

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»

На правах рукописи

Гультяева
Елена Ивановна

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *PUCCINIA TRITICINA*
В РОССИИ И ЕЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОД ВЛИЯНИЕМ
РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА

Шифр и наименование специальности
03.02.12 - микология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
Левитин Марк Михайлович
доктор биологических наук, профессор,
академик РАН

Пушкин-Санкт-Петербург, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ В РОССИИ И ЗА РУБЕЖОМ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	15
1.1 Биологические особенности <i>Puccinia triticina</i>	16
1.2 Исследования структуры <i>Puccinia triticina</i> по признаку вирулентности.....	18
1.3 Исследования структуры <i>Puccinia triticina</i> по изозимным спектрам.....	45
1.4 Исследования структуры популяций <i>Puccinia triticina</i> по ДНК-полиморфизму	45
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	
2.1 Материал исследований.....	58
2.2 Методы изучения популяций <i>Puccinia triticina</i>	
2.2.1 Анализ вирулентности	60
2.2.2 Анализ ДНК полиморфизма популяций <i>Puccinia triticina</i>	61
2.2.2.1 RAPD-анализ.....	63
2.2.2.2 Анализ полиморфизма микросателлитных локусов.....	64
2.2.2.3 SNP-анализ (анализ олигонуклеотидного полиморфизма).....	66
2.2.3 Статистическая обработка результатов популяционных исследований	68
2.3. Изучение влияния сортов пшеницы на изменчивость популяций <i>Puccinia triticina</i>	
2.3.1 Фитопатологические методы оценки устойчивости пшеницы.....	70
2.3.2 Использование ДНК-маркеров для идентификации <i>Lr</i> -генов у сортов пшеницы.....	71
2.3.2.1 Подбор ПЦР маркера для идентификации гена <i>LrAg</i>	73
2.3.3 Мониторинг эффективности устойчивости <i>TcLr</i> -линий в условиях Северо-Запада.....	76
ГЛАВА 3. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ НА МЯГКОЙ ПШЕНИЦЕ В РОССИИ ПО ФЕНОТИПИЧЕСКОМУ СОСТАВУ.....	77
3.1 Динамика фенотипического состава <i>Puccinia triticina</i> в центрально-европейских регионах России.....	78
3.2 Динамика фенотипического состава <i>Puccinia triticina</i> в Поволжье.....	83
3.3 Динамика фенотипического состава <i>Puccinia triticina</i> в	

Северокавказском регионе	90
3.4 Динамика фенотипического состава <i>Puccinia triticina</i> в западноазиатских регионах РФ	94
3.5 Динамика фенотипического состава <i>Puccinia triticina</i> в России в 2001-2017 гг	99
ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ НА МЯГКОЙ ПШЕНИЦЕ ПО ДНК ПОЛИМОРФИЗМУ	
4.1 Исследования <i>Puccinia triticina</i> по RAPD и УП ПЦР полиморфизмам.....	106
4.2 Полиморфизм популяций <i>Puccinia triticina</i> по микросателлитным маркерам.....	118
ГЛАВА 5. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ <i>Puccinia triticina</i> НА ВИДАХ ПШЕНИЦЫ И ЭГИЛОПСОВ.	126
5.1 Полиморфизм <i>Puccinia triticina</i> на видах <i>Triticum</i> и <i>Aegilops</i> по вирулентности.....	128
5.2 Полиморфизм <i>Puccinia triticina</i> на видах <i>Triticum</i> и <i>Aegilops</i> по микросателлитным локусам.....	141
5.3 Полиморфизм дагестанских изолятов <i>Puccinia triticina</i> , выделенных с видов родичей, по SNP-маркерам.....	150
ГЛАВА 6. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОССИЙСКИХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ВОЗБУДИТЕЛЮ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ.	154
6.1 Характеристика сортов, включенных в Государственной реестр селекционных достижений, по устойчивости к возбудителю бурой ржавчины.....	156
6.2. Генетическое разнообразие сортов пшеницы, рекомендуемых для выращивания в РФ.....	159
6.3 Молекулярные подходы в идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине.....	168
ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ ВЫРАЩИВАЕМЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ <i>Puccinia triticina</i> ПО ВИРУЛЕНТНОСТИ.	179
7.1 Динамика вирулентности <i>Puccinia triticina</i> в европейской части России.....	179
7.2 Динамика вирулентности <i>Puccinia triticina</i> в Поволжье.....	183

7.3 Динамика вирулентности <i>Puccinia triticina</i> в Северокавказском регионе.....	184
7.3.1 Многолетние исследования дагестанской популяции.....	187
7.4 Динамика вирулентности <i>Puccinia triticina</i> в Уральском регионе.....	192
7.5 Динамика вирулентности <i>Puccinia triticina</i> в Западно-Сибирском регионе.....	193
7.6 Динамика вирулентности <i>Puccinia triticina</i> в регионах РФ в 2001-2017 гг.....	199
7.7 Мониторинг эффективности <i>Lr</i> -генов в полевых условиях Северо-Запада	208
ГЛАВА 8. ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В РОССИЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>Puccinia triticina</i> (ЗАКЛЮЧЕНИЕ).....	212
ВЫВОДЫ.....	224
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	227
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	277
Приложение А.....	278
Приложение Б.....	284
Приложение В.....	304

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Бурая ржавчина (возбудитель гриб *Puccinia triticina* Erikss.) – распространенное и значимое заболевание пшеницы в России (Санин, 2010). Вредоносность ее варьирует по годам и регионам. Использование устойчивых сортов – экологически безопасный способ защиты пшеницы от болезни. Управление генетической защитой невозможно без проведения популяционных исследований паразита.

Среди фитопатогенов *P. triticina* характеризуется длительным периодом популяционных исследований. Мониторинг расового состава популяций в б. СССР проводится с 1930 г. (Рашевская, Барменков, 1935; Барменков, 1938). В 1950-1970 годы отмечено несколько существенных изменений в расовом составе патогена (Шопина, 1959, 1969; Федорова, 1966; Сорокина, Соломатин, 1975; Воронкова, 1975; Санин, 1975). Все они были обусловлены сменой сортимента пшеницы. В 1980-2000 гг. на территории СНГ зафиксировано существование нескольких географических популяций патогена: европейской, азиатской и кавказской (Аманов, 1984; Михайлова, Васильев, 1985; Михайлова, Тырышкин, 1989; Сорокина и др., 1990; Михайлова, 1995, 1996 Коваленко и др., 2012). Поволжье было выделено, как пограничная зона, где наблюдалось совмещение азиатской и европейской популяций гриба.

До недавнего времени вирулентность являлась единственным признаком для характеристики *P. triticina*. Молекулярные маркеры (RAPD, AFLP и SSR) в популяционных исследованиях *P. triticina* начали применять с середины 1990 гг. (Kolmer et al., 1995; Kolmer, Liu, 2000; Park et al. 2000; Duan et al., 2003; Szabo, Kolmer, 2007). С их использованием изучена структура популяций *P. triticina* на Северо- и Южноамериканском континентах, в Западной Европе, в странах Ближнего Востока, Центральной Азии и Северного Кавказа (Kolmer, Ordoñez, 2007; Ordoñez et al., 2010; Kolmer et al., 2011, 2013). Полиморфизм микросателлитных локусов у российских популяций *P. triticina*, собранных в европейских и западноазиатских регионах в 2006-2010 гг., был охарактеризован в

лаборатории болезней зерновых культур (Cereal Diseases Laboratory) в США (Kolmer et al., 2015). В этих исследованиях не выявлено дифференциации популяций на группы по географическому происхождению (Михайлова, Васильев, 1985; Сорокина и др., 1990; Михайлова, 1996; Kovalenko et al., 2010; Коваленко и др., 2012). Показано существование единой популяции патогена, в которой определено две группы изолятов, распространенных по всей территории РФ. В связи с этим представлялось актуальным уточнить молекулярно-генетическую структуру современных популяций *P. triticina*.

Наряду с мягкой пшеницей возбудитель бурой ржавчины поражает другие культурные и дикие злаки из родов *Triticum*, *Aegilops*, *Elymus*, *Agropyron* и др. Показано, что коэволюция *P. triticina* и его растений-хозяев в процессе доместики пшениц предопределила генетическую дивергенцию патогена (Liu et al., 2014). Определены существенные различия между изолятами, поражающими *Ae. speltoides*, твердую и мягкую пшеницу (Ordoñez, Kolmer, 2007; Liu et al., 2014). Для популяций *P. triticina* на других видах-хозяевах такие исследования не проводились.

Степень разработанности темы. Анализ литературы, посвященной данной проблеме, указывает на высокую актуальность популяционно-генетических исследований *P. triticina*. Это обусловлено тем, что возбудитель бурой ржавчины пшеницы характеризуется высоким эволюционным потенциалом и достаточно быстро преодолевает генетическую устойчивость растений. Ежегодный анализ популяций патогена позволяет оценить динамику их изменчивости, охарактеризовать эффективность генов устойчивости и выявить патотипы с новым спектром вирулентности. В последние десятилетия наблюдается очевидный прогресс в селекции и создании новых сортов мягкой пшеницы в России (Тюнин, Шрейдер, 2010; Беспалова и др., 2017). В свою очередь это требует более внимательного отношения к возможным изменениям в структуре популяций возбудителя.

Цель работы – охарактеризовать генетическую структуру популяций возбудителя бурой ржавчины на территории России и оценить влияние растений-хозяев на ее изменчивость.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить структуру популяций возбудителя бурой ржавчины на мягкой пшенице по признаку вирулентности.
2. Изучить полиморфизм популяций возбудителя бурой ржавчины на мягкой пшенице по молекулярным маркерам (RAPD, УП-ПЦР, SSR).
3. Охарактеризовать молекулярно-генетическую структуру *P. triticina* на видах-родичах пшеницы.
4. Оценить генетическое разнообразие современных российских сортов мягкой пшеницы по устойчивости к возбудителю бурой ржавчины и определить их влияние на изменчивость популяций патогена.
5. Охарактеризовать микроэволюционные процессы в популяциях *P. triticina* в 2001-2017 гг.

Научная новизна исследований

В данной работе с привлечением анализа вирулентности и молекулярных маркеров проведено исследование полиморфизма популяций *P. triticina* при развитии на мягкой пшенице и видах-родичах.

Результаты молекулярного анализа в комплексе с вирулентностью позволили выявить особенности микроэволюционных процессов в популяциях фитопатогенного гриба *P. triticina*, паразитирующих на мягкой пшенице, в частности охарактеризовать структуру и механизмы их изменчивости, уточнить ареалы и миграцию спор.

Впервые охарактеризован молекулярно-генетический полиморфизм дагестанских изолятов *P. triticina* на видах-родичах пшеницы. Определена существенная внутривидовая дифференциация патогена на растениях разной ploидности. Подтверждено, что изменчивость, основанная на действии отбора против определенных аллельных комбинаций, является основополагающей при

формировании состава популяций гриба. Эти изменения затрагивают не только генетические механизмы вирулентности патогена, но и полиморфизм микросателлитных локусов.

Впервые в России для оценки филогенетического родства между изолятами, полученными с разных видов-хозяев ржавчины, использован анализ олигонуклеотидного полиморфизма (SNP). Оптимизированы методические подходы проведения анализа молекулярного полиморфизма *P. triticina* с использованием RAPD, УП ПРЦ, SSR и SNP маркеров. Показана перспективность использования разных типов маркеров для популяционных исследований возбудителя бурой ржавчины.

Исследования сортов мягкой пшеницы, возделываемых в РФ, по устойчивости к возбудителю бурой ржавчины и генетическому контролю позволили охарактеризовать их влияние на изменчивость популяций патогена. Оценена представленность сортов пшеницы с разными типами устойчивости к бурой ржавчине в регионах РФ. Определена эффективность ювенильных *Lr*-генов в РФ, а также выявлены эффективные сочетания *Lr*-генов, перспективные для использования в селекции. В фазе взрослых растений охарактеризована многолетняя динамика эффективности устойчивости 55 *TcLr*-линий в условиях Северо-Запада.

В результате комплексных многолетних исследований (2001-2017 гг.) охарактеризованы микроэволюционные процессы в популяциях возбудителя бурой ржавчины на территории РФ.

Теоретическое значение работы

Результаты исследований представляют ценность как для теоретического понимания внутривидовой структуры и микроэволюции биотрофного гриба *P. triticina*, так и для селекции злаков на устойчивость к бурой ржавчине. Использование молекулярных маркеров позволило получить новые сведения о структуре популяций данного патогена и уточнить характер распределения их в пространстве

Данная работа является продолжением многолетнего популяционного анализа *P. triticina*, проводимого в ВИЗР. Сравнение результатов исследований 2001-2017 гг. с полученными ранее позволили охарактеризовать популяции *P. triticina* по признаку вирулентности в ретроспективе (за 40-летний период). Перманентный анализ популяций в течение длительного периода позволил выявить дискретные изменения в структуре региональных популяций *P. triticina*. Использование молекулярных подходов существенно дополнило результаты анализа вирулентности и позволило уточнить микроэволюционные процессы, произошедшие в популяции.

Изучение районированных сортов пшеницы (по устойчивости к бурой ржавчине и генетическому разнообразию) позволило уточнить их влияние на изменчивость популяций патогена. Оценена представленность в регионах РФ устойчивых сортов, характеризующихся разным типом устойчивости к бурой ржавчине. Охарактеризовано распространение *Lr*-генов среди сортов мягкой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений. Проведена валидация молекулярных маркеров *Lr*-генов и отобраны наиболее информативные из них для маркер вспомогательной селекции (MAS).

Практическая значимость работы

Результаты исследований микроэволюционных процессов в популяциях *P. triticina* и представленности *Lr*-генов в сортах пшеницы являются основанием для рационального использования доноров специфической устойчивости и сортов, полученных с использованием этих доноров в пространстве и во времени.

Эффективные *Lr*-гены и сочетания генов, повышающие уровень устойчивости, могут быть рекомендованы для практической селекции. Их успешному использованию в селекции способствует наличие высокоинформативных молекулярных маркеров. Даны рекомендации по использованию молекулярных маркеров, выполненные в виде методического руководства. Данные исследования автора отмечены двумя дипломами РАСХН за лучшую завершённую научную разработку 2009 года «Молекулярные подходы в

идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине у российских сортов пшеницы» и за лучшую завершённую научную разработку 2012 г. «Листовые болезни пшеницы, методы изучения популяций их возбудителей и идентификация генов устойчивости к желтой пятнистости и бурой ржавчине».

С использованием молекулярных маркеров проведен скрининг обширного селекционного материала на наличие *Lr*-генов, в результате которого отобраны перспективные генотипы пшеницы, несущие эффективные сочетания *Lr*-генов. По результатам этих исследований диссертант включен в состав авторов сортов яровой пшеницы Силач, Памяти Одинцовой, Челябин (оригинатор ЧНИИСХ) и в состав участников селекции сортов: Сигма, Сигма 2, Омская 41, Омская 42 (оригинатор СФНЦА РАН (ранее СибНИИСХ)).

Методология и методы исследований

Методологическая база исследований базируется на созданном в ВИЗР М. М. Левитиным и Л. А. Михайловой направлении изучения изменчивости популяций фитопатогенных грибов. Методически работа дополнена использованием нового инструментария – различных типов молекулярных маркеров.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Сравнительный анализ фенотипического состава *P. triticina* по признаку вирулентности выявил изменения в структуре региональных популяций в России в 2010-2017 гг. по сравнению с 2001-2009 гг. Ареалы азиатской и кавказской популяций характеризуются стабильностью, а европейской – претерпели изменения.

2. Существование нескольких групп популяций *P. triticina* (европейской, азиатской и кавказской) впервые подтверждено микросателлитным анализом. Между кавказскими и европейскими популяциями *P. triticina* выявлен интенсивный генный поток, а между азиатскими и европейскими – слабый.

3. Внутривидовая структура дагестанской популяции *P. triticina* на видах *Triticum* и *Aegilops* разной ploидности различается по вирулентности и

микросателлитным локусам. В составе дагестанской популяции имеется несколько генетически контрастных групп изолятов. Изоляты патогена на тетраплоидных видах существенно отличаются по аллельному составу и микросателлитным локусам от изолятов на гексаплоидных и диплоидных видах пшениц и эгилопсов.

4. Анализ устойчивости и идентификация *Lr*-генов у сортов яровой и озимой мягкой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений РФ, показали увеличение в районировании доли генетически защищенных устойчивых к бурой ржавчине сортов в 2010-2017 гг. по сравнению с 1995-2009 гг. В связи с интенсивным генным потоком между европейской и кавказской популяциями нецелесообразно использование одних и тех же генов в этих регионах.

5. На основании комплексного подхода с использованием фитопатологических и молекулярных методов, установлены изменения в популяциях *P. triticina* за многолетний период (2001-2017 гг.). Изменчивость, обусловленная обновлением сортимента пшеницы и увеличением в районировании генетически защищенных сортов, являлась основным фактором микроэволюции популяций *P. triticina* на территории РФ.

Степень достоверности и апробация результатов работы

Работа проводилась в лаборатории микологии и фитопатологии ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений. Популяционные исследования патогена по признаку вирулентности, изучение устойчивости сортов пшеницы и идентификация *Lr*-генов выполнены по Гос. заданиям ВИЗР. RAPD-анализ популяций *P. triticina* на мягкой пшенице проведен в рамках проекта РФФИ №07-04-01455а, SSR-анализ – в рамках проекта РФФИ №14-04-00464а. Изучение внутривидовой структуры *P. triticina* на видах-родичах выполнено по проекту РНФ №14-26-00067.

Достоверность результатов исследований подтверждается статистической обработкой полученных данных, широким обсуждением их на научных мероприятиях и в печатных работах.

