящее время доноры гена Lr24 используются в селекции в России (Тюнин и др., 2017). Мировая практика выращивания сортов с геном Lr24 показывает, что при массовом их возделывании достаточно быстро появляются вирулентные расы и ген теряет свою эффективность. Вирулентность к Lr24 встречается в популяциях *P. triticea* на Североамериканском континенте и в Австралии, где широко выращиваются сорта пшеницы, защищенные данным геном (McIntosh et al., 1995).

Изоляты, вирулентные к гену Lr19, отмечены только в челябинской популяции и выделены с линии, защищенной данным геном. При этом они не выявлены на образцах пшеницы, несущих сочетание генов Lr19 и Lr26, например на сортах Омская 37 и Омская 38. Вирулентность к гену Lr19 чаще отмечается в Поволжье, где массово возделываются сорта с этим геном, но может

встречаться и в других регионах (Коваленко и др., 2012; Тюнин и др., 2017). Все проанализированные изоляты *P. triticea*, вирулентные к TcLr19, были авирулентны к TcLr26. Аналогичную картину наблюдали для изолятов, вирулентных к TcLr9. Увеличение в районировании числа сортов пшеницы с геном Lr9, которые служат мощными накопителями инфекции, обуславливает динамику роста частот изолятов, вирулентных к гену Lr9, в западноазиатских регионах России (Мешкова и др., 2012; Тюнин и др., 2017). Для стабилизации фитосанитарной ситуации в Уральском и Западно-Сибирском регионах может быть предложена стратегия пирамидирования генов Lr9 и Lr19 с Lr26 и другими Lr-генами, эффективное сочетание которых будет способствовать продлению срока «полезной жизни» новых сортов.

С использованием 20 TcLr-линий определено 27 фенотипов вирулентности (12 в омской, 19 в челябинской и 8 в казахстанской популяциях) (табл. 2). Фенотипы TLTR, TCTTR и ТВТTR встречались во всех изученных популяциях. Фенотипы TQTTR и TGTTR были общими в омской и североказахстанской популяциях, а THPTR и TCTTQ – в омской и челябинской. Высокая степень сходства по фенотипам вирулентности свидетельствует о наличии генного потока между популяциями патогена на изученной территории в 2017 г. В целом не выявлено существенного изменения в фенотипическом составе омских и челябинских популяций в 2017 г. по сравнению с периодом 2014–2016 гг. (Тюнин и др., 2017).

Анализ омской и челябинской популяций *P. triticea* на одинаковых образцах яровой пшеницы показал их идентичность по вирулентности на восприимчивых сортах Памяти Азиева, Омская 35, Саратовская 29 и линии Лютеценс 857. Существенные различия по вирулентности между этими популяциями наблюдали на образцах пшеницы: Лютеценс 1103 (на линиях с генами Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr15, Lr16), Лютеценс KS14/09-2 (Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr11, Lr15, Lr20), Дуэт (Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr11, Lr15, Lr16, Lr20) и умеренные на образцах: Новосибирская 16, Лютеценс 37-17, Эритроспермум 1119 (Lr16), Столыпинская 2, ГВК 2127 (Lr16, Lr20), ОмГАУ 100 (Lr11), Тюменочка (Lr11, Lr20) и Элемент 22 (Lr11, Lr16).

Индексы Нея (N_s) и Шеннона (Sh), характеризующие внутривидовое генетическое разнообразие, показали, что челябинская популяция была более гетерогенная по вирулентности ($N_s = 0.21$) и фенотипическому составу (Sh = 0.82) по сравнению с омской и североказахстанской ($N_s = 0.09$ и 0.06 ; Sh = 0.51 и 0.49 соответственно).

Индекс генетических расстояний Нея (N) указывал на высокое сходство омской популяции с североказахстанской (N = 0.03) и челябинской (N = 0.05) и умеренное между челябинской и североказахстанской (N = 0.13). Полученные в 2017 г. сведения не выявили изменений в структуре изученных популяций по сравнению с предыдущим периодом (Коваленко и др., 2012; Гультяева и др., 2017; Тюнин и др., 2017).

Для популяционных исследований *P. tritici-repentis* и *C. sativus* использовали листья пшеницы с характерными визуальными симптомами изучаемых болезней. В Челябинской области инфекционным материалом служили девять сортов пшеницы: Уральская кукушка, Челяба ран-

Таблица 1. Частоты изолятов, вирулентных к линиям Thatcher, в челябинской, омской и североказахстанской популяциях *P. triticina* в 2017 г. (%)