Основные результаты работы были представлены на **16 российских конференциях** (Первая Всероссийская конференция по иммунитету растений к болезням и вредителям (Санкт-Петербург, 2002 г.), Международная научно-практическая конференция «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем» (Краснодар, 2004 г.), Второй Всероссийский съезд по защите растений (Санкт-Петербург, 2002 г.), II международный конгресс "Зерно и хлеб России" (Санкт-Петербург, 2006 г.), Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам» (Санкт-Петербург, 2008 г.), IV международный конгресс «Зерно и хлеб России» (Санкт-Петербург, 2008 г.), Третья Всероссийская и международная конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам» (Посвященная 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова) (Санкт-Петербург, 2012), III Вавиловская международная конференция «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире» (Санкт-Петербург, 2012), «Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2013), Третий Всероссийский съезд по защите растений «Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем» (Санкт-Петербург, 2013 г.), Международная научная конференция «Генетические ресурсы растений - основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни», посвященная 120-летию основания Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (Санкт-Петербург, 2014 г.), IV Международная конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам» (Санкт-Петербург, 2016 г.), 4-й Съезд микологов России (Москва, 2017 г.), IV Вавиловская международная конференция «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире» (Санкт-Петербург, 2017 г.), на 11,12,13 Международных совещаниях Казахстанско-Сибирской сети по улучшению пшеницы (КАСИБ) (Новосибирск, 2014 г.; Астана, 2016 г.; Омск, 2018 г) и на **9 зарубежных конференциях** (International conference "Sustainable

systems of cereal crop protection against fungal diseases as the way of reduction of toxin occurrence in food webs" (Kromeriz, Czech Republic, 2001), XV Congress of European Mycologists (Санкт-Петербург, 2007 г.), 12 International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference (Antalya, Turkey), 8th International wheat conference (St. Petersburg, 2010), Borlaug Global Rust Initiative 2010 Technical Workshop (St. Petersburg, 2010), Международная конференция по биологии и биотехнологии растений (Алматы, Казахстан, 2014 г.), 14th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference (Helsingor, Denmark, 2015), Международная научно-практическая конференция, посвященная 60-летию НППЦ зернового хозяйства им. А.И. Бараева «Земледелие и селекция сельскохозяйственных растений на современном этапе» (Казахстан. Астана-Шортанды, 2016 г.), 15th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference (Skukusa, South Africa, 2018).

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом многолетних исследований (2001-2017 гг.), выполненных лично автором и при проведении работ под его руководством. Автор принимал участие на всех этапах работы, ему принадлежат формулирование проблемы, постановка цели и задач, планирование и проведение экспериментов и интерпретация полученных данных.

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 111 научных работ, из них 43 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 25 – статьи в других журналах, сборниках и главы в коллективных монографиях, 43 – материалы и тезисы конференций.

Структура и объем диссертации Работа изложена на 312 страницах, содержит 33 рисунка и 52 таблицы, состоит из введения, обзора литературы, 7 разделов экспериментального материала, содержащих описание объектов и методов исследования, результатов и их обсуждения, заключения, списка сокращений и 3 приложений. Список цитированной литературы включает 453 источника, в том числе 231 иностранная работа.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность моему научному консультанту академику М.М. Левитину, за всестороннюю помощь при написании работы. Особую благодарность выражаю Л.А. Михайловой и И.Г. Одинцовой, которых, к сожалению, уже нет с нами. Они передали мне свои знания и интерес к изучаемому объекту. Глубокая признательность всему коллективу лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР, сотрудникам лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР, зав. отделом генетики ВИР д.б.н. Е.Е. Радченко, уч. секретарю ВИЗР Г.А. Наседкиной. Большое спасибо проф. Е. Косману (Institute for Cereal Crops Improvement, Tel Aviv University) за огромную помощь в статистической обработке данных.

Автор выражает глубокую признательность младшему научному сотруднику лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР Е.Л. Шайдаюк и студентам М.К. Аристовой, А.И. Игнатъевой, И.А. Канюке, Г.В. Стойко, Л.С. Чистому, Д.Р. Яковлевой, С.С. Демидову, принимавшим участие на разных этапах работы.

Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам из ВИРа, НЦЗ им. П.П. Лукьяненко, ЧНИИСХ, ОмГАУ, Самарского НИИСХ, ВНИИБЗР, СФНЦА РАН, НИИСХ ЮВ, ИЦиГ, СибНИИРС, АНЦ «Донской», ФБНУ ФАНЦА, а также сотрудникам Россельхозцентров за предоставление сортов пшеницы и образцов популяций бурой ржавчины.

ГЛАВА 1. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ В РОССИИ И ЗА РУБЕЖОМ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) распространена повсеместно во всех зонах возделывания озимой и яровой пшеницы (http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Triticum/Triticum_Puccinia_recondita/index.html). Она наносит существенный урон производству зерна в России, особенно на Северном Кавказе, в Поволжье и Центрально-Черноземном регионе. В годы эпифитотий недобор урожая зерна достигает 40-60%. В Северо-Кавказском регионе эпифитотии возникают с частотой 2-3 раза в 10 лет, в Центрально-Черноземном и в Центральном 3-4 раза, в Поволжье 6 раз, в Волго-Вятском районе 3 раза. В Уральском районе поражение яровой пшеницы наблюдается ежегодно и снижение урожая в отдельные годы может достигать 30-40% (Санин и др., 1999; Шрейдер, 2006; Санин, 2010). Вредоносность бурой ржавчины состоит в том, что она оказывает общее негативное воздействие на развитие пшеницы: ослабляет фотосинтез, задерживает рост и развитие растений, снижает урожай зерна и отрицательно влияет на его качество (Степанов, 1975).

Эффективным методом защиты пшеницы от бурой ржавчины является селекция болезнестойчивых сортов. При их создании необходим контроль за структурой и изменчивостью популяции возбудителя болезни, а также мониторинг эффективности генов устойчивости (Афанасенко, 2010). Установление структуры ареала популяции имеет важное практическое значение для селекции и распределения в агроценозах устойчивых сортов, повышения эффективности защитных мероприятий, улучшения экологической обстановки на посевах сельскохозяйственных культур (McDonald, Linde, 2002; Левитин, Мироненко, 2016).

Среди фитопатогенов растений возбудитель бурой ржавчины гриб *P. triticina* характеризуется достаточно длительным периодом популяционных

исследований. Это обусловлено высокой вредоносностью болезни во всех зонах выращивания пшеницы (Страхов, 1938; Sanin et al., 2000; Назарова и др., 2008; Huerta-Espino et al., 2011; Kolmer, 2013).

1.1 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *Puccinia triticina*

Гриб *P. triticina* – двуххозяйный паразит. В своем развитии он имеет пять типов спороношения. В вегетативной фазе жизненного цикла он существует в виде дикариотического мицелия, эциоспор, телиоспор и урединиоспор. Урединиоспоры одноклеточные, имеют по два гаплоидных ядра, составляющих синкарион. В урединиостадии грибок образует несколько генераций. Телии с телиоспорами образуются к концу вегетации растения-хозяина. Телиоспоры двуклеточные, в каждой клетке содержится по два гаплоидных ядра. Возбудитель может зимовать в виде урединиомицелия и урединиоспор на озимой пшенице (Русаков, 1926; Степанов, 1940), а также телиоспор на пораженных растительных остатках. Весной перезимовавший мицелий и урединиоспоры дают начало вегетативному развитию возбудителя. При весеннем прорастании телиоспор образуются ростковые трубки базидий, в которых происходит слияние двух гаплоидных ядер в одно диплоидное ядро. Диплоидное ядро делится мейотически, в результате чего образуются четыре базидиоспоры. Базидиоспоры одноядерные, гаплоидные и различаются по типу спаривания [(+) и (-) типы)]. Базидиоспоры заражают промежуточного хозяина. Им преимущественно являются растения видов василистника (*Thalictrum* sp.), в некоторых регионах сорняк - лещица (*Isopyrum fumaroides*) (Брызгалова, 1937) и ломонос (*Clematis manchurica*) (Васильева, 1951). Все эти растения-хозяева относятся к семейству *Ranunculaceae*. В месте заражения промежуточных хозяев базидиоспорой образуются пикнии с пикниоспорами. Пикнии имеют функцию генеративных клеток. От базидии с (+) типом спаривания образуются пикнии с пикниоспорами также типа (+), а от базидиоспор с (-) типом – пикнии с пикниоспорами также типа (-). Пикниоспоры одноядерные и гаплоидные, из них выступают

многочисленные выросты – перифизы и гибкие гифы. Пикнии содержат нектар, привлекающий насекомых, которые переносят пикниоспоры между пикниями. После слияния ядро пикниоспоры мигрирует через гифу, в результате чего образуется дикарион. Затем на противоположной пикниям нижней стороне листа образуются эции с двухядерными эциоспорами. Эциоспоры инфицируют злаки; попадая на них, они дают начало дикариотическому мицелию, образуемому в ткани листа злака и затем урениопустулам с урениоспорами (Михайлова, 2006). Схема жизненного цикла *P. triticina* представлена на рисунке 1.

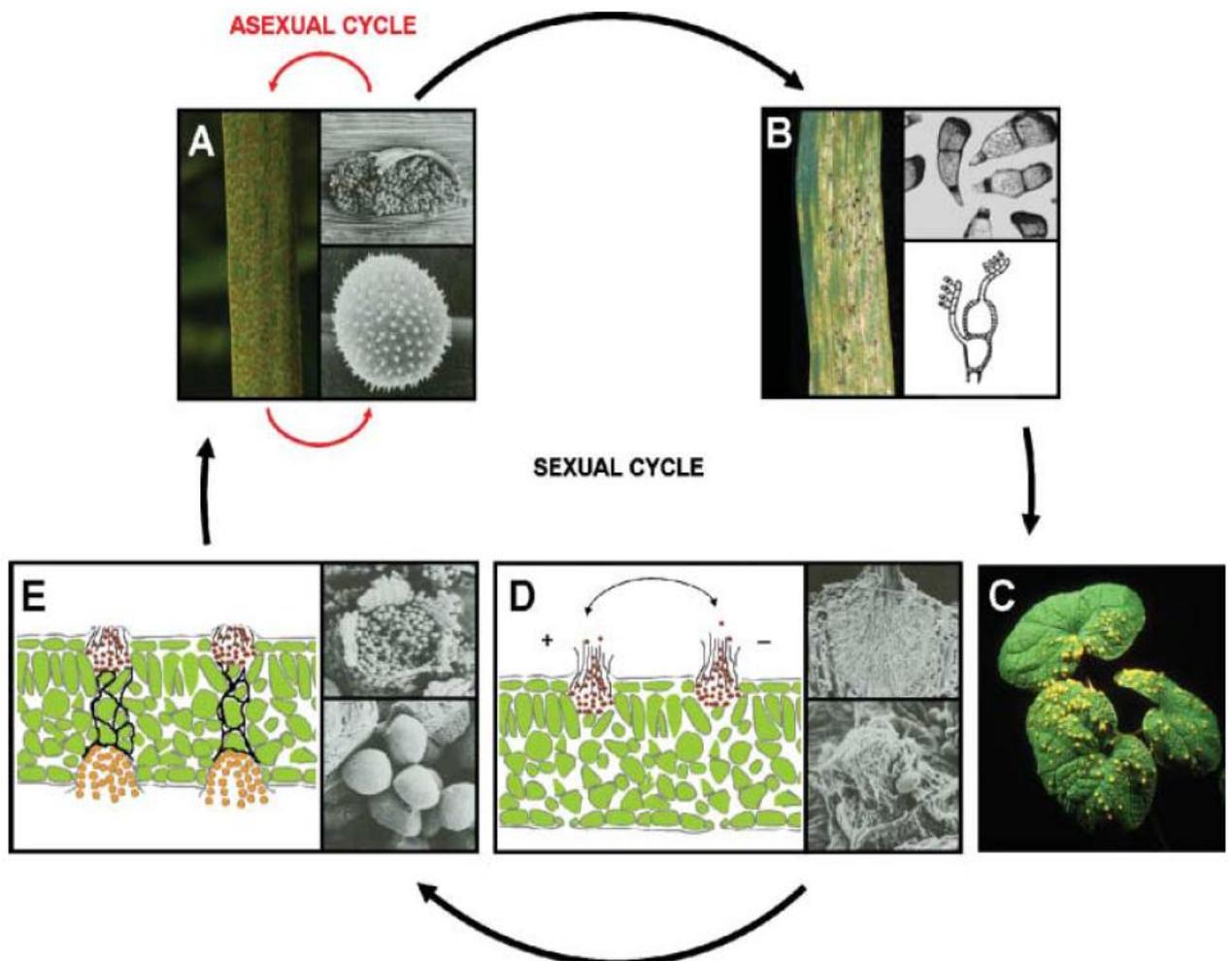


Рисунок 1 – Схема жизненного цикла *P. triticina*

Источник: Kolmer J.A. Leaf rust of wheat: pathogen biology, variation and host resistance // Forests, 2013, 4: 70-84.

В природных условиях половая фаза жизненного цикла *P. triticina* наблюдается редко, даже в тех случаях, когда пшеница произрастает поблизости с промежуточным растением-хозяином (Эльчибаев, 1972; Берлянд-Кожевников и др., 1978). Популяции ржавчинных грибов состоят из групп клонов и отнесены к популяциям с клоновой структурой. Клон – генетически однородное потомство отдельной клетки или особи, вследствие чрезвычайно высоких темпов размножения может достигать гигантской численности и вследствие высоких миграционных способностей занимать громадные площади (Захаров, Квитко, 1967; Дьяков, 1998). Показано, что у базидиальных грибов не имеется функциональных различий между диплоидами и дикарионами (Day, Roberts, 1969). Поэтому термин «клон» используется для описания дикариотической споры ржавчинных грибов. В популяции *P. triticina*, размножающейся бесполом путем, комбинации признаков распределены неравномерно, наблюдается тесная ассоциация признаков, что связано с клональным происхождением изолятов патогена (Михайлова, 2006).

1.2 ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *Puccinia triticina* ПО ПРИЗНАКУ ВИРУЛЕНТНОСТИ

История изучения популяций возбудителей ржавчинных болезней началась со времени, когда было выяснено, что вирулентность является дифференциальным признаком по отношению к сортам пшеницы и наследуется как обычный менделевский признак (Mains, Jackson, 1926; Newton, Johnson, 1932). В середине 20 годов прошлого столетия Е.В. Mains и Н.С. Jackson (1926) подобрали набор дифференциаторов, который включал восемь сортов пшеницы: Malakoff (ген *Lr1*), Carina ($Lr2b=Lr2^2$), Brevit ($Lr2c=Lr2^3$), Webster (*Lr2a*), Loros ($Lr2^4$), Mediterranean (*Lr3a*), Hussar (*Lr11*), Democrat (*Lr3a*), и этот набор стали широко использовать для изучения расового состава патогена во всем мире.

Нумерация рас при его применении сквозная, т.е. за номером расы никакой статистической закономерности не наблюдается.

Исследования популяций *Puccinia triticina* в 1920-1950 гг.

Мониторинг расового состава бурой ржавчины с использованием набора сортов-дифференциаторов, подобранных Е.В. Mains и С.О. Johnston, проводится в США с 1926 г., в Канаде с 1931 г. (Johnson, 1956), в Австралии с 1920 г., в Западной Европе с 1930 г. (Рашевская, Барменков, 1935; Барменков, 1938; Bolton et al., 2008). В б. СССР эти работы начались с 1931 г.

В 1926 г. в США определено 12 физиологических рас *P. triticina*. В 1928 г. А. Scheibe при анализе западноевропейских популяций описывает четыре расы, одна из которых являлась общей с выделенной в популяции патогена на Североамериканском континенте. В этот же период при анализе расового состава патогена в Австралии W.L. Waterhouse установил недостаточную эффективность используемых дифференциаторов для определения расового состава австралийских популяций, в связи с чем в традиционный набор дифференциаторов включили дополнительные сорта пшеницы (Thew, Gaza и др.), эффективные для анализа патогена на данной территории (Рашевская, Барменков, 1935).

Всего при изучении североамериканских популяций *P. triticina* в 1926-1930 гг. Е.В. Mains и С.О. Johnston определили 51 расу, среди которых три были общими с популяциями в Западной Европе. В 1928-1929 гг. А. Scheibe на территории Германии, Латвии, Эстонии, Польши, Болгарии и Венгрии описывает 23 расы, которые различались между собой по агрессивности. Под агрессивностью рас он подразумевал степень поражения дифференциаторов. На основании этого признака А. Scheibe разделил идентифицированные расы на две группы: характерные для западно-европейской части (относительно не агрессивные) и характерные для восточно-европейской (более агрессивные). Д.Н. Додов при изучении популяций в Болгарии в 1930 годах устанавливает различия в расовом составе в северной и южной частях страны (Рашевская, Барменков, 1935).

В 1933 г. в разных странах мира выявлено 54 расы *P. triticina*; в 1937 г. – 104 расы, причем наибольшее их число определено в Северной Америке (Барменков, 1938). Показано высокое сходство расового состава популяций *P. triticina* в странах Западной Европы (Германия, Болгария, Румыния) и в России (Рашевская, 1938).

Первыми исследователями расового состава *P. triticina* в б. СССР были Л.Л. Проничева, Г.Ф. Маклакова (ВИЗР, Северный Кавказ), Э.Э. Гешеле (Одесский институт селекции) (1936), А.Н. Бухгейм, М.И. Лисицина (Московская с.-х. областная станция полеводства) (1935). К 1935 г. ими на территории б. СССР обнаружено пять рас (Барменков, 1938).

В середине 30 годов прошлого столетия плановое изучение структуры популяций на территории б. СССР было включено в программу научно-исследовательских работ ВИЗР и других научных учреждений б. СССР (Гешеле, 1936; Яркина, 1941). В период 1931-1936 гг. было проанализировано 308 изолятов и выявлено 25 рас, среди которых расы 20 и 65 были наиболее представленными во всех регионах (Барменков, 1937). Данная группа рас характеризуется тем, что поражает первый сорт набора дифференциаторов Малахов и не поражает сорта Медитерранеан и Демократ, что отличало их от рас, выявленных в Средиземноморье и США. Показано, что в районах, где произрастает промежуточный хозяин патогена, расовый состав *P. triticina* отличается от районов, где патоген размножается по сокращенному циклу развития (Рашевская, 1938). Определены отличия расового состава *P. triticina* в Закавказье, Средней Азии и Восточной Сибири от других регионов (Барменков, 1938; Егорова, 1938). Отмечено, что расы, выделенные из сибирских популяций, отличались по биологии от рас из других регионов б. СССР (Брызгалова, 1937). Сразу же после образования урединиоспор сибирские расы давали быстрое и интенсивное образование телиоспор (Барменков, 1938). В 1970-х годах этот факт подтвержден в исследованиях Г.К. Сорокиной (1978).

В июне 1937 г. в Ворошиловске состоялась конференция, где были сформулированы основные направления в изучении ржавчины зерновых культур.

Они включали: 1) «познание самой ржавчины, ее биологии, видового и расового состава, воздействия на ржавчину различных условий, выяснения ее роли в снижении урожая и его качества; 2) истребление промежуточных хозяев; 3) проведение селекционной работы по выведению иммунных сортов». Н.И. Вавилов (1938) отмечал, что, разделяя селекционную работу по краям и областям, необходимо одновременно координировать всю эту работу с учетом состава патогенов в каждом регионе. Усиление внимания исследованиям ржавчинных патогенов зерновых было обусловлено их высокой вредоносностью. Практически каждый год в разных регионах отмечались эпифитотии болезни. Это обуславливалось выращиванием высоковосприимчивых сортов пшеницы (Дюрабль, Московская 02411, Кооператорка, Гостианум 0237, Украинка) (Вавилов, 1938; Страхов, 1938).

При использовании для характеристики вирулентности патогена традиционного набора дифференциаторов многие исследователи уже в 1930-х годах начали отмечать его недостаточную информативность. Например, при анализе изолятов рас 20 и 65 на дополнительных сортах, полученных из разных регионов б. СССР, было определено их существенное внутривидовое разнообразие по вирулентности (Рашевская, 1938). Аналогичные результаты получены Шейбе при изучении изолятов расы 13, собранных в Московской области, Венгрии и Силезии. С добавлением к традиционному набору дифференциаторов дополнительных сортов было выявлено три биотипа этой расы (Барменков, 1938). В результате был сделан вывод о необходимости дополнения традиционного набора дифференциаторов сортами и селекционными линиями (Шкоденко, Лесовой, 1975).

Исследования популяций *Puccinia triticina* в 1950-1970 гг.

Первые существенные изменения в расовом составе популяций возбудителя бурой ржавчины на территории б. СССР и других стран отмечены в 1950 гг. (Шопина, 1959, 1966; Федорова, 1966, 1968; Боисенко, 1970; Егорова, Шаварина, 1970; Бабаянц, 1972, Negulescu, Radulescu, 1972; Сорокина, Солматин, 1975;

Суворова, 1985). В этот период отмечается нарастание встречаемости расы 77 (вирулентность ко всем сортам-дифференциаторам) и ее биотипов, а также рас 20, 21,52 и других, не идентифицированных при анализе популяций до 1940 г. (Шопина, 1969; Сорокина, Соломатин, 1975). А.А. Воронкова (1959) при изучении образцов пшениц, характеризующихся до 1941 г. как устойчивые, определила потерю эффективности их устойчивости в Краснодарском крае. В 1965-1968 гг. повсеместно, не только в России, но и в других странах и континентах, стала нарастать численность расы 122. По мнению В.В. Шопиной (1969), это было обусловлено выращиванием в разных странах генетически близких сортов, использованием в селекции сходных доноров устойчивости и высокой миграционной способностью патогена. Показано, что на сортах пшеницы, сильно восприимчивых к бурой ржавчине, определяется большее число рас патогена, чем на менее восприимчивых, расовый состав с которых был более однотипным (Федорова, 1968).

При изучении расового состава бурой ржавчины пшеницы в период с 1931 до 1964 гг. в СССР было зарегистрировано около 75 рас (Борисенко, 1970). В.В. Шопина (1966) при многолетнем изучении расового состава *P. triticina* в регионах б. СССР отмечала высокую вариабельность в составе патогена на посевах селекционных станций и производственных полях. Как правило, на производственных посевах популяции возбудителя отличались большим постоянством расового состава по годам и значительно меньшей количественной представленностью, чем популяции ржавчины с посевов селекционных станций.

Исследования популяций Puccinia triticina в 1970-1990 гг.

Следующий существенный сдвиг в составе популяций *P. triticina* отмечен в начале 1970-х годов. Погодные условия осени 1972 г. и весны 1973 г. в южных регионах б. СССР и близлежащих странах способствовали сильному развитию болезни и поражению ранее устойчивых сортов Аврора, Кавказ, Безостая 2, Скороспелка 35. В этот же период отмечено усиление поражения сорта Безостая 1 и сортов селекции Мироновского НИИ селекции и семеноводства, ранее

устойчивых к бурой ржавчине (Кабалкина, 1975). К 1973 г. в Краснодарском крае и соседних с ним регионах почти полностью исчезли ранее доминирующие расы и биотипы патогена, и им на смену пришли расы, вирулентные к сортам и линиям с геном *Lr26* (Воронкова, 1975; Санин, 1975; Лесовой, Суворова, 1985).

Повсеместное снижение дифференцирующей способности традиционного набора сортов дифференциаторов, а также использование в разных учреждениях для изучения расового состава патогена различных наборов селекционных линий и сортов, не позволяли провести адекватное сравнение популяций в отдаленных регионах (Кириченко и др., 1975; Лесовой, Суворова, 1985).

Изменение вирулентности паразита было обусловлено расширением генетического разнообразия выращиваемых сортов и введением в них новых генов устойчивости. Вновь вводимые гены отсутствовали в классическом наборе сортов -дифференциаторов, и появление у паразита новых генов вирулентности не изменяло реакции при их заражении. Следовательно, они не могли дать информации о возникновении у паразита многих новых генов вирулентности и их комбинаций. Наряду с этим существовали определенные номенклатурные трудности. Номер расы не нес никакой информации о ее свойствах. Поэтому, чтобы оценить вирулентность той или иной расы, а тем более идентифицировать новую расу, необходимо пользоваться таблицами, приведенными в специальной литературе. Поскольку число описанных рас *P. triticina* уже было весьма существенным, присвоение расового номера новым изолятам стало трудоемким делом (Дьяков, 1998). Комиссия по иммунитету ВАСХНИЛ в 1972 году после жесткой эпифитотии бурой ржавчины рекомендовала в дополнение к стандартному международному набору сортов-дифференциаторов сорта Безостая 1, Кавказ, Харьковская 46, Gabo, Transfer, Димитровка 5-12, Скороспелка 35 (Жданов, 1990). Однако этот набор не получил широкого распространения, поскольку в каждой конкретной зоне для дифференциации патогена были актуальны образцы пшеницы, используемые в гибридизации.

Большинство изменений свойств вирулентности патогена в б. СССР в этот период отмечается в пределах доминирующей в большинстве популяций расы 77

(Петраускас, 1969; Федорова, 1968; Федотова, Глуховцева, 1969; Алексеева, Смирнова, 1984, 1986; Коптик, Будевич, 1981; Лесовой, Суворова, 1981; Скачкова, 1981; Волкова, Надыкта, 2005). Аналогичная картина изменчивости расы 77 наблюдалась и за рубежом (Kolmer, 2013; Bhardwaj, 2013; Hansalova, Bartoš, 2013). Для примера на рисунке 2 показана динамика расы 77 в Индии, внутри которой (45R31) определено 13 биотипов.

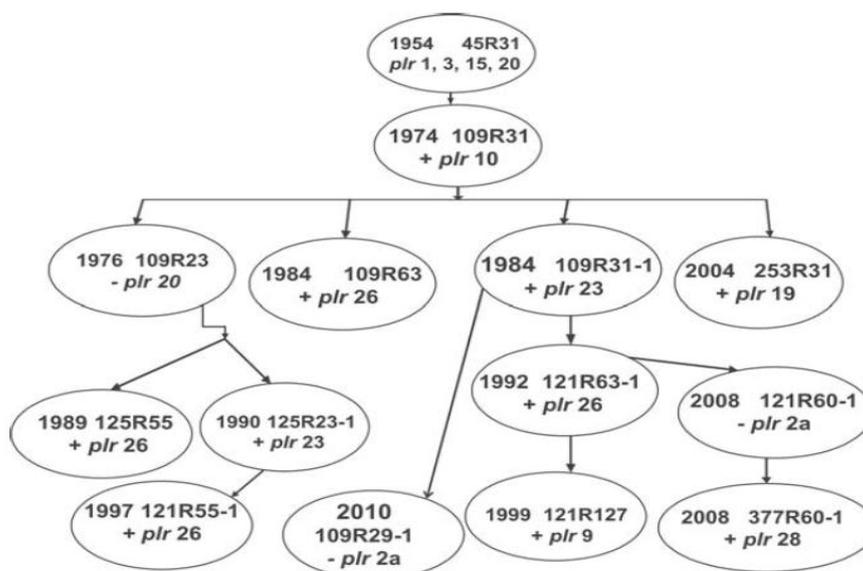


Рисунок 2 – Изменчивость расы 77 в Индии в 1954 – 2010 гг.

Источник: Bhardwaj S.C. *Puccinia – Triticum* interaction: an update // Indian Phytopath. – 2013. – V.66 (1). – P.14-19.

Поскольку изменения вирулентности происходили по отношению к генам, отсутствующим у дифференциаторов, число известных биотипов определялось лишь энтузиазмом исследователей, а не истинным их количеством. Например, в Украинском институте защиты растений (Лесовой, Суворова, 1981) на дополнительных сортах идентифицировано 46 биотипов 77-й расы возбудителя бурой ржавчины. Введение в стандартный набор дополнительных дифференциаторов расширяло численность набора. Каждый дополнительный сорт увеличивал число возможных комбинаций вирулентности вдвое. Поскольку число дополнительных сортов, необходимых для дифференциации биотипов,

непредсказуемо, соответственно непредсказуем предел «разбухания» шкалы (Дьяков, 1998).

Для совершенствования анализа дифференциации популяций *P. triticina* P.L. Dusk и D.J. Samborski (1968) в конце 1960 г. приступили к созданию моногенных линий на основе сорта Thatcher (*TcLr*). Линии получены посредством беккроссов, сходны по генотипу, но отличаются по одному из генов устойчивости. Генетическая дифференциация с их использованием основана на концепции "ген против гена".

Начиная с 1970-х годов почти изогенные *TcLr*-линии повсеместно используются для изучения внутривидового разнообразия вирулентности популяций бурой ржавчины (Dusk, Samborski, 1968). Данный подход позволял провести адекватное сравнение между популяциями патогена широкого географического происхождения, получать сведения о вирулентности паразита к генам устойчивости, используемым в селекции, а также следить за изменчивостью популяции в глобальном масштабе (Одинцова и др., 1975; Михайлова, 1983). Широкое распространение линий серии Thatcher для изучения популяций возбудителя бурой ржавчины получило в Канаде, США, Кении, Португалии, Чехословакии (Hurder, 1971; Samborski, 1971; Statler, 1972) и в б. СССР (Михайлова, 1973; Одинцова и др., 1975; Одинцова, Шеломова, 1977; Берлянд-Кожевников и др., 1978; Веденева, Маркелова, 1987, 2002; Мешкова, Россеева, 1995; Булойчик, Волуевич, 1997; Бабаянц и др., 2001).

В 1970 г. Одинцова И.Г. с соавторами (1975) при анализе образцов популяций *P. triticina*, собранных на обширной территории б. СССР, установили их высокую вирулентность к девяти используемым *TcLr*-линиям (*TcLr1*, *TcLr2a*, *TcLr2c*, *TcLr3*, *TcLr10*, *TcLr14a*, *TcLr16*, *TcLr17*, *TcLr18*). В этот же период времени в канадских популяциях клоны, вирулентные одновременно к пяти линиям этой серии, были редкими (Samborski, 1971).

С середины 1970 г. традиционные исследования расового состава возбудителя бурой ржавчины в России и за рубежом дополняются новыми популяционно-генетическими подходами (Михайлова, 1973; Одинцова и др.,

1975; Одинцова, Христов, 1981; Михайлова, 1983; Волуевич, Булойчик, 1995; Person, 1959; Browder, 1971; Hagga et al., 1973; Dyck, Samborski, 1974; Kolmer, 1989, 1991, 1992). За рубежом наиболее значимые популяционные исследования ржавчинных грибов в этот период были выполнены в США. А.Р. Roelfs (1974) методом сравнительного анализа состава фенотипов вирулентности определил, что на территории Миннесоты и Техаса существуют две различные популяции *P. graminis* f. sp. *tritici*. Основанием для такого предположения явилось то, что клоны гриба, относящиеся к расе QSH, в штате Техас встречались с частотой 61%, а в штате Миннесота клонов такой расы не найдено; общими для популяций этих штатов оказались лишь мало представленные по численности расы. D.L. Long (1986) сравнил фенотипический состав популяций *P. triticina* в восьми агроклиматических регионах США и, основываясь на сходстве и различиях в распределении частот фенотипов, определил, что популяция Западного региона резко отличалась от популяции Восточных равнин. D.D. Samborski (1990) сообщил, что в Канаде существуют три различающихся популяции *P. triticina*: 1 – популяция Британской Колумбии и Южной Альберты, 2 – популяция Манитобы, Саскачевана и Северной Альберты, 3 – популяция Онтарио, Квебека и Маритиме.

Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1969) выделили четыре элементарных эволюционных фактора, действующих в панмиктических популяциях: мутационный процесс, изоляция, популяционные волны, естественный отбор. Действие этих факторов испытывают и популяции *P. triticina* (Михайлова, 2006). Было показано, что каждый из этих факторов по-разному влияет на изменение частот генов вирулентности и изменчивость генетической структуры популяций *P. triticina*.

В проявлении рецессивных признаков в популяции гетерозиготных особей большое значение имеет комбинативная изменчивость. Мейотическая рекомбинация может оказывать влияние на структуру патогена в регионах, где произрастают промежуточные растения-хозяева (Михайлова, 2006). Большинство исследователей показана незначительная роль соматической рекомбинации в изменчивости *P. triticina* (Barr et al., 1964; Bartjoshet al., 1969;

Михайлова, 1973; Дмитриев, Шеломова, 1976). Более высокая роль отводится мутационной изменчивости (Левитин, 1983). Считается, что этот вид изменчивости в отсутствие половой стадии развития гриба может быть ведущим фактором расообразования. По некоторым данным, мутанты возбудителя бурой ржавчины пшеницы гриба *P. triticina* расширяют свою вирулентность в 50 раз больше по сравнению с мутантами, понизившими ее (Samborski et al, 1985). Мутации могут сохраняться в популяции в рецессивном или гетерокариотическом состоянии. Первоначально мутация по признаку вирулентности возникает в одном генотипе патогена, но в последующие годы ее можно обнаружить и в других генотипах. Многочисленность размеров популяции *P. triticina* предполагает многократное повторение мутаций вирулентности.

Широкой изменчивости способствует и достаточно большой геном гриба. Из всех ржавчинных грибов возбудитель бурой ржавчины имеет наибольший размер. По оценкам Broad Institute (Bruce et al, 2014; Cuomo et al, 2014), размер генома *P. triticina* (раса BBBD V1) равна 162,95Mb, *P. striiformis* (изолят PST-78) – 117,3Mb, *P. graminis* (изолят CRL 75-36-700-3) – 88,64Mb. Мутации и последующий отбор специфической вирулентности генотипами хозяина, имеющего соответствующие гены устойчивости, обеспечивают разнообразие и динамику популяций по фенотипам вирулентности (Михайлова, 2006).

Границы популяций определяются тем, насколько свободно реализуются скрещивания и, следовательно, обмен генетической информацией между особями, их составляющими (Майр, 1974). Границы двух соседних популяций устанавливаются по степени различия признаков особей, составляющих популяции. Поскольку возбудители ржавчины зерновых, в том числе и бурой, исключительно бедны морфологическими признаками (клоны их могут отличаться по окраске урениоспор и отсутствием шипов на оболочке), для определения границ популяций *P. triticina* стали использовать признак вирулентности. Показателями различий являлись концентрация аллелей вирулентности и частота встречаемости комбинаций аллелей (Михайлова, 1983).

В 1971-1980 гг. И.Г. Одинцова и Ю.А. Христов (1981) проследили пути перемещения спор возбудителя бурой ржавчины на территории б. СССР. В 1971 г. содержание клонов, вирулентных к сортам Аврора и Кавказ, было повсеместно низким. К 1975 г. оно повысилось. Поскольку эти сорта выращивались только в юго-западном районе страны, появление вирулентных к ним клонов на севере европейской части страны, в Поволжье, Северном Казахстане и Западной Сибири было объяснено заносом спор из районов выращивания сортов с этим геном. Подтверждением заноса служила также высокая частота вирулентности к сортам Скороспелка 35 и Безостая 1, которые не выращивали в этих регионах, а также сходство популяций бурой ржавчины европейской части страны и Западной Сибири по частоте вирулентности к линиям серии Thatcher. Занос спор из Средней Азии в Западную Сибирь и Северный Казахстан наблюдали в 1979 г. Было сделано предположение, что посеы озимых сортов в европейской части являются основным местом перезимовки и источником весеннего заражения пшеницы в остальных районах страны (Одинцова, Христов, 1981).