Тестерная линия	Популяция <i>P. triticina</i>		
	омская	челябинская	североказахстанская
RL6064 TcLr24	0	0	0
RL6016 TcLr2a	95±0.03	60±0.09	100
RL6019 TcLr2b	95±0.03	70±0.08	100
RL6047 TcLr2c	95±0.03	70±0.08	100
RL6010 TcLr9	10±0.05	43.3±0.09	14.7±0.06
RL6053 TcLr11	80±0.06	70±0.08	100
RL6052 TcLr15	95±0.03	60±0.09	100
RL6005 TcLr16	72.5±0.07	43.3±0.09	67.6±0.08
RL6040 TcLr19	0	3.3±0.03	0
RL6092 TcLr20	92.5±0.04	53.3±0.09	100
RL6078 TcLr26	80±0.06	50±0.09	55.9±0.08
RL6003 TcLr1, RL6002 TcLr3a, RL6042 TcLr3bg, RL6007 TcLr3ka, RL6013 TcLr14a, RL6006 TcLr14b, RL6008 TcLr17, RL6009 TcLr18, RL6049 TcLr30	100	100	100

Таблица 2. Фенотипический состав *P. triticina* в западноазиатских областях России и Северном Казахстане в 2017 г. (%)

Фенотип	Авирулентность к TcLr-линиям	Популяция <i>P. triticina</i>		
		омская	челябинская	североказахстанская
TRTTR	19, 24	0	0	2.9
TRPTR	11, 19, 24	2.5	0	0
TQTTR	19, 24, 26	2.5	0	5.9
TQTTQ	19, 20, 24, 26	0	3.3	0
TMTTR	16, 19, 24	0	0	2.9
TLTTR	16, 19, 24, 26	2.5	10	2.9
TLPTQ	11, 16, 19, 20, 24, 26	2.5	0	0
THTTR	9, 19, 24	45	10	35.3
THTTQ	9, 19, 20, 24	0	10	0
THPTR	9, 11, 19, 24	12.5	3.3	0
THPTQ	9, 11, 19, 20, 24	0	3.3	0
TGTTTR	9, 19, 24, 26	5	0	23.5
TCTTR	9, 16, 19, 24	12.5	13.3	14.7
TCTTQ	9, 16, 19, 20, 24	5	3.3	0
TBTTR	9, 16, 19, 24, 26	5	3.3	11.8
PLPTG	2a, 11, 15, 16, 19, 20, 24, 26	0	3.3	0
PHPTG	2a, 9, 11, 15, 19, 20, 24	0	3.3	0
PCPTG	2a, 9, 11, 15, 16, 19, 20, 24	0	3.3	0
MQTKG	2a, 2b, 2c, 15, 19, 20, 24, 26	0	3.3	0
MQPKH	2a, 2b, 2c, 11, 15, 19, 24, 26	0	3.3	0
MQPKG	2a, 2b, 2c, 11, 15, 19, 20, 24, 26	0	3.3	0
MLTKH	2a, 2b, 2c, 15, 16, 19, 24, 26	0	6.7	0
MLTKG	2a, 2b, 2c, 15, 16, 19, 20, 24, 26	0	3.3	0
MLPKG	2a, 2b, 2c, 11, 15, 16, 19, 20, 24, 26	0	6.7	0
MHPKH	2a, 2b, 2c, 9, 11, 15, 19, 24	2.5	0	0
MGTKH	2a, 2b, 2c, 9, 15, 19, 24, 26	2.5	0	0
MBTKK	2a, 2b, 2c, 9, 15, 16, 24, 26	0	3.3	0

Таблица 3. Расы *P. tritici-repentis*, идентифицированные по признаку токсинообразования в западноазиатских областях России и Северном Казахстане в 2017 г. (%)

Раса	Токсин	Популяция <i>P. tritici-repentis</i>		
		омская	челябинская	североказахстанская
1	PtrToxA, PtrToxC	50	26	48
2	PtrToxA	37	53	26
3	PtrToxC	13	0	11
4	Не образует токсины	0	5	15
7	PtrToxA, PtrToxB	0	5	0
8	PtrToxA, PtrToxB, PtrToxC	0	11	0

няя, Эритроспермум 59, Искра, Россиянка, Изумрудная, Астана 2, Тюменочка, Терция; в Омской области – 8: Памяти Азиева, Сibaковская юбилейная, ОмГАУ 90, Черныява 13, Уралосибирская, Дуэт, Грани и Катюша. В образцах листьев из Северо-Казахстанской области пятнистости отмечены в шести пробах.

Всего изучено 466 инфекционных проб (сегменты листьев с отдельными пятнами): 125 омских, 215 челябинских, 126 североказахстанских. Встречаемость изолятов *S. sativus* в омских образцах инфекции составляла 12 %; *P. tritici-repentis* 14 %; в челябинских 3 и 25 %; в североказахстанских 0 и 43 % соответственно. Таким образом, представленность возбудителя темно-бурой пятнистости в Омской области была выше, чем в Челябинской. В североказахстанских образцах листьев *S. sativus* не наблюдали. Возбудитель *P. tritici-repentis* отмечен во всех регионах. Частота изолятов *P. tritici-repentis* была выше в североказахстанских и челябинских образцах инфекции и ниже в омских.