Б.Г. Рейтер и Л.В. Мешкова (1981) при изучении западно-азиатских популяций *P. triticina* в 1968-1981 гг. определили различия в их составе в западной части зоны (Северное и Среднее Зауралье) и восточной (Новосибирская обл., Алтайский край). В западной части доминировала раса 61 и изоляты, авирулентные к *TcLr1* и *TcLr2*. В восточной части преобладала раса 20, и по мере продвижения на восток и юго-восток увеличивалась частота изолятов, вирулентных к *TcLr1* и *TcLr2*. Был сделан вывод о тесном взаимовлиянии между популяциями из разных агроклиматических зон. Центральная часть зоны достаточно устойчивого увлажнения (северная лесостепь и подтайга) аккумулирует инфекцию, формирующуюся в ее западной и восточной части, и является источником инфекции для южных районов Западной Сибири и Северного Казахстана (Рейтер, Мешкова, 1981). Аналогичные результаты получены Ю.А. Христовым (1981) при изучении западносибирских популяций *P. triticina* (алтайской, новосибирской, красноярской) в 1976-1977 гг.

В 1981-1983 гг. Л.А. Михайловой с использованием линий Thatcher было показано отсутствие сходства между северокавказскими популяциями (Грузия, Азербайджан, Дагестан, Северная Осетия, Чечено-Ингушетия) и образцами популяций, собранными на европейской и азиатской территории б. СССР (Михайлова, Васильев, 1985; Михайлова, 1995 а,б). Различия в основном заключались в высокой частоте изолятов авирулентных к *Lr1* и *Lr2a*, в кавказской популяции и низкой их частоте во всех других популяциях (Михайлова, 1996). Отличие кавказской популяции возбудителя бурой ржавчины от популяций европейской части б. СССР по частотам клонов, вирулентных к *Lr1* и *Lr2b*, подтверждено также Г.К. Сорокиной с соавторами (1990).

Ранними работами Е.А. Волуевич (1985) выявлено несколько белорусских субпопуляций бурой ржавчины. Но более поздние исследования (Булойчик и др., 2010; Волуевич, 2013) показали принадлежность этих субпопуляций к единому европейскому ареалу вместе с субпопуляциями из Северо-Западного, Центрального, Центрально-Чернозёмного регионов России и, возможно, Украины.

В начале 1980 годов для определения фенотипов вирулентности бурой ржавчины пшеницы в России Л.Г. Тырышкин и Л.А. Михайлова (1989) предложили оригинальный набор дифференциаторов из девяти образцов пшеницы. В него вошли линии Thatcher с генами *Lr1* и *Lr2a* и сорта Кавказ (*Lr2b*, Россия), SNW №5, Majestic (Австралия), 47700 (Родезия), Гуан-фу-най (Китай), Jubiley (Болгария), а также линия Mag, полученная Л.А. Михайловой из сорта Magnus (Франция), несущего 2 гена устойчивости. Методом гибридологического анализа Л.А. Михайлова показала, что все предлагаемые сорта и линии имеют разные гены устойчивости; методом фитопатологического теста не выявлено идентичности дифференциаторов генам серии Thatcher (Михайлова, 2006).

Используя оригинальный набор тестеров вирулентности, Л.А. Михайлова (1996) доказала существование на территории СНГ нескольких популяций гриба *P. triticina*: обширной европейской, занимающей территорию от северо-западной части РФ до Поволжья; популяцию Западной Азии (Урал, Казахстан, Западная

Сибирь); популяцию Кавказа (Грузия, Азербайджан, Дагестан, Северная Осетия, Чечено-Ингушетия) и популяцию Дальнего Востока. Поволжье являлось пограничной зоной, где наблюдалось совмещение азиатской и европейской популяций гриба (Михайлова, 1995, 1996). По данным Т.В. Павловой и Л.А. Михайловой (1996), вероятность миграции спор с Северного Кавказа в Казахстан крайне мала. По результатам синоптического анализа выявлено, что на протяжении 13-летнего периода (1972-1984 гг.) только в течение шести суток воздушные потоки могли проникнуть из Северного Кавказа за Урал и достигнуть посевов пшеницы в Северном Казахстане. Проникновению воздушных потоков препятствовал циклон, действующий между Каспийским и Аральскими морями, и антициклон, спускающийся с севера по Западной Сибири (Михайлова, 2006).

Подбор сортов-дифференциаторов был предпринят и в других учреждениях России. Например, для изучения дифференциации саратовской популяции были отобраны сорта Waldren, Шортандинка, Камолинка, ТЗ, TcLr21, 7BO1892, TcLr10, Sonalika, MT2, Cuzrava, Rosenworthy и TcLr14a (Юсупов, Будынков, 1984). В 1965 году Н.С. Young, L.E. Browder (1965) предложили набор сортов-дифференциаторов NA-65, состоящий из пяти сортов: Dular, Lee, Waben, Sinvalocho MA, Exchange. Однако, ни один из оригинальных наборов не нашел широкого применения при изучении популяций *P. triticina* ни в России, ни за рубежом, за исключением Австралии, где наряду с изогенными линиями используют дополнительный набор из 15 сортов-дифференциаторов: Thew, Gaza, Spica, Kenya 1483, Klein Titan, Gatcher, Songlen, CS 2A/2M, Mildress, Egret, Norka, Harrier, Agent, Agatha, Sunlin (Park, Wellings, 1992; Huerta-Espino et al, 2010).

В конце 80 годов прошлого столетия для дифференциации популяций *P. triticina* D.L. Long и J.A. Kolmer (1989) предложили использовать определенный набор TcLr-линий и новую систему обозначения фенотипов (рас) (Ptr-код). Ptr-код состоит из буквенных обозначений для каждой группы линий в наборе. Первоначально в международный набор вошли 12 TcLr-линий (1 группа: Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3; 2 группа: Lr9, Lr16, Lr24, Lr26; 3 группа: Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30). Критерием отбора данных линий для изучения структуры популяций *P.*

triticultura являлось широкое использование *Lr*-генов, представленных в этих линиях, в селекции на Североамериканском континенте. В дальнейшем этот набор стали дополнять другими *Lr*-линиями. В настоящее время для дифференциации популяций в разных лабораториях используют от 20 до 28 линий. При этом первые три группы набора остаются без изменений, а последующие дополненные группы включают линии, актуальные для дифференциации популяций в конкретных лабораториях (Watkins et al., 2001; Kolmer et al., 2009, 2013, 2017; McCallum et al., 2010; Рсалиев и др., 2010; Babayants et al., 2015; El-Orabey, 2018).

В 1980 годах для изучения расового состава возбудителей ржавчины был апробирован метод взятия проб из воздуха при авиационных фитопатологических обследованиях в зонах выращивания зерновых культур. Было сделано предположение, что случайный характер выборки инфекционного материала при наземных обследованиях не позволяет выявить разнообразие биотипов патогена и их соотношение в природе (Санин и др., 1985; Павлова и др., 1985; Санин, 1988). В 1983-1985 гг. были исследованы урединиоспоровые образцы патогена, взятые с пораженных посевов (наземная популяция) и также в период авиафитопатологического контроля зерновых в Средней Азии и Северном Казахстане. Вирулентность монопустульных изолятов оценили к 14 почти изогенным *TcLr*-линиям и к сортам пшеницы, широко выращиваемым в этих регионах. В Средней Азии в наземных популяциях идентифицировано 26 рас, в «воздушной» - 7. Расы, отмечаемые в пробах воздуха, были выявлены и в инфекционном материале, собранном в результате фитопатологических обследований. Анализ выявил значительное разнообразие расового состава и генофонда вирулентности патогена, при этом по превалирующим расам (77 и 16) и генотипам с эффективными генами популяции этих регионов не различались. Сравнение двух методов сбора биоматериала («наземного» и «воздушного») для изучения расового состава и генофонда вирулентности позволило установить, что в Средней Азии, где болезнь возобновляется из местных источников, находящихся в труднодоступных для малой авиации горной зоне, наземные сборы являются более информативными. В Северном Казахстане изучение анализа

вирулентности и контроль за изменениями в популяциях может проводиться на основании «воздушной» инфекции (Бережнова и др., 1988). Показано, что воздушная популяция в Западном Казахстане формируется за счет выноса спор из местных очагов развития ржавчины на посевах озимой и яровой пшеницы. Споры, переносимые воздушными потоками с запада на север Казахстана, вызывают заражение зерновых в этом регионе. Популяции патогена в Северном Казахстане формируются в результате заноса спор с запада республики и сопредельных регионов России (Бережнова и др., 1990).

*Исследования популяций *Puccinia triticina* с 1990 г.*

В связи с перманентной вредоносностью бурой ржавчины в 80-90 годах прошлого столетия популяционные исследования возбудителя бурой ржавчины включили в программы НИР многих научно-исследовательских учреждений б. СССР. Основным направлением этих исследований являлся традиционный мониторинг вирулентности патогена с использованием TcLr-линий в фазе проростков и в фазах взрослых растений в полевых условиях (Анпилогова, 1995; Мешкова, Россеева, 1995; Веденева, Маркелова, 1987, 2000; Лебедев, 1997; Волкова и др., 2011; Коваленко и др., 2001; Жемчужина, Кряжева, 2002; Волкова, Алексеева, 2002; Маркелова, 2007; Мешкова и др., 2008; Худокормова, 2008; ; Жемчужина и др., 2008, 2012; Сочалова, Христов, 2009; Zhemchuzhina, Kurkova, 2010; Зубов, 2011; Тырышкин и др., 2014, 2015; Сюков, 2016; Плотникова, Штрубей, 2016). Изучение частот вирулентности к конкретным Lr-генам позволило идентифицировать эффективные гены резистентности к болезни и определить степень сходства субпопуляций из различных частей регионов. На основании этих сведений были разработаны региональные программы рационального использования и территориального размещения имеющихся эффективных генов устойчивости (Беспалова и др., 2012; Аблова и др., 2016; Сюков, 2016; Волуевич, 2016).

В 1970-1980-х гг. наиболее эффективными для защиты пшеницы от бурой ржавчины во всех регионах России и за рубежом были чужеродные гены Lr9,

Lr19, *Lr24*. Доноры этих генов стали широко привлекать в селекционные программы. Наряду с ними для расширения генетического разнообразия стали использовать чужеродные виды *Agropyron intermedium*, *Aegilops speltoides*, *Triticum timotheevii*, *Ae. tauschii* и др. (Лапченко, 1973; Цицин, 1981; Гандилян, 1984; Жиров, Терновская, 1984; Sibikeev et al, 1995; Сибикеев и др., 2005; Morgounov et al, 2011; Salina et al, 2015).

В конце 1980 годов в Поволжье были выявлены новые клоны с вирулентностью, ранее отсутствовавшей в популяции патогена (Pp23, 19, 24). Частота их сначала была невысокой (от 1% — Pp19 и 24% до 5,9% — P23), но затем стала возрастать. Это объясняется тем, что в селекции все чаще стали использоваться гены *Lr23* и *Lr19* (Маркелова, 2007; Сибикеев, Крупнов, 2007). В 1986 г. частота клонов, вирулентных к *Lr19*, составляла 4,6%, а к 1998 г. возросла до 33,3%. В 2001 г., когда наблюдалась сильная эпифитотия бурой ржавчины, частота их достигла 100%. В последующие 2002—2004 гг. частота их снизилась и колебалась на уровне 77,7—85,7%. Таким образом ген *Lr19* практически потерял свою эффективность. Причиной этого послужило распространение в производстве сортов яровой мягкой пшеницы, имеющих ген *Lr19* (Л503, Л505, Добрыня, Волгоуральская, Самсар и др). В этот же период вирулентность к гену *Lr19* стали отмечать и в других регионах, где сорта с этим геном не возделывали (Жемчужина и др., 2008).

Л. Я. Плотникова (2008) показала, что ген *Lr19* работает по системе ‘non host resistance’. Интерес к нему до сих пор не ослабевает. Получено несколько типов транслокаций с *Lr19* локализованных в 7DL, 7AL и 7BL хромосомах (Сибикеев, Крупнов, 2004). В условиях Нижневолжского региона, после того как ген *Lr19* потерял свою эффективность в эпифитотию 1996 года, учеными Самарского НИИСХ было выявлено, что ген *Lr19* в сочетании с генами *Lr26*, *LrBZ*, *LrAPR1* обеспечивают высокую эффективность против местной популяции *P. triticina* (Сюков, 2003).

Исследования, проведенные с использованием набора почти изогенных по *Lr*-генам линий сорта Thatcher в НИИ сельского хозяйства Юго-Востока (НИИСХ

ЮВ), показали, что патотип (pp19), вирулентный к гену *Lr19* практически не проявляется в годы с экстремально высокими температурами в период патологического процесса, как, например в 1998 и 2009 гг, когда в период заражения температура воздуха держалась выше 26-28°C, то есть этот патотип температурочувствительный, и даже если и есть слабое проявление на растении этого патотипа, то споры оказываются нежизнеспособными (Дружин, 2010).

Одновременно отмечено снижение эффективности гена *Lr23*, что вызвано внедрением в производство во многих регионах сортов с этим геном. Особенно высока встречаемость клонов, вирулентных к *Lr23*, была на Украине, где при создании новых сортов широко использовались доноры устойчивости с геном *Lr23* (Михайлова, 1981). В Поволжье также было получено много сортов с геном устойчивости *Lr23* (Ершовская 32, Олимп, Куйбышевская 1, Смуглянка и др.). Показано, что несмотря на поражаемость сортов с геном *Lr23* в фазе проростков и довольно высокую частоту клона, вирулентного к *Lr23*, сильного развития заболевания на них в полевых условиях не происходит (Маркелова, 2007).

Л.Я. Плотникова и Л.В. Мешкова (2013) продемонстрировали, что доля изолятов, вирулентных к сортам пшеницы с геном *Lr23* в популяции *P. triticina* в Омской области, возросла до 93 % в период 2003—2009 гг. При этом поражение сортов пшеницы с геном *Lr23* не превышало 30—60 %. Действие гена *Lr23* проявлялось в форме частичной устойчивости и приводило к снижению числа и размера пустул, подавлению спорогенной активности и жизнеспособности инокулюма гриба. И.Г. Одинцова и Х.О. Пеуша (1982, 1984) показали наличие множественного аллелизма в локусе *Lr23*. Ген *Lr23* является термочувствительным, при повышенных температурах усиливает свою экспрессивность (Пеуша и др., 1982; Dyck, Johnson, 1983; Statler, Chrichtianson, 1993).

Высокая концентрация сортов с геном *Lr9*, возделываемых в Уральском и Западно-Сибирском регионах РФ, привела к появлению в 2007 году новых вирулентных рас (Мешкова и др., 2008), а к середине 2010 годов стала очевидна

окончательная потеря эффективности данного гена в этих регионах (Мешкова, Росеева, 2016).

В 1980-2010 гг. анализ вирулентности также стабильно проводился в США и Канаде (Young , Prescott , 1977; Kolmer, 1989, 1991, 1992, 1997, 2001, 2013; Ordonez, Kolmer, 2009; Kolmer et al., 2009; Kolmer, Hughes, 2014; McCallum et al, 2010, 2013), в Австралии (Park, Wellings, 1998; McIntosh et al., 2001; Park et al., 1995, 2002, 2006, 2011; Park, 2008; Park, Wellings, 2012; Bruce et al., 2014; Park, 2015), в Чехословакии (Bartoš, Stuchlikovi, 1999; Bartoš et al., 2001; Hanzalová et al., 2013; Hanzalová, Bartoš, 2014), на Украине (Бабаянц и др., 2001; Elyasi-Gomari, Panteleev, 2006; Babayants et al., 2015), в Беларуси (Волуевич, Булойчик, 1995,1997), в Казахстане (Койшибаев, 2001, 2002; Рсалиев и др, 2005; Рсалиев, 2010; Kolmer, Ordoñez, 2007; Агабаева, Рсалиев, 2013) и периодически в Западной и Восточной Европе (Park, Felsenstein, 1998; Mesterhazy et al, 2000; Park et al., 2001; Goyeau et al., 2006; del Olmo et al, 2008; Kolmer et al., 2013), Индии (Sharma et al., 2012), Израиле (Kosman et al., 2004, 2014) и других странах Средней Азии и Ближнего Востока (Аманов, 1984; Kolmer et al., 2011, 2013; Soliman et al., 2012; Abou-Elseoud et al., 2014).

Во всех этих исследованиях показано высокое разнообразие популяций возбудителя бурой ржавчины по вирулентности и расовому составу. Свыше 70 фенотипов вирулентности ежегодно выявляли при анализе популяций *P. triticina* в США (Kolmer, 2007), от 30 до 50 - во Франции (Goyeau et al., 2006), от 10 до 15 - в Австралии (Park, 1996). Показано, что изменения в популяциях патогена по вирулентности происходят особенно интенсивно при внедрении в производство новых сортов пшеницы, защищенных олигогенами. Возделывание генетически однородных сортов обуславливало быструю потерю их устойчивости вследствие появления новых вирулентных рас патогена (Roelfs, 1985; Wolfe, Limpert, 1987; Kolmer, 1989; Andrivon, De Vallavieille-Pope, 1993; Wolfe, McDermott, 1994; Brown, 1995; Kokhmetova et al., 2016; McCallum et al., 2016). D.L. Long с соавторами (2002) отмечали, что в США встречаемость изолятов, вирулентных к

Lr9, в штатах, где выращивались сорта с данным геном, была равна 7-28%, а в штатах, где эти сорта отсутствовали, частота таких изолятов была 0-1%.

Наиболее стабильной по вирулентности в течение длительного времени была австралийская популяция. В первую очередь это было обусловлено широким возделыванием сортов пшеницы, восприимчивых к бурой ржавчине, выращивание которых снижало вероятность возникновения мутации патогена по вирулентности (Bolton et al., 2008). Начиная с 1983 г. в Австралии начали выращивать сорта с геном *Lr24* (Park et al., 2002), и они также в течение длительного периода сохраняли свою устойчивость. Первые расы, вирулентные к *Lr24*, стали отмечать только с 2000 г. Иная картина по вирулентности к *Lr24* наблюдалась в США. Вирулентность к нему была отмечена уже спустя три года с момента внедрения сортов с этим геном (Bolton et al., 2008).

В США и других странах наряду с мутациями по вирулентности доказана возможность заноса рас с географически отдаленных территорий. В середине 1990 гг. в США на территории Великих равнин начинали превалировать расы, вирулентные к *Lr17*, *Lr3bg* и *LrB*, ранее отсутствующие в популяции. С использованием AFLP маркеров показано, что они были занесены воздушными потоками с территории Мексики и северо-западного побережья Тихого океана, где подобные расы имели широкое распространение (Kolmer, 2001). Новые для Австралии расы, вирулентные к *Lr16*, *Lr27* и *Lr31*, впервые были определены в 1984, и, по мнению R. Park с соавторами (1995), они были занесены с другого континента. J. Kolmer и M. Ordoñez (2007) показали, что изоляты с твердой пшеницы в Европе, Южной Америке, Мексике и Калифорнии имеют общее происхождение, и занесены на территорию Америки с Европейского континента.

Сорта озимой пшеницы с генами *Lr3* и *Lr26* выращивали в Центральной Европе в 1990 годах, и там широко отмечали расы, вирулентные к *Lr3*, *Lr3bg*, *Lr3ka* и *Lr26*. В Западной Европе, где эти сорта не возделывали, большинство изолятов *P. triticina* было авирулентным к линиям с этими генами (Park and Felsenstein, 1995).

В конце 1990 г. в Европе по программе COST 812 провели масштабные исследования популяций *P. triticina* (Франция, Венгрия, Италия, Болгария, Польша) (Mesterhazy et al., 2000). Идентифицировано 105 рас *P. triticina*, и лишь несколько из них были общими для всех стран. Аналогичные результаты получены в середине 2000 годов в США, где региональные популяции *P. triticina* различались по вирулентности к *Lr2a*, *Lr9*, *Lr11* и *Lr16*, что было обусловлено возделыванием сортов с этими генами в разных штатах страны (Kolmer et al., 2007).

К настоящему времени идентифицировано свыше 77 *Lr*-генов, среди них *Lr1-Lr38*, а также *Lr44*, *Lr45*, *Lr51*, *Lr52*, *Lr60*, *Lr64*, *Lr67* введены в генотип сорта Thatcher, а остальные представлены в исходных образцах-донорах, большинство из которых не являются моногенными (McIntosh et al., 2017). По времени экспрессии их разделяют на ювенильные и возрастные. Ювенильные экспрессируются с фазы проростков, а возрастные – при достижении растениями фазы выхода в трубку и позднее (Васильчук и др., 2011). Дифференцирующая способность этих моногенных линий и сортов с *Lr*-генами различна. Она определяется частотой вирулентных изолятов патогена. Для характеристики вирулентности клонов наиболее пригодны сорта и линии с генами устойчивости, экспрессия которых мало зависит от условий внешней среды (Михайлова и др., 2000).

Влияние возделываемых сортов пшеницы на изменчивость структуры популяций *Puccinia triticina*

Взаимодействие популяций паразита и растения-хозяина приводит к их сопряженной эволюции. Гибридологический анализ вирулентности у ржавчинных грибов показал высокий уровень гетерозиготности по генам вирулентности (Samborski, Dusk, 1968). Изменение расового состава популяции патогена чаще всего обусловлено влиянием возделываемых сортов (Воронкова, Сидорина, 1974; Христов и др., 2005; Сибикеев, Крупнов, 2007; Мешкова и др., 2008). В начале распространение инфекции ржавчины на посевах нового устойчивого сорта

резко снижается, но впоследствии происходит отбор соответствующих вирулентных рас и биотипов патогена, быстрое распространение которых приводит к потере устойчивости нового генотипа.

Для создания прочного барьера защиты пшеницы от бурой ржавчины особую значимость представляет генетическое разнообразие возделываемых сортов. Преодоление паразитом устойчивости возделываемых сортов происходит тем быстрее, чем больше площадь посева, занятая сортами, имеющими один и тот же ген устойчивости. Классическим примером этому в России в конце 1960-х годов является широкое возделывание на Северном Кавказе сортов Аврора и Кавказ с геном устойчивости *Lr26*. Потеря устойчивости к ржавчине сортами Аврора и Кавказ обусловлена рядом сложившихся обстоятельств. Ко времени внедрения этих сортов в производство в Западной Европе уже выращивались сорта с транслокацией 1В-1R, несущей ген *Lr 26*. В популяциях патогена западно-европейских стран происходил отбор клонов, вирулентных к сортам с этим геном устойчивости. Споры гриба могли быть перенесены воздушными потоками из Западной Европы в восточном направлении. Сорт Кавказ в короткое время распространился на больших площадях в СССР и ряде стран Восточной Европы, что привело к формированию мощного селективного фона для накопления вирулентных клонов. Сложившиеся погодные условия создали благоприятные возможности для сильнейшего поражения сорта Кавказ в 1973 году (Новожилов и др., 1998).

Аналогичным примером служит потеря эффективности гена *Lr19* в Поволжье в конце 1980 годов и гена *Lr9* в западноазиатских регионах РФ в 2008 г. (Сибикеев, Крупнов, 2007; Мешкова и др., 2008).

Первый сорт Л503 с геном *Lr19* был включен в Государственный реестр в 1993 г., и в последующий период число сортов с этим геном стало увеличиваться. В середине 1990-х гг., когда посевные площади под этими сортами превысили 100 тыс. га, защитный эффект гена *Lr19* был преодолен. В настоящее время вирулентность к гену *Lr19* регистрируется как в регионах возделывания сортов с этим геном, так и за пределами (Гультяева, Садовая, 2014).

По мнению О.В. Ивановой (2013), «заметные колебания частоты встречаемости клонов вирулентных к *Lr19* в популяциях бурой ржавчины в Поволжье в 2010 годах объясняются еще и тем, что в селекционном арсенале по-прежнему используются доноры и источники устойчивости с геном *Lr19*, а в производстве возделываются сорта с данным геном. Поэтому следует ожидать дальнейшее нарастание клона *pp19* и, следовательно, снижение эффективности гена *Lr19*».

Сорта с геном *Lr9* в Государственном реестре преимущественно рекомендуются для выращивания в Западно-Сибирском и Уральском регионах. Первый сорт Терция начали возделывать в Западной Сибири с 1995 г. До определенного времени считалось, что этот и другие устойчивые сибирские сорта защищены геном *Lrtr*, отличным от всех известных эффективных генов. С использованием гибридологического анализа и молекулярных маркеров Л.Г. Тырышкин и соавторы (2006) показали, что ген *Lrtr* идентичен гену *Lr9*. В 2008 г. это было подтверждено фитопатологическим тестом, когда в Западной Сибири появились изоляты, вирулентные к гену *Lr9* (Мешкова и др., 2008).

На Урале первые устойчивые к бурой ржавчине сорта яровой пшеницы Квинта и Дуэт с геном *Lr9* созданы в ЧНИИСХ в 1999–2000 гг. Полученные на их основе гибриды широко использовали в последующих скрещиваниях, что обусловило дальнейшее распространение гена *Lr9* во многих современных сортах уральской селекции (Челяба 2, Памяти Рюба, Челябинка юбилейная, Челябинка ранняя, Челябинка степная, Чебаркульская 3). Высокая концентрация сортов с геном *Lr9*, возделываемых в Уральском и Западно-Сибирском регионах Российской Федерации, привела к появлению в 2007 г. новых вирулентных рас (Мешкова и др., 2008), и к середине 2010 гг. стала очевидна окончательная потеря эффективности данного гена (Тюнин и др., 2017). Тем не менее, в Госреестр ежегодно включаются сорта с ним, что не способствует улучшению фитопатологической ситуации с бурой ржавчиной в регионе. Озимые сорта – носители гена *Lr9* выращиваются преимущественно в центральных регионах РФ и до настоящего времени относятся к группе устойчивых. Однако в случае

несоблюдения оптимальных площадей, занятых этими сортами, их устойчивость может быть также утрачена (Гульятеева, Садовая, 2014).

О снижении эффективности гена *Lr23* и его пригодности для использования в селекции впервые было заявлено в конце 1980 г. (Михайлова, 1981). Это было вызвано внедрением в производство во многих регионах сортов отечественной селекции с геном *Lr23*. По данным Т.Г. Одинцовой и Х. Пеуша (1984), ген *Lr23*, перенесенный в мягкую пшеницу из генома твердой пшеницы, обеспечивает этим сортам довольно высокий уровень горизонтальной устойчивости. Несмотря на поражаемость в фазе проростка и довольно высокую частоту клона вирулентности P23 в популяции, сильного развития заболевания на них не происходит.

А.И. Жемчужина и Е.Д. Коваленко (2012), проанализировав расовый состав *P. triticina* в европейских регионах России и Западной Сибири в 2010 годах, показали значительные различия в структуре популяций в данных регионах. В европейской части широкую представленность имели расы – PGTT, RVPT, HDTT, TVPT, вирулентные к *Lr1*, *Lr2c*, *Lr3a*, а в Западно-Сибирском – ТВТТ, TLPT и ТВРТ, вирулентные *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*. По мнению авторов, это объясняется преобладанием в Центральном регионе сортов озимой пшеницы с генами *Lr1* и *Lr3a*, в Западной Сибири – с геном *Lr2a*.

Все примеры потери устойчивости описанных выше *Lr*-генов указывают на необходимость идентификации генов устойчивости у новых российских сортов пшеницы. Это позволит оценить возможные изменения в структуре популяции патогена и установить причину потери их устойчивости.

Исследования вирулентности патогена на дикорастущих злаках

Наряду с изучением структуры популяций возбудителя бурой ржавчины на мягкой пшенице в России и за рубежом в 1930-2000 гг. широко проводились исследования вирулентности патогена на дикорастущих злаках. Оценена их роль в сохранении и накоплении инфекции, а также влиянии на состав популяции по вирулентности. Сорокина Г.К. (1981) при изучении роли дикорастущих злаков в

Нечерноземной и Центрально-Черноземной зонах и прилегающих к ним областях Поволжья определила, что они не имеют существенного значения в накоплении инфекции гриба на европейской территории. При этом в зоне возделывания яровых сортов пшеницы такие злаки как *Elytria intermedia* subsp. *trichophora* и *Psathyrostachys juncea* способны играть определенную роль в передаче инфекции пшенице.

Н.А. Бударина (1955) показала, что в Крыму резерваторами бурой ржавчины могут служить *Aegilops cylindrica* Host., костер кровельный (*Bromus tectotium* L.) и житняк узкоколосый (*Agropyron cristatum* var. *imbricatum* B.). Инфекция бурой ржавчины с этих видов успешно заражала пшеницу.

Л.Ф. Русаков установил, что в течение ряда лет в районе Омска урединии появлялись на пшенице раньше, чем эцидиальная стадия на василистнике. Аналогичными были наблюдения В.А. Брызгаловой в Восточной Сибири, которая установила, что в данных условиях сорняк лещица (*Isopyrum fumariodes*) может служить промежуточным хозяином для *P. triticina*. В.П. Голубинцева отмечала, что это растение – типичный рудеральной сорняк, который может образовывать обильные заросли на парах и единично регистрируется в посевах. В сводке о специфических сорняках Сибири она указывала, что *I. fumariodes* встречается в степях Западной Сибири и Красноярском крае (от широты Енисейска до Саян), в степях Восточной Сибири, в Забайкалье, Амурской и Уссурийской обл., в северной Корее, северной Монголии, на Южном Урале, в Якутии (район Якутска, Вилюйска, Алдана). Н.А. Плотникова показала, что лещицу в 1930-х годах обнаруживали и в Западной Сибири, однако конкретно не была выяснена ее роль, как носителя эцидиальной стадии *P. triticina* (цит. по Мурашкинский, 1938).

А.А. Эльчибаев (1972) изучил влияние промежуточного растения-хозяина на формирование популяции *P. triticina* в Северном Казахстане. Показано, что лещица дымянковидная не имеет широкого распространения в Северо-Казахстанской области. При этом показано, что в диких ценозах и на посевах пшеницы, примыкающих к закустаренным лугам и березовым колкам, широко произрастает василистник простой (*Thalictrum simplex* L.), и на нем ежегодно с

мая по сентябрь наблюдается образование эциопустул. При перекрестном заражении доказано, что североказахстанская популяция бурой ржавчины может формировать эцидиальную стадию на василистнике, а эциоспоры с него способны поражать пшеницу. Наряду с этим показано, что резерваторами бурой ржавчины в Казахстане могут быть дикие злаковые травы *Bromus rectorium* L., *Achnatherum splendens* (Trin.), *Aegilops cylindrica* Host., *Agropyrum pectiniforme* и др. С дикорастущих злаков выделено пять физиологических рас бурой ржавчины – 13, 19, 20, 72 и 77 (Куликова, Борисенко, 1967).

А.Н. Борисенко (1970) при изучении популяций *P. triticina* на дикорастущих злаках в Казахстане, Киргизии и Западной Сибири выявил на них 10 рас, и все эти расы встречались также на пшенице. Был сделан вывод, что дикорастущие злаковые травы могут быть источником и местом сохранения инфекции в этих регионах.

В результате многолетних исследований *P. triticina* на Дагестанской опытной станции ВИР показано, что популяцией этого гриба является группа клонов, паразитирующая в течение всего года на пырее и других многолетних злаках и лишь сезонно распространяющаяся на эфемерные злаки и пшеницу. Генотипическое разнообразие клонов ржавчины на диких злаках имеет широкий диапазон. Показано, что по мере перехода ржавчины с диких видов на пшеницу и в процессе развития болезни на ней накапливаются более вирулентные клоны гриба (Михайлова, 1973; Берлянд-Кожевников и др., 1978). Промежуточные растения-хозяева (*Thalictrum* spp., *Anchuga* spp.) также произрастают в условиях Дагестана, и на них наблюдали эцидиальную стадию гриба. При этом эции на растениях-промежуточниках появлялись, когда на растениях пшеницы, эгилопсов и пырея уже наблюдали урединиопустулы. Искусственное заражение проростков различных видов пшеницы в лабораторных условиях не было успешным, в связи с чем предположили, что половая стадия в жизненном цикле гриба в условиях Дагестана не имеет большого значения (Берлянд-Кожевников и др., 1978).

К.М. Абдуллаев с соавторами (1985) показали, что на пшенице и тритикале паразитирует единая, сходная по составу клонов популяция *P. triticina*. На

октоплоидной тритикале паразитируют более вирулентные изоляты, что связано со снижением уровня ее горизонтальной устойчивости в сравнении с мягкой пшеницей и гексаплоидной тритикале.

Случаи полного цикла развития *P. triticina* на видах *Thalictrum* spp. спорадически отмечали в Португалии (D'Oliveira, Samborski, 1966), Италии (Casulii, Siniscalco, 1987), Испании (Young, D'Oliveira, 1982) и США (Levine and Hildreth, 1957). При этом чаще отмечается незначительная роль видов *Thalictrum* в жизненном цикле гриба (Brown, Johnson, 1949; Kolmer, 2013).

S.C. Bhardwaj с соавторами (2013) выявили существенные различия по признаку вирулентности между изолятами бурой ржавчины, выделенными с полбы и мягкой пшеницы. Адаптация гриба к *T. dicoccum* происходила менее успешно, чем к мягкой пшенице. Аналогичные сведения получены для патогена на тетраплоидном виде *T. dicoccoides* (Manisterski et al., 2000; Kosman et al., 2014) и на диплоидном *Ae. speltoides* (Yehuda et al., 2004). Изоляты, паразитирующие на *Ae. speltoides* в Израиле, были авирулентны к гексаплоидным и тетраплоидным пшеницам. Во многих исследованиях отмечены существенные различия между изолятами *P. triticina* на твердой и мягкой пшенице (Ordoñez, Kolmer, 2007; Mantovani et al., 2010).

Мониторинг вирулентности популяций *P. triticina* был и остается основным наиболее доступным и информативным фенотипическим методом, который позволяет оценить эволюцию популяций патогенов в ответ на селекцию генов устойчивости хозяина (McCallum et al., 2016).

Несмотря на то что маркеры, характеризующие вирулентность, широко используются при изучении облигатных паразитов, к которым относятся ржавчинные грибы, они имеют ряд ограничений (Peever et al., 2015).

1) Анализ частот генов вирулентности по реакции растений-дифференциаторов основан на принципе «ген-на-ген» Флора, однако в ряде случаев имеются исключения из принципа моногенного взаимодействия паразита и хозяина (Дьяков, Левитин, 2018). Такие случаи были продемонстрированы для

изолятов *P. triticina* с вирулентностью (авирулентностью) к линиям с генами *Lr3* и *Lr2*, которые представлены серией аллелей (Samborski, Dyck 1968, 1976; Bolton et al., 2008).