Для анализа структуры по признаку вирулентности и токсинообразованию было использовано 19 челябинских, 8 омских и 27 североказахстанских изолятов *P. tritici-repentis*. Расы *P. tritici-repentis*, идентифицированные в трех изученных популяциях по признаку токсинообразования, представлены в табл. 3. В образцах челябинской популяции выявлено 5 рас, омской – 3, североказахстанской – 4.

Расовый состав омских изолятов *P. tritici-repentis* в 2017 г. характеризовался более высоким разнообразием по сравнению с 2007 г., когда было обнаружено две расы: 2 и 7 (Михайлова и др., 2010). Расы 1 – 4 *P. tritici-repentis*, доминирующие в изученных популяциях, относятся к группе широко распространенных также и в других российских регионах (центрально-европейских и северокавказских) (Михайлова и др., 2010, 2012).

В целом отмечена высокая встречаемость изолятов, образующих PtrToxA (87–95 %) (см. табл. 3), что указывает на потенциальную вредоносность желтой пятнистости на территории Западно-Сибирского и Уральского регионов России и Северного Казахстана.

При анализе вирулентности на 11 сортах-дифференциаторах (по признаку некроза) выявлено 26 фенотипов *P. tritici-repentis*. Два из них встречались во все регионах, два были общими для челябинской и североказахстанской популяций, один – для омской и челябинской. 47 % челябинских и 33 % североказахстанских изолятов представлены уникальными фенотипами. Наличие общих

фенотипов в изученных популяциях указывает на возможный генный поток. Считается, что микроэволюционные изменения в популяциях возбудителя желтой пятнистости пшеницы при заселении новых территорий происходят в направлении расширения генетического разнообразия и усиления вирулентности по сравнению с популяциями, обитающими на освоенных территориях (Михайлова и др., 2010). При изучении выборок изолятов по вирулентности к 11 сортам пшеницы набора дифференциаторов определено, что во всех коллекциях значения среднего типа инфекции были близкими (челябинские 1.69 (некроз)–1.71 (хлороз); омские 1.47–1.84; 1.71–1.55).

Значения индексов генетических расстояний Нея и Fst между челябинскими, омскими и североказахстанскими изолятами *P. tritici-repentis* по признаку вирулентности указывали на высокое сходство между ними ($N = 0.02–0.05$; $Fst = 0.03–0.12$). Это свидетельствует о наличии общей эпифитотийной зоны *P. tritici-repentis* на изученной территории.

Популяционный анализ потенциально опасных патогенов пшеницы *P. triticea* и *P. tritici-repentis*, различающихся по типу паразитирования (облигатный и гемибиситрофный), выявил сходство их структуры в западноазиатских регионах Российской Федерации и Северном Казахстане. Полученные сведения следует учитывать при территориальном размещении генетически защищенных сортов в этих регионах. Изучение новых сортов должно проводиться с учетом их устойчивости не только к местным популяциям патогена, преобладающим в определенном регионе, но и к тем расам, которые могут появиться в популяции вследствие возможного воздушного заноса из соседних регионов. Такая система изучения сортов используется в программах сотрудничества Казахстанско-Сибирской сети по улучшению яровой пшеницы (КАСИБ). Лучший селекционный материал ежегодно испытывается в различных экологических условиях (Поволжье, Урал, Западная Сибирь и Казахстан). Мониторинг вирулентности патогенов позволяет скоординировать стратегии размещения новых сортов в изученных регионах, увеличить сроки их «полезной жизни» и улучшить экологическую обстановку на посевах пшеницы.

Благодарности

Все популяционные исследования возбудителя бурой ржавчины проведены в рамках Государственного задания ФАНО России (проект № 0665-2018-0002). Анализ воз-