2) Изменчивость популяции по вирулентности почти всегда определяется с точки зрения фенотипа вирулентности, а не генотипа, а это означает, что частоты вирулентности могут быть определены не для всех генов вирулентности патогена (Kolmer, 1992).

3) Действие эволюционных факторов для популяций ржавчинных грибов имеет особое преломление вследствие тесного их взаимодействия с растением-хозяином (Михайлова, 2006). Фенотипы вирулентности являются объектами жесткого отбора используемыми сортами (Kolmer, 1993), что ограничивает ценность этих маркеров для исследования генетики популяций (Leung et al., 1993, McDonald, McDermott, 1993). Кроме того, на смеси генотипов хозяина (селекционных и коллекционных посевах) развивается более полиморфная популяция паразита, чем на чистой линии (производственных посевах), что также существенно отражается на результатах анализа вирулентности (Левитин, Мироненко, 2016).

4) В разные годы и в разных местностях результаты могут варьировать под влиянием внешних условий (Fry et al., 1992, Kolmer, 1992, Leung et al., 1993). Шопина В.В. (1966) показала, что раса 113 встречается в основном в зонах более прохладного климата, тогда как раса 116 зарегистрирована преимущественно в зонах с более теплым климатом. Изучение этих рас показало, что они имеют и различный характер прорастания урединиоспор и заражения растений при повышенных и пониженных температурах. Т.И. Федотова с соавторами (1972) показали, что при повышенных температурах (25-30 °C) раса 57 начинает давать показатели, свойственные расе 77. Так же ведут себя расы 41, 149 и 116.

Все эти факторы способствовали совершенствованию методических подходов в изучении популяций фитопатогенов и подбору новых селективно-нейтральных маркеров.

1.3 ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *PUCCINIA TRITICINA* ПО ИЗОЗИМНЫМ СПЕКТРАМ

В 1980-1990 гг. для анализа популяций возбудителя бурой ржавчины были апробированы неселективные биохимические маркеры, в частности электрофоретические спектры изозимов. Аллельные вариации были найдены для EST2 (эстераза), GOT (глутаматоксалааттрансаминаза), PGM2 (фосфоглюкозомутаза). Все другие ферменты были мономорфны: bGLU (b-глюкозидаза), LAP (лейцин аминопептидаза), MDH (малат дегидрогеназа), PGI (глюкозофосфат изомераза), TPI (триозофосфат изомераза), либо недостаточно четки для точной оценки: ACO (аконитаза), GPUT (глюкозо-1-фосфатуридилтрансфераза), MDR (менадион ре-дуктаза), PEP (пептидаза), UMB (метилумбеллиферил эстераза) (Burdon, Marshall, 1983).

При использовании изозимного анализа для изучения популяций *P. triticina* и *P. graminis* в Австралии был выявлен низкий уровень полиморфизма и гетерозиготности по изозимным системам у обоих видов грибов по сравнению с анализом вирулентности (Burdon et al., 1983). J.J. Burdon и A.P. Roelfs (1985) выявили вариабельность по одному из десяти изозимных локусов у изолятов *P. triticina* из Северной Америки. Только два изозимных генотипа были определены в наборе из 45 изолятов, принадлежащих к девяти различным фенотипам вирулентности. В целом популяция патогена из Северной Америки, также как и Австралии, имела низкую изозимную вариабельность, что указывает на определенное ограничение в использовании данных маркеров для характеристики популяций возбудителя бурой ржавчины.

1.4 ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *PUCCINIA TRITICINA* ПО ДНК-ПОЛИМОРФИЗМУ

Преимущество использования в популяционных исследованиях молекулярных маркеров (белковых и нуклеиновых) в том, что они не подвержены

влиянию окружающей среды (селективно нейтральны) и более информативны, то есть полиморфны (Kolmer, 2013). На использование молекулярных (ДНК) маркеров в популяционных исследованиях фитопатогенов возлагаются большие надежды в плане изучения микроэволюции популяций патогена, дальнейшей разработки концепции патотипа, более точной оценки генетической изменчивости в популяциях, установления относительного вклада сексуальной и асексуальной репродукции в структуру популяции, мониторинга специфичных генотипов в полевых экспериментах (Михайлова и др., 2003). Молекулярные маркеры, незаменимы при изучении путей миграции организмов, формировании единых эпидемиологических территорий, возникновении новых ареалов (Burdon, 1993; Дьяков, 1998).

ДНК-полиморфизм: RAPD-анализ. С середины 1990 г. были предприняты попытки диверсифицировать подходы к изучению структуры популяций *P. triticina* с использованием молекулярных маркеров. Одним из первых был для этого использован RAPD-анализ (случайно амплифицированная полиморфная ДНК). Данный метод основан на полимеразно-цепной реакции (ПЦР) ДНК организма со случайными короткими (10 н.п.) олигонуклеотидами (праймерами) с последующим фракционированием амплифицированных фрагментов ДНК при помощи электрофореза (Williams et al., 1990). Для проведения RAPD-анализа не требуется знания нуклеотидной последовательности тестируемой ДНК при конструировании праймеров, поскольку используют праймеры со случайной нуклеотидной последовательностью. Число таких праймеров практически бесконечно. Для RAPD-анализа достаточно очень малого количества ДНК (измеряемого в нг), не требующего дополнительной очистки. Фактически используют грубые клеточные лизаты. Например, 200 нг ДНК, получаемых из 20 мг уредиоспор *P. striiformis* f. sp. *tritici* (Chen et al., 1993), слишком мало для проведения стандартной рестрикции, но достаточно для нескольких сотен амплификаций. RAPD-маркеры доминантны и не могут обнаружить гетерозиготы. Для гаплоидных грибов этот факт не создает проблемы. Для диплоидов и дикарионов, к каковым относятся ржавчинные грибы, этот недостаток RAPD-

маркеров преодолевается увеличением анализируемой выборки патогена и использованием большего числа праймеров, то есть увеличением количества полиморфных ДНК маркеров. RAPD-метод позволяет оценить большое количество изолятов за сравнительно короткое время (Михайлова и др., 2000, 2003).

С использованием RAPD-маркеров проведены исследования структуры популяций *P. trititcina* в Канаде (Kolmer et al., 1995), в Западной Европе (Park et al., 2000), Израиле (Kosman et al., 2004) и России (Кудинова и др., 2010; Кудинова, 2011; Гультяева и др., 2011; Gulytaeva et al., 2009, 2012).

Для изучения популяций *P. trititcina* RAPD-анализ впервые был использован в Северной Америке в середине 1990 годов (Kolmer et al., 1995). С его использованием подтверждена гипотеза о наличии в Канаде двух географических популяций патогена, выдвинутая ранее по результатам мониторинга вирулентности. При изучении коллекций *P. trititcina* в Канаде показана значительная корреляция между определенными группами фенотипов вирулентности с некоторыми молекулярными фенотипами (коэффициент корреляции составил 0.58) (Kolmer et al., 1995). Для решения вопроса, определяется ли эта корреляция сцеплением генов вирулентности с ДНК маркерами или асексуальной репродукцией отдельных клонов, сравнили гаметическое неравновесие по этим признакам в бесполой и половой популяциях гриба. С помощью набора моногенных линий сорта Thatcher провели сравнительный анализ состава фенотипов вирулентности и RAPD в популяции *P. trititcina*, воспроизведенной половым и бесполом способом. Показано, что при полном цикле развития патогена с участием промежуточного хозяина частота клонов, вирулентных к большинству моногенных линий выше, чем при бесполом размножении. Это указывает на то, что многие локусы вирулентности существуют в гетерозиготном состоянии. Мейотическая рекомбинация, происходящая при полном цикле развития патогена, нарушает ассоциацию признаков и увеличивает разнообразие (Liu, Kolmer, 1998).

При анализе обширной коллекции изолятов *P. triticina* широкого географического происхождения (Австралия, Новая Зеландия, Европа, Америка, Азия и Африка) также показана высокая информативность RAPD маркеров для характеристики внутривидового полиморфизма (Kolmer, Liu, 2000).

Иную ситуацию наблюдали R. Park с соавторами (1996) при анализе популяций гриба из стран Западной Европы. По вирулентности к генам *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka* и *Lr30* почти все изоляты были размещены в 2 группы. Однако внутри каждой группы был выявлен значительный ДНК-полиморфизм, что указывало на отсутствие тесного родства между изолятами внутри каждой группы, которое можно было бы предположить, исходя лишь из анализа вирулентности. Только для одного патотипа, который широко распространен во Франции, была показана четкая корреляция между патогенностью и RAPD-анализом. Этот патотип был занесен из Марокко, где он развивается преимущественно на *T. durum*.

Российские популяции возбудителя бурой ржавчины с использованием RAPD-маркеров были изучены в ВИЗР и ВНИИБЗР. О. А. Кудинова (2011) с использованием трех RAPD праймеров (UBS 450, UBS 517 и OPA 18) оценила полиморфизм популяций возбудителя бурой ржавчины, собранных в Северо-Кавказском регионе в 2007-2009 гг., и показала различия между образцами популяций в ряде зон. Дополнительно ею был проведен сравнительный анализ популяций патогена из Северного Кавказа и Ленинградской области, в результате которого выявлены существенные различия между географическими коллекциями патогена (Кудинова и др., 2010). Результаты исследований российских популяций *P. triticina* с использованием RAPD-маркеров, проведенные в ВИЗР, будут представлены в главе 6.

УП-ПЦР метод, разработанный одновременно с RAPD (Российский патент, 1989; Булат, Мироненко, 1996), в общих чертах сходный с RAPD, впервые был использован для анализа популяций мицелиального фитопатогенного гриба *Cochliobolus sativus* (Булат, Мироненко, 1993). Показано, что эти маркеры также пригодны для анализа популяций любых других грибов, в том числе и популяций

P. triticina (Gulyaeva et al., 2009, 2012; Zhang et al., 2015). В анализе популяций возбудителя бурой ржавчины в Китае при использовании 7 УП ПЦР праймеров выявлен полиморфизм по 41 фрагменту (85,42%) (Zhang et al., 2015). В исследованиях, проведенных в ВИЗР (Gulyaeva et al., 2009, 2012), только один из пяти используемых УП ПЦР праймеров (AS4) оказался полиморфным при анализе российских изолятов *P. triticina* (Gulyaeva et al., 2012; Гультяева, 2013).

Высокая чувствительность RAPD маркеров к изменениям условий реакций и возможность сравнения только фрагментов амплификации из одной ПЦР реакции является ограничением для широкого использования данного метода в популяционных исследованиях.

ДНК-полиморфизм: AFLP-анализ. В начале 2000 годов для анализа популяций возбудителя бурой ржавчины был апробирован AFLP-анализ (полиморфизм длин амплифицированных ДНК-фрагментов). AFLP-маркеры, как и RAPD, относятся к группе доминантных маркеров. Преимуществом AFLP по сравнению с RAPD является воспроизводимость результатов и уровень выявления полиморфизма. Однако для его проведения требуются более дорогие расходные материалы. F.J. Keiper с соавторами (2003) сравнили информативность молекулярных маркеров, полученных методами, основанными на ПЦР (AFLP, SAM (селективно амплифицированные сателлиты), S-SAP (полиморфизм специфично амплифицированных последовательностей ДНК)) для идентификации видов ржавчинных грибов и изучения их внутривидового разнообразия. Был сделан вывод, что все маркеры удовлетворительно дифференцировали виды грибов, однако разнообразие внутри групп изолятов одного вида, определяемое всеми этими методами, было низким.

С использованием AFLP-маркеров проведены ограниченные исследования популяций *P. triticina* в Канаде (Kolmer, 2001), Германии, Эфиопии (Mebbrate et al., 2006) и Иране (Dadrezai et al., 2013).

В 2000 г. J. Kolmer (2001) изучил коллекцию изолятов *P. triticina* (97 шт.), полученную из восточных регионов штатов Ontario и Quebec, а также Manitoba, Saskatchewan и Alberta. Все изоляты были охарактеризованы по вирулентности с

использованием 22 почти изогенных *Lr*-линий Thatcher и по AFLP полиморфизму с использованием 10 пар праймеров. Определено 37 фенотипов вирулентности и 69 молекулярных. Выявлена умеренная корреляция между результатами дифференциации изолятов с использованием двух анализов ($r=0.53$). Все вирулентные к *Lr17* изоляты из штата Manitoba и Saskatchewan имели AFLP фенотипы, существенно отличающиеся от других изолятов из этих регионов, авирулентных к *Lr17*. Это указывало на то, что вирулентные к *Lr17* расы были занесены в регионы Великих равнин из других популяций. Результаты с использованием AFLP-маркеров, согласовывались с полученными ранее по признаку вирулентности (Kolmer, 1999) и RAPD маркерам (Liu, Kolmer, 1998).

S. A. Mebrate с соавторами (2006) изучили AFLP полиморфизм у 43 изолятов *P. triticina* из Эфиопии и Германии. По географическому происхождению коллекции были распределены в три группы: 1) изоляты из центральной Эфиопии, 2) южной и юго-восточной Эфиопии и 3) Германии. Показано, что изоляты из Центральной Эфиопии существенно дифференцировались от всех изученных, что могло быть связано с доминированием посевов твердой пшеницы на данной территории.

S.T. Dadrezaie с соавторами (2013) изучили генетическую структуру по AFLP полиморфизму иранских популяций *P. triticina* (86 изолятов), собранных в 2009 г. По географическому происхождению изоляты объединились в три группы. Высокая генетическая изменчивость выявлена внутри данных групп (97%) и низкая между группами (3%). Существенный генный поток определен между всеми иранскими популяциями.

Дороговизна и методические сложности при проведении AFLP-анализа обуславливают ограничение для массового применения этого метода в популяционных исследованиях.

ДНК-полиморфизм: микросателлитный анализ (SSR). Наибольший прорыв в молекулярных исследованиях *P. triticina* произошел в 2000 годах, чему способствовало секвенирование ДНК нескольких изолятов гриба (Duan et al., 2003), выявление микросателлитных повторов в геноме и конструирование на

основе этого SSR-праймеров, эффективных в определении внутривидового полиморфизма популяций данного патогена (Szabo, Kolmer, 2007). SSR (микросателлитные) маркеры являются кодоминантными и могут выявлять различия между гомозиготными и гетерозиготными генотипами по сравнению с RAPD и AFLP-маркерами. С использованием SSR-маркеров был изучен полиморфизм популяций *P. triticina* в Северной и Южной Америке (Ordonez, Kolmer, 2009; Ordonez et al., 2010; Wang et al., 2010), в Западной Европе (Goyeau et al., 2007; Mantovani et al., 2010; Kolmer et al., 2013), в Средней и Центральной Азии, Закавказье (Kolmer, Ordonez, 2007; Kolmer et al., 2011), Южной Африке (Visser et al., 2012) и в России (Kolmer et al., 2015; Гультяева и др., 2017).

Большинство молекулярных исследований возбудителя бурой ржавчины пшеницы выполнены в Cereal Disease Laboratory в США (штат Миннесота). С использованием 23 SSR-маркеров были генотипированы популяции *P. triticina* широкого географического происхождения (Северная и Южная Америка, Западная Европа, Средняя Азия, Ближний Восток, Северная и Южная Африка) (Kolmer, Ordoñez, 2007, Mantovani et al., 2010; Kolmer et al., 2011, 2013, 2015, 2017, 2018; Ordoñez, Kolmer, 2009; Ordoñez et al., 2010).

М. Е. Ordoñez с соавторами (2010) изучили 148 монопустульных изолятов *P. triticina* из США и Канады в 1980-2005 гг. В результате кластерного анализа выявлено несколько умеренно различающихся групп, которые коррелировали с группами по вирулентности. Показано, что изоляты, авирулентные к *Lr14a* и *Lr20*, частота которых стала увеличиваться в североамериканских популяциях с 2003 г., появились в результате мутации, а не были заносными, как это предполагалось ранее.

Аналогичные исследования были проведены для южноамериканских популяций *P. triticina* (Ordoñez et al., 2010). В исследования включили 130 изолятов *P. triticina* из Аргентины, Бразилии, Чили, Перу и Уругвая, полученные в 1990-2008 гг. SSR-анализ не выявил существенных различий между изолятами из разных стран. Более того, определено высокое генетическое сходство между северо- и южноамериканскими изолятами, что указывало на общее их

происхождение на обоих континентах. По мнению авторов, это обусловлено заносом спор с Европейского континента на Южноамериканский, и затем на Североамериканский. Наличие общих фенотипов вирулентности, найденных в США в 1996 г. и в Уругвае в 1999 г., которые имели близкородственные SSR-генотипы, подтверждало межконтинентальную миграцию патогена. На основании этих сведений были внесены коррективы в стратегии защиты пшеницы на Североамериканском континенте (Ordonez et al., 2010).

Наряду с северо- и южноамериканскими популяциями *P. triticina*, в Cereal Disease Laboratory были охарактеризованы образцы популяций, собранные в середине 2000 гг. в Северном и Южном Казахстане, Узбекистане, Таджикистане, Кыргызстане, Азербайджане, Грузии и Армении (Kolmer, Ordoñez, 2007). Определено высокое сходство между коллекциями изолятов патогена из Азербайджана, Грузии, Армении, Узбекистана, Таджикистана, Кыргызстана и отличие этой группы от изолятов из Северного и Южного Казахстана. Предполагается, что это связано с наличием географического барьера – Тянь-Шаньского горного массива, который непрерывно пролегает вдоль границы между Южным Казахстаном и Кыргызстаном и, частично, по границе между Узбекистаном и Южным Казахстаном. Все изученные азиатские и кавказские популяции отличались от дополнительно включенных в анализ североамериканских изолятов и западноевропейских с твердой пшеницы.

Аналогичные исследования были проведены для популяций Центральной Азии и Ближнего Востока (Kolmer et al., 2011). Изучены коллекции *P. triticina*, собранные в Израиле, Эфиопии, Турции и Кении в 1990-2000 гг. Согласно микросателлитному анализу изученные изоляты распределились в четыре группы, две из которых были наиболее представленными. Изоляты, вошедшие в них, имели фенотипы вирулентности, характерные для изолятов с мягкой пшеницы. Две другие менее представленные группы включали изоляты, паразитирующие на твердой пшенице.

При изучении популяций *P. triticina*, собранных в Пакистане и Бутане в 2008-2014 гг., показано их высокое сходство между собой, а также с популяциями

из Турции, Европы, Центральной и Средней Азии, Северной и Южной Америки. На основании этого авторы делают заключение о возможной континентальной миграции гриба (Kolmer et al., 2017).

В 2010 гг. в Cereal Disease Laboratory проанализировали образцы популяций *P. triticina*, собранные в Европе (Mantovani et al., 2010; Kolmer et al., 2013). В анализ включили изоляты гриба из Германии, Франции, Испании, Венгрии, Италии, Великобритании, Румынии, Чехии, Словакии, Украины и Турции. В результате этих исследований показано существование на территории Западной Европы единой мегапопуляции гриба и ее клональное происхождение (Kolmer et al., 2012). Отмечена высокая корреляция результатов SSR-анализа и вирулентности, в отличие от RAPD-анализа, проведенного R. Park с соавторами (2001), где корреляция была очень слабой.

В этих же исследованиях охарактеризована эволюция изменчивости возбудителя под воздействием набора генетически разнородных сортов пшеницы, выращиваемых в разных странах Европы, определена возможность миграции спор со всей территории Европы и из-за ее пределов, например, из Турции.

Наряду с западноевропейскими популяциями в Cereal Diseases Laboratory проанализированы и российские коллекции гриба, собранные в 2006-2010 гг. в пяти регионах РФ: Северокавказском (Краснодарский край), Западносибирском, Волго-Вятском и Средневожском (Kolmer et al., 2015). На основании анализа полиморфизма российских популяций *P. triticina* по вирулентности и микросателлитным локусам сделан вывод об отсутствии дифференциации популяций по географическому признаку. Показано, что на территории России существует единая популяция патогена, включающая две группы изолятов, распространённые по всей территории от европейской до азиатской части. Показано клональное происхождение популяций гриба и сделано предположение о едином первичном источнике инфекции (Kolmer et al., 2015). Эти результаты расходятся с ранее полученными в России (Михайлова, Васильев, 1985; Михайлова, 1995; Сорокина, 1990; Kovalenko et al., 2010).

Независимо от Cereal Diseases Laboratory, в ВИЗР проведены аналогичные исследования, в которых были изучены коллекции изолятов, полученные из образцов региональных популяций в 2006-2015 гг. Эти результаты существенно отличались от выше представленных и подтвердили наличие нескольких групп популяций на территории России (Гультяева и др., 2017). Результаты этих исследований представлены в главе 5.

На основании широкомасштабных генетических исследований популяций *P. triticina*, проведенных Cereal Diseases Laboratory в Северной и Южной Америке, Западной Европе, Южной и Восточной Африке, Среднем Востоке, Центральной Азии, Китае, России, Пакистане, Новой Зеландии дано заключение об эволюции возбудителя бурой ржавчины (Kolmer et al., 2018). Показано, что высоким аллельным разнообразием характеризовались популяции Восточной Африки и Западной Европы, в то время как популяции из России и Северной Америки имели наименьшее разнообразие. Наибольшее число SSR-генотипов отмечено в популяциях патогена из Западной Европы и Южной Африки (81 и 75 соответственно). Во всех изученных популяциях наблюдаемая гетерозиготность была выше ожидаемой, что указывало на их клональную структуру. Согласно микросателлитному анализу внутривидовая дифференциация западно-европейских образцов популяций была существенно выше (8 групп), чем российских (2 группы).

Всего среди 831 изученного изолята со всего мира выявлено 27 SSR-генотипов, которые встречались на разных континентах. Изоляты с идентичными или близкими SSR генотипами также имели сходные фенотипы вирулентности. На основании этого сделано заключение, что межконтинентальная миграция *P. triticina* происходила ранее и происходит в настоящее время (Kolmer et al., 2018).

Наряду с изучением популяций *P. triticina*, паразитирующих на мягкой пшенице, микросателлитные маркеры были использованы для анализа изолятов патогена, обитающих на других видах-хозяевах пшеницы: *Triticum durum* и *Aegilops speltoides*, и показаны существенные различия между ними (Ordoñez,

Kolmer, 2007; Mantovani et al., 2010; Kolmer et al., 2011). Для других видов-хозяев такие исследования не проводились.

Для изучения канадских популяций *P. triticina* были сконструированы микросателлитные маркеры, отличные от применяемых в Cereal Diseases Laboratory. С использованием базы данных маркерных экспрессируемых последовательностей (EST). X. Wang с соавторами (2010) в результате анализа 7134 EST из библиотек кДНК *P. triticina* отобрали 204 EST-SSRs с минимальным числом повторяющихся нуклеотидов, которые содержали короткие ди- и тринуклеотидные повторы. На их основе были сконструированы маркеры, которые характеризовались высоким полиморфизмом и информативностью при изучении канадских популяций *P. triticina*. С их использованием подтверждено существование нескольких групп популяций на территории Канады. Сравнение результатов анализа вирулентности и микросателлитного метода показало их высокую корреляцию. Показана эффективность использования EST библиотек для подбора информативных молекулярных маркеров в генетических исследованиях *P. triticina*.

Аналогичные по типу маркеры были подобраны для изучения популяций *P. triticina* в Турции (Sipahi et al., 2015).

ДНК-полиморфизм: SNP-анализ. Все вышеописанные молекулярные маркеры используются для оценки внутривидовой и межвидовой генетической изменчивости *P. triticina*. Однако наряду с мягкой пшеницей в вегетативной фазе возбудитель бурой ржавчины может существовать и на других культурных и диких злаках из родов *Triticum*, *Aegilops*, *Elymus*, *Bromus* и др. (Bolton et al., 2008). В связи с этим возникла необходимость проанализировать дивергенцию и адаптацию гриба *P. triticina* к видам-хозяевам разной ploидности (Liu et al., 2014). Для этого был разработан новый методический подход с использованием секвенирования интрон-содержащих участков гена субъединицы РНК-полимеразы (RPB2), информативных для рода *Puccinia* SSR-локусов, а также анонимных гипервариабельных участков генома. Все последовательности и праймеры были получены и проверены относительно имеющихся для *P. triticina*

геномных библиотек. В результате отобраны наиболее полиморфные маркеры, которые были использованы для SNP-анализа коллекций изолятов с разных видов-хозяев, и определения филогенетического родства между ними (Liu et al., 2014).

Основная гипотеза исследований М. Liu с соавторами (2014) состояла в том, что изоляты *P. triticina*, паразитирующие на *Ae. speltoides*, представляют более раннюю эволюционную форму, а изоляты, вирулентные к твердой пшенице, имеют происхождение, отличное от изолятов с мягкой пшеницы. Для проверки этой гипотезы были подобраны SNP-маркеры (Liu et al., 2014), позволяющие оценить филогенетическое родство между изолятами патогена. В SNP-анализе (анализ однонуклеотидного полиморфизма) использовали 48 изолятов с мягкой пшеницы широкого географического происхождения (Центральная Азия, Европа, Ближний Восток, Северная и Южная Америка, Новая Зеландия), 20 изолятов с твердой пшеницы (Ближний Восток, Эфиопия, Европа, Северная и Южная Америка) и 2 изолята с *Ae. speltoides* (Израиль). В качестве аутгруппы для филогенетического и коалесцентного анализа в исследования включили 2 изолята *P. persistens*, собранных в Чехии и Швеции на пырее (*Elymus repens*).

В результате анализа 15 полиморфных локусов показано, что сопряженная эволюция *P. triticina* шла по вектору *Ae. speltoides* (донор генома В и цитоплазмы аллополиплоидных рядов пшеницы) – *T. durum* (эфиопские формы) – *T. aestivum* (Liu et al., 2014). Для других изолятов гриба с твердой пшеницы, имеющих широкое географическое происхождение, показана относительно недавняя дивергенция из популяций патогена, обитающих на мягкой пшенице. На филогенетическом древе изоляты с *T. durum* отдельной группой вошли в общий кластер вместе с изолятами с мягкой пшеницы. Сделан вывод, что по относительной временной шкале дивергенция *P. triticina* по специфичности к растению-хозяину произошла не очень давно. Значительный генный поток отмечен для всех изученных коллекций изолятов патогена на мягкой и твердой пшенице (Liu et al., 2014).

В настоящее время ведутся активные работы по полногеномному секвенированию ржавчинных грибов (whole genome sequencing) (Kolmer, 2013; Wu et al., 2017). Первые попытки использования данного подхода предприняты в Австралии (Wu et al., 2017). В результате ассоциативного анализа идентифицировано 302 гена, содержащих как минимум один SNP, связанный с вирулентностью *Lr20* ($p < 0,05$). Критерий Вилкоксона для парных (несвязанных) выборок показал, что разница в количестве несинонимических мутаций между группами невирулентных и вирулентных изолятов была значима ($p < 0.05$). В целом SNP анализ показал потенциальную вовлеченность эпигенетических механизмов в патогенез *P. triticina*. В связи с этим дальнейшие исследования будут направлены на выявление биологических функций предполагаемых эффекторов и механизмов регуляции генов на эпигенетическом и посттранскрипционном уровнях.

Для бурой ржавчины новизну также представляет метод RAD (RAD-GBS, Restriction site Associated DNA- Genotype by sequencing), адаптированный для платформы секвенирования нового поколения Ion Torrent. Этот метод показал высокую результативность в выявлении дифференциации *P. triticina* при анализе 112 изолятов, полученных с мягкой и твердой пшеницы, тритикале и полбы, и имеющих широкое географическое происхождение (Марокко, Тунис, Испания, Эфиопия, Чили, Пакистан, Мексика, США). Была выявлена высокая корреляция результатов SNP-анализа и вирулентности (Aoun et al., 2018).

В недалеком будущем для возбудителя бурой ржавчины, несомненно, будут разработаны новые диагностические маркерные системы, которые в режиме реального времени позволят провести быстрое обнаружение новых рас и отследить их дальнейшее распространение. В настоящее время такие диагностические системы подобраны и используются в исследованиях возбудителей стеблевой и желтой ржавчины (Eade et al., 2018).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЙ

Инфекционные образцы, представленные листьями мягкой пшеницы с урединиопустулами, были получены из 9 регионов РФ: Северо-Западного, Центрального, Центрально-Черноземного, Нижневолжского, Средневолжского, Волго-Вятского, Северокавказского, Уральского и Западно-Сибирского в 2001-2017 гг.. Информация по происхождению инфекционного материала (место сбора и сорта-источники) представлена в Приложении А (таблица А.1).

Образцы популяций *P. triticina* с видов *Triticum* и *Aegilops* были собраны в Дагестане (коллекционный посев Дагестанской опытной станции ВИР (ДОС ВИР)) в 2014 и в 2017 гг., в Новосибирске (опытное поле ИЦиг) и Северном Казахстане (опытное поле НПЦ зернового хозяйства им. А.И. Бараева) в 2014 г. (табл. 1.)

Таблица 1. Характеристика инфекционного материала *Puccinia triticina*, полученного с видов *Triticum* и *Aegilops*

Виды <i>Aegilops</i> и <i>Triticum</i>	2n	Геном	Место сбора	Образец источник инфекционного материала	Поражен ность (%)
1	2	3	4	5	6
2014 г.					
<i>Ae. tauschii</i>	14	D	Дагестан	к-856 Азербайджан	20
				к-1172 Азербайджан,	20
				к-1111 Азербайджан	20
<i>Ae. crassa 4x</i>	28	D ^c M	Дагестан	к-552 Азербайджан,	40-50
<i>T. aethiopicum</i>	28	ВА ^u	Дагестан	к-19316 Эфиопия	20
<i>T. dicoccum</i>	28	ВА ^u	Дагестан	И-622692 Германия	20
<i>T. dicoccum</i>	28	ВА ^u	Новосибирск	i:BS1E Россия	10
<i>T. dicoccoides</i>	28	ВА ^u	Новосибирск	к-61773 Россия	20
<i>T. turanicum</i>	28	ВА ^u	Дагестан	к-35579 Туркмения	20
<i>T. durum</i>	28	ВА ^u	Казахстан	Дамсинская 90 (Казахстан)	40
<i>T. durum</i>	28	ВА ^u	Казахстан	Харьковская 4 (Украина)	90
<i>Ae. juvenalis</i>	42	DM ^u	Дагестан	к-1722 Узбекистан	5
<i>Ae. trivialis</i>	42	D ^c DM	Дагестан	к-658 Узбекистан	50
				И-1349 Узбекистан	20

Продолжение таблицы 1.

1	2	3	4	5	6
<i>T. aestivum</i>	42	BA ^u D	Дагестан	Смесь сортов	80-100
<i>T. aestivum</i>	42	BA ^u D	Новосибирск	к-39218 Китай	70
<i>T. aestivum</i>	42	BA ^u D	Казахстан	Акмата 2 (Казахстан)	90
<i>T. compactum</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-35211 Турция	20-50
				к-49138 Афганистан	20-50
				к-41308 Монголия	20-50
<i>T. macha</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-28168 Грузия	20
<i>T. petropavlovskiyi</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-64828 Мехико	10-20
<i>T. spelta</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-619609 Афганистан	20
				к-19385 Украина	20
				к-56569Таджикистан	20
				к-52469Таджикистан	20
<i>T. sphaerococcum</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-619564 Ирак	20
<i>T. vavilovii</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-29533 Армения	50-70
				к-51765 Армения	50-70
2017 г.					
<i>T. aestivum</i>	42	BA ^u D	Дагестан	Донской маяк	50-70
				Гром	50-70
				Васса	100
<i>T. compactum</i>	42	BA ^u D	Дагестан	к-41428 (Монголия)	30
				к-13800 (Армения)	30
				к-28564 (Казахстан)	50
				к-56573 (Узбекистан),	30
				к-21045 (Турция)	40
				к-21047 (Турция)	30-40
				Смесь сортов	5-40
<i>T. durum</i>	28	BA ^u	Дагестан	Смесь сортов	5-40
<i>T. dicoccoides</i>	28	BA ^u	Дагестан	к-61816 (Израиль)	5-10
				к-15903 (Израиль)	5-10
				к-61817 (Израиль)	5-10
				к-17157 (Сирия)	1-5
<i>T. dicocum</i>	28	BA ^u	Дагестан	к-7497 (Россия)	5
				к-7492 (Россия)	5
<i>T. aethiopicum</i>	28	BA ^u	Дагестан	Не известен	20
<i>T. polonicum</i>	28	BA ^u	Дагестан	Не известен	15
<i>T. persicum</i>	28	A ^u B	Дагестан	Не известен	5-10
<i>T. monococcum</i>	14	A ^b	Дагестан	к-46140 (Балканы)	1-5
				к-39414 (Албания)	5
<i>Ae. tauschii</i>	14	D	Дагестан	Не известен	15-20
<i>Ae. sharonensis</i>	14	S ¹	Дагестан	Не известен	1-5
<i>Ae. caudata</i>	14	C	Дагестан	Не известен	1

Для оценки влияния выращиваемых сортов пшеницы на изменчивость популяций патогена была изучена устойчивость и генетическое разнообразие к бурой ржавчине у 294 сортов озимой мягкой пшеницы и 213 яровых, включенных в Государственный реестр селекционных достижений (1995-2017 гг.). Семенной материал сортов был получен из Всероссийского института растениеводства им. Вавилова (ВИР) и других научно-исследовательских учреждений России, а также от оригинаторов сортов.

2.2 МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *PUSCINIA TRITICINA*

2.2.1 АНАЛИЗ ВИРУЛЕНТНОСТИ

Получение монопустульных изолятов и их размножение проводили по методике лабораторного культивирования гриба *P. triticina* на отрезках листьев, помещенных в раствор бензимидазола (0,004%) (Михайлова, Квитко, 1970; Михайлова и др., 2003). Этот же метод до 2016 г использовали для проведения анализа вирулентности. В сравнении с оранжерейными методами, предложенная Л.А. Михайловой лабораторная методика позволяет с относительно малыми затратами инфекционного и растительного материала и соблюдением требований, предъявляемых к микробиологическим исследованиям, размножить инфекционный материал и тестировать вирулентность большого числа клонов гриба (Михайлова, 1996). В 2016 и 2017 гг. для проведения анализа вирулентности использовали метод оценки живых растений. 10–14-дневные проростки линий-дифференциаторов (фаза первого листа) инокулировали суспензией патогена, помещали во влажную камеру на 12-18 часов и далее инкубировали при температуре 20-24°C. Учет проводили на 8-10 день после заражения по балловой шкале E.V. Mains и H. S. Jackson (McIntosh et al., 1995), 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.

Для определения фенотипов вирулентности использовали 20 почти изогенных линий Thatcher с генами *Lr* (*TcLr*) (табл. 2). Для обозначения фенотипов набор *TcLr*-линий был разделен на пять групп, по четыре линии в каждой: I — *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*; II — *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; III— *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*, IV— *Lr2b*, *Lr3bg*, *Lr14a*, *Lr14b*; V – *Lr15*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*. Первые три группы набора соответствовали североамериканскому набору (Long, Kolmer, 1989), остальные две включали линии, эффективные для дифференциации российских популяций *P. triticina*.