будителей желтой и темно-бурой пятнистостей выполнен в рамках проекта РФФИ № 18-04-00128. Сбор инфекционных образцов пшеницы и фитопатологические оценки в Омской области проведены при финансовой поддержке РНФ (проект № 16-16-10005).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Белан И.А., Россеева Л.П., Мешкова Л.В., Блохина Н.П., Першина Л.А., Трубочеева Н.В. Создание сортов мягкой пшеницы, устойчивых к грибным заболеваниям, для условий Западной Сибири и Урала. Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2017;1(147):5-14.
- Гуляева Е.И., Аристов М.К., Шайдаюк Е.Л., Мироненко Н.В., Казарцев И.А., Ахметова А., Косман Е. Генетическая дифференциация *Puccinia triticina* Erikss. на территории России. Генетика. 2017;53(9):1053-1060. DOI 10.7868/S0016675817070037.
- Гуляева Е.И., Солодухина О.В. Ржавчинные болезни зерновых культур. Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. М., 2008;5-31.
- Коваленко Е.Д., Жемчужина А.И., Киселева М.И., Коломиец Т.М., Лапочкина И.Ф., Худокормова Ж.Н., Боккельман Х. Современное состояние популяций возбудителя бурой ржавчины и создание генбанка источников и доноров устойчивости пшеницы. Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика. Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Большие Вяземы, Московская обл. 17-20 июля. 2012;69-80.
- Койшибаев М. Распространение и развитие желтой пятнистости пшеницы в Казахстане. Микология и фитопатология. 2010;45(2):177-186.
- Койшибаев М. Динамика развития видов ржавчины и септориоза и защита пшеницы от них. Защита и карантин растений. 2015;9:21-25.
- Кузнецова Т.Т. Видовой состав болезней зерновых культур в Западной Сибири. Науч.-техн. бюл. ВАСХНИЛ Сиб. отд-ние. СибНИИЗХим. 1987;2:50-52.
- Мешкова Л.В., Россеева Л.П., Коренюк Е.А., Белан И.А. Динамика распространения патотипа возбудителя бурой ржавчины пшеницы, вирулентного к сортам с геном *Lr9* в Омской области. Микология и фитопатология. 2012;46(6):397-400.
- Мироненко Н.В., Баранова О.А., Коваленко Н.М., Михайлова Л.А., Россеева Л.П. Генетическая структура популяций *Pyrenophora tritici-repentis* по микросателлитным маркерам на территории России. Генетика. 2016;52(8):885-895.
- Михайлова Л.А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы. Под ред. акад. РАСХН М.М. Левитина. СПб.: ВИЗР, 2006.
- Михайлова Л.А., Гоголева С.Г., Гуляева Е.И. Взаимодействие штаммов *Bipolaris sorokiniana* и образцов пшеницы. Микология и фитопатология. 2002;36(2):63-66.
- Михайлова Л.А., Коваленко Н.М., Мироненко Н.В., Россеева Л.П. Популяции *Pyrenophora tritici-repentis* на территории России. Микология и фитопатология. 2015;49(4):257-261.
- Михайлова Л.А., Мироненко Н.В., Коваленко Н.М. Желтая пятнистость пшеницы. Методические указания по изучению популяций возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* и устойчивости сортов. СПб.:ВИЗР, 2012.
- Михайлова Л.А., Тернюк И.Г., Мироненко Н.В. Характеристика популяций *Pyrenophora tritici-repentis* по признаку вирулентности. Микология и фитопатология. 2010;44(3):263-272.
- Санина А.А., Пахолкова Е.В. Видовая структура возбудителей септориоза пшеницы в различных регионах России. Современная микология в России. Первый съезд микологов в России. Москва, 11-13 апреля 2002 г. Сб. трудов 1-го съезда микологов России, М., 2002;(Разд. 7);221.
- Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Гуляева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Характеристика вирулентности популяций *Puccinia triticina* и перспективы использования генов *Lr24*, *Lr25*, *LrSp* в селекции яровой мягкой пшеницы на Южном Урале. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(5):523-529. DOI 10.18699/VJ17.269.
- Kolmer J.A., K Abdulova M.G., Mustafina M.A., Zhemchuzhina N.S., Dubovoy V. Russian populations of *Puccinia triticina* in distant regions are not differentiated for virulence and molecular genotype. Plant Pathol. 2015;64(2):328-336. DOI 0.1111/ppa.12248.
- Kolmer J.A., Ordoñez M.E. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* populations in Central Asia and the Caucasus. Phytopathology. 2007;97:1141-1149. DOI 10.1094/PHYTO-97-9-1141.
- Kosman E., Dinooor A., Herrmann A., Schachtel G.A. Virulence Analysis Tool (VAT). User Manual. 2008. <http://www.tau.ac.il/lifesci/departments/plants/members/kosman/VAT.html>
- Lamari L., Bernier C.C. Toxin of *Pyrenophora tritici-repentis*: host-specificity, significance in disease, and inheritance of host-reaction. Phytopathology. 1989;79:740-744. DOI 10.1094/Phyto-79-740.
- Lamari L., Gilbert J., Tekauz A. Race differentiation in *Pyrenophora tritici-repentis* and survey of physiologic variation in western Canada. Can. J. Plant Pathol. 1998;20:396-400. DOI 10.1080/0706069809500410.
- Long D.L., Kolmer J.A. North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Phytopathology. 1989;79:525-529.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat; *Puccinia triticina* Erikss. Phytopathology. 1926;16:89-120.
- McIntosh R.A., Wellings C., Park R.F. Wheat Rusts: an Atlas of Resistance Genes. London: Kluwer Academic Publishers, 1995.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Y., Olivera P., Morgounov A. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. Euphytica. 2016;212(2):287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0.