Список линий-дифференциаторов (*TcLr*-линий), используемых для изучения фенотипического состава, частот вирулентности и мониторинга вирулентности в полевых условиях Северо-Запада, представлен в таблице 2.

Для изучения эффективности *Lr*-генов и частот вирулентности в фазе проростков использовали 36 *TcLr*-линий (табл. 2).

Буквенный код фенотипов (рас), частоты вирулентности и фенотипов, индексы генетических дистанций определяли с использованием пакета программ VirulenceAnalysisTool (VAT) (Kosman et al., 2008).

2.2.2 АНАЛИЗ ДНК ПОЛИМОРФИЗМА ПОПУЛЯЦИЙ *PUSCINIA TRITICINA*

Размножение изолятов для анализа молекулярного полиморфизма проводили с использованием метода лабораторного культивирования патогена на отрезках листьев, предложенного Л.А. Михайловой и К.В. Квитко (1970) (рис. 3) и модифицированного нами (рис. 4). Ранее размножение спор проводили в чашках Петри. Мы использовали более длинные отрезки листьев (5-8 см) и для размножения использовали кюветы разных размеров, что позволяло собрать больший урожай спор, чем с отрезков, культивируемых в чашках Петри.

Таблица 2. Список почти изогенных линий Thatcher и источников *Lr*-генов, используемых в популяционных исследованиях *Puccinia triticina*

Набор, используемый во всех лабораторных и полевых исследованиях	Дополнительные линии для анализа частот вирулентности и эффективности <i>Lr</i> -генов (в фазе проростков и взрослых растений)	Линии с возрастными <i>Lr</i> -генами для оценки эффективности в полевых условиях
RL6003 TcLr1	RL6004 TcLr10	RL6011 TcLr12
RL6016 TcLr2a	RL 5406 TcLr21	RL6001 TcLr13
RL6019 TcLr2b	RL 6012 TcLr23	RL5404 TcLr22a
RL6047 TcLr2c	RL6084 TcLr25	GatcherTcLr27+31
RL6002 TcLr3a	CS 2A12M Lr28	RL6086 TcLr32
RL6042 TcLr3bg	RL6080 TcLr29	RL6057 TcLr33
RL6007 TcLr3ka	KS90WGRC10 Lr41(=39)	RL6058 TcLr34
RL6010 TcLr9	KS91WGRC11 Lr42	RL5711 TcLr35
RL6053 TcLr11	RL6147 TcLr44	ER84018 Lr36
RL6013 TcLr14a	RL6144 Lr45	RL6081 TcLr37
RL6006 TcLr14b	Pavon 76 Lr47	RL6097 TcLr38
RL6052 TcLr15	CSP44 Lr48	KS86WGRC02 Lr39
RL6005 TcLr16	VL404№8677Lr49	KS89WGRC07 Lr40(=21)
RL6008 TcLr17	KS96WGRC36 Lr50	KS91WGRC16 Lr43+24
RL6009 TcLr18	Neepawa*6/Ae. speltoides F7 Lr51	Pavon Lr46
RL6040 TcLr19	RL6107 TcLr52 (=W)	
RL6092 TcLr20	98M71 Lr53	
RL6064 TcLr24	TA5602 Lrg57	
RL6078 TcLr26	RL6149 TcLr64	
RL6049 TcLr30	RL6077 TcLr67	
	RL6051 TcLrB	



Рисунок 3 – Размножение спорового материала *Puccinia triticina* в чашках Петри



Рисунок 4 Размножение спорового материала *Puccinia triticina* для микросателлитного анализа

Кюветы помещали в шкаф-инкубатор с контролируемой температурой (22°C) и освещенностью. Использование данного метода размножения позволяло на меньшей площади получить большее число монопустульных изолятов и снизить вероятность контаминации между разными изолятами.

Выделение ДНК из спорового материала гриба выполнено по методике, описанной A.F. Justesen с соавторами (2002). Модификацией метода являлось использование для деструкции спор гомогенизатора FastPrep®-24, в котором мощное восьмиобразное вертикально-угловое движение насадки с пробирками обеспечивало быстрое и эффективное их разрушение.

2.2.2.1 RAPD-АНАЛИЗ

Для проведения молекулярного анализа российских популяций *P. triticina* были протестированы 20 RAPD-праймеров, используемых в США, Канаде и Европе (402, 450, 489, 517, 521, 531, 538, 556, 180.01, 270.01, 270.09, 280.02, 270.09, 280.02, 360.04, 370.02, 370.09, 480.04, OPQ9, OPR) (Kolmer et al., 1995; Park et.al., 2000), и пять универсальных праймеров (УП-ПЦР), применяемых для генотипирования разных видов грибов (L45, 3-2, 15-19, L45 inv, AS4) (Мироненко, Булат, 2003). Наибольшую информативность показали шесть RAPD-праймеров: 450 (CGGAGAGCCC), 490 (AGTCGACCTT), 538 (TGACCTCTCC), 280.02 (CGACGCGTGC), 270.09 (GCTCTCACCG), 480.04 (CGCCACGAGC) и один УП-ПЦР праймер AS4 (TGTGGGCGCTCGACAC). Только основные полиморфные воспроизводимые фрагменты учитывались при интерпретации результатов. С использованием УП-ПЦР праймера AS4 выявляли один полиморфный фрагмент, RAPD праймеров 450, 538, 280.02, 270.09, 480.09 – два фрагмента и RAPD 490 – три фрагмента. В целом полиморфизм был оценен по 14 полиморфным продуктам амплификации. Для их обозначения использовали бинарную систему (1 - наличие фрагмента, 0 – отсутствие), и на основе этих данных для каждого изолята определяли 14-значный фенотип.

RAPD и УП-ПЦР анализ проводили в амплификаторе C1000 BioRad при следующих тепловых режимах: 94 °С — 3 мин, (92 °С — 30 с, 36 °С — 60 с, 72 °С — 60 с) — 40 циклов, 72 °С — 5 мин. и 94 °С — 3 мин, (92 °С — 50 с, 53 °С — 70 с, 72 °С — 30 с) — 30 циклов, 72 °С — 10 мин, соответственно. Реакционную смесь, содержащую 2 мкл геномной ДНК, 2 мкл ПЦР буфера (10x без MgCl₂), 1,2 и 1,6 мкл MgCl₂ (25mM) (для RAPD и УП-ПЦР соответственно), 1,6 мкл - смеси дезоксирибонуклеотидфосфатов – dNTP's (2,5 mM), 0,2 мкл фермента Taq-полимеразы (5 ед/мкл), 10 пкМ/мкл и 20 пкМ/мкл праймера (для RAPD и УП-ПЦР соответственно) доводили стерильной бидистиллированной водой до объема 20 мкл. Для выявления продуктов амплификации был выполнен электрофорез в агарозном геле, окрашенном бромистым этидием.

2.2.2.2 АНАЛИЗ ПОЛИМОРФИЗМА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ

Для проведения микросателлитного анализа оценили эффективность 23 маркеров, подобранных в Cereal Diseases Laboratory (Duan et al., 2003; Szabo, Kolmer, 2007). Отобрано 18 наиболее результативных (табл. 3). Прямые праймеры данных маркеров были помечены флуоресцентными красителями FAM, TAMRA, HEX и ROX. ПЦР проводили с использованием амплификатора C1000 BioRad при следующих условиях: 95 °С—3 мин, (95 °С—30 с, 60 °С—30 с, 72 °С—30 с) — 30 циклов, 72 °С — 5 мин. Реакционная смесь содержала 2 мкл геномной ДНК, 2 мкл ПЦР буфера (10x без MgCl₂), 1 мкл MgCl₂ (50 mM), 1,6 мкл - смеси дезоксирибонуклеотидтрифосфатов - dNTP's (2,5 mM), 0,2 мкл фермента Taq-полимеразы (5 ед/мкл), по (1,5 – 2) мкл прямого и обратного праймеров (10 пкМ/мкл) доводили стерильной бидистиллированной водой до объема 20 мкл. Перед постановкой SSR анализа определяли концентрацию ПЦР продукта в агарозном геле (по интенсивности свечения ампликона в сравнении с маркером длины) и при необходимости проводили разведение. Проба для микросателлитного анализа включала 1 мкл маркера длины (внутренний стандарт S 450); 8 мкл формамида и 1 мкл смеси ПЦР проб 3-5 образцов.

Таблица 3. Маркеры, используемые в микросателлитном анализе *Puccinia triticina*

Локус	Нуклеотидная последовательность	Литературный источник
PtSSR13	F: CGAATTCGCGTTTTATGTCC R: TGATCCAATCGAACCTAGCC	Szabo, Kolmer, 2007
PtSSR50	F: CATCGGAATGGTCTGTCTCC R: CCAAATGCTATGAGTGGAAAA	
PtSSR55	F: AGCTTACGGTCCTCAATCG R: AGTGAAAGGGGCTGGGAGT	
PtSSR61	F: CGAACTGGTACAACGCACTG R: CGCAAAAAGGCTGATCTCTG	
PtSSR68	F: GACTCAGCCCACTGCTAACC R: GATGGCGACGTATTTGGTCT	
PtSSR76	F: GCGTCGTATTTCTCGTAGC R: TTCGGACTACTGGGTAAGCA	
PtSSR91	F: ATCTTGCCTCTCAGCCATCT R: CGCCGCTCTTCATCTCTTAC	
PtSSR92	F: CCAAGGAACAGTCCACCAAG R: GAGTCGGGTAAGCCATCTGA	
PtSSR151A	F: TCATCGCACTCCACTCAGAC R: ATGCTGCCAACCTGCTC	
PtSSR152	F: CTCCTGTCCTCTTTCTGTGCG R: CCATCGCAACCAACAAACA	
PtSSR158	F: GACGACTTCGTCCTGCTGA R: GAGGAGAAGCCGTTCTGTTG	
PtSSR161	F: ACTGCCTCCTGTGCCTTCT R: TAGTCCGAGGGTGACGAAGT	
PtSSR164	F: GTGGAAGTGAGCGGAAGAAG R: GGAGATGGGCAGATGAGGTA	
PtSSR173	F: CTCAGCGACCTCAAAGAACC R: GAGACGACGGATGTCAACAA	
PtSSR186	F: GCCACGAGAAATACATAGAAATAAAA R: GGTTGTTGATGGGCTTGAGT	
RB8	F: CGCCGTTCCCATCGTTC R: TAAAACACTCCACCCACGCC	Duan et al., 2003
RB26	F: TCGTCCTGCCTACCTCTGAC R: AAAGTGCATGATCTGCATGTG	
RB35	F: ACTGCGATATCCAGTACACACAC R: TGATGGGCTCGCAGTGG	

SSR анализ проводили с использованием генетического анализатора ABI Prism 3500 (ABI-Hitachi, Япония). Для определения размеров аллелей использовали программу GeneMapper.

2.2.2.3 SNP-АНАЛИЗ (АНАЛИЗ ОЛИГОНУКЛЕОТИДНОГО ПОЛИМОРФИЗМА)

Для изучения олигонуклеотидного полиморфизма *P. triticina* протестировали 11 маркеров, представленных в исследованиях М. Liu с соавторами (2014): RPB2, ctg1, ctg5, ctg9, ctg10/2, ctg10/3, ctg12, ctg34, ctg47, ctg67, ctg84. Для этого использовали изоляты *P. triticina*, полученные с трех тетраплоидных видов *T. turanicum*, *T. aethiopicum*, *Ae. crassa* и с пяти гексаплоидных видов *T. spelta*, *T. vavilovii*, *T. petropavlovskyi*, *T. macha*, *T. aestivum*. Оптимизация протокола ПЦР включала подбор реактивов (полимераза разных фирм-производителей) и условий амплификации. В результате отобрано 6 стабильно амплифицирующихся у всех изолятов маркеров (RPB2, ctg1, ctg5, ctg34, ctg67, ctg84).

Для отработки методики подготовки проб к секвенированию использовали 24 изолята *P. triticina*, полученные с разных видов *Triticum* и *Aegilops* в Дагестане, Новосибирске и Северном Казахстане. Ввиду особой сложности изучаемого объекта, а именно по причине того, что клетки *P. triticina* являются гетерокарионами и необходимо снизить вероятность неверного прочтения при анализе гетерозиготных локусов, нами были предъявлены повышенные требования к качеству получаемых нуклеотидных последовательностей.

Секвенирующую ПЦР проводили по классическому методу обрыва цепи (Sanger et al., 1977) с использованием набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (ABI, США). Наилучшие результаты получены по трем локусам ctg1 (ctg1_90037f3 TCC AAC CAA AGC CTC GCT AGA AGT, ctg1_90897r3 TGA TCC TCA ACT GGC GAC TTG TCA), ctg5 (ctg5_873176f1 CAA GAG GAT TTG CYG CGG ATC TTT, ctg5_873771r1 CAA GTT GAG CCC AAC GCT TGA AGT), ctg84 (ctg84_268875f1 AGG TGA ATG GGT TTC CAT GA, ctg84_269551r1 ACT GTA GGC CAT GCT CCA TC). Для других локусов и гена RPB2 качество результатов нуклеотидной последовательности было неудовлетворительным ввиду высокой неспецифичности ПЦР, которая наблюдалась и у предыдущих

исследователей (Liu et al., 2014), что существенно лимитирует использование данного метода (Гультияева, Казарцев, 2018).

Определение нуклеотидных последовательностей осуществляли на генетическом анализаторе ABI PRIZM 3500 (ABI-Hitachi, Япония). Полученные последовательности редактировали в программе Vector NTI Advance 11.5.1. Выравнивание последовательностей выполняли в программе Mega 6.0 (Tamura et al., 2013). Вся полученная информация была помещена в Международную базу данных нуклеотидных последовательностей (INSD) через GenBank (CTG 84-1 MH215368-MH215391, CTG 1-3 MH215416-MH215439, CTG 5-1 MH215392-MH215415 (Гультияева и др., в печати).

Результаты нуклеотидных последовательностей, полученные нами для российских изолятов, сравнили с представленными M. Liu с соавторами (2014). Для этого из базы данных Genbank была получена информация о сиквенсах локусов ctg1-3, ctg5-1, ctg84-1 для изолятов с твердой и мягкой пшеницы из разных стран. В группу для сравнения включили следующие изоляты с *T. durum*: E4090-3; E6-1 (Эфиопия), CA1_2 (Северная Америка) и с *T. aestivum*: 04TX67 (Северная Америка), CAN71_2_96 (Канада), HG95_3_2 (Венгрия), CZ18_09 (Чехия), TUR1_1_09 (Турция), AZB1_2; AZB6_1 (Азербайджан), SKAZ16B (Южный Казахстан), TJK7_1 (Таджикистан), UZB5_2 (Узбекистан) (Liu et al., 2014). Нуклеотидные последовательности каждого локуса были конкатенированы в программе Sequence Matrix v1.7.8 (Vaidya et al., 2011). Филогенетическое дерево для мультилокусных последовательностей построено с помощью программы MrBayes v3.2 с использованием модели нуклеотидных замен GTR+G+I и генерации 1×10^6 марковских цепей методом Монте-Карло (Huelsenbeck, Ronquist, 2001).

2.2.3 СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА РЕЗУЛЬТАТОВ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для характеристики внутривидового разнообразия *P. triticina* по вирулентности использовали индексы генетических дистанций: Нея (Nei Diversity, H_s) (разнообразие по частотам аллелей), Шеннона (H) (разнообразие по фенотипам) и Космана (Kosman diversity within (KW) (комплексное разнообразие по частотам аллелей и фенотипическому составу) (Kosman et al., 2008) (табл. 4).

Для оценки межвидовых различий по вирулентности использовали индекс Нея (Nei distance, N), характеризующий генетическое расстояние по частотам аллелей (Nei, 1972), индекс Роджерса (Rogers distance, R) – по фенотипическому составу, индекс Космана (Kosman distance KBm) – по частотам вирулентности и фенотипическому составу (Kosman et al., 2008) (табл. 4). Дополнительно к ним использовали индекс генетических дистанций F_{st} , широко используемый в популяционных исследованиях, вычисление которого проводили с использованием алгоритма AMOVA в пакете программ GenAlEx.

Статистическая обработка результатов SSR-анализа выполнена с помощью пакета программ GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2012). Для характеристики внутривидовой генетической изменчивости по микросателлитным локусам использовали общепринятые в генетико-популяционных исследованиях показатели: среднее число аллелей (N_a), число эффективных аллелей (N_e), ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность, индекс фиксации (F) и индекс Шеннона (I). Оценку различий между коллекциями изолятов различного географического происхождения проводили с использованием индексов генетических расстояний: Нея (Nei genetic distance), F_{st} и R_{st} , которые были рассчитаны с помощью алгоритма AMOVA (для 999 пермутаций). Дополнительно для оценки генетических расстояний между популяциями *P. triticina* по микросателлитным маркерам и RAPD использовали индекс Космана (Kosman distance KBm).

Таблица 4. Показатели генетической изменчивости, используемые для характеристики *Puccinia triticina* по признаку вирулентности

Параметры	Литературный источник
Параметры, описывающие внутрипопуляционное генетическое разнообразие	
<p>Индекс Нея (Nei Diversity (H_s))</p> $H_s(P) = \frac{1}{k} \cdot \sum_{j=1}^k H_{S_j}(P) = \frac{1}{k} \cdot \sum_{j=1}^k [1 - q_j^2 - (1 - q_j)^2],$ <p>J=1,2,...,k к – общее число аллелей вирулентности, q_j частота аллели вирулентности, 1-q_j – частота аллели авирулентности. Для бинарной матрицы:</p> $0 \leq H_s(P) \leq \frac{1}{2}.$	Nei, 1978
<p>Индекс Шеннона нормализованный (Sh)</p> $\text{Sh}(A) = -\sum p_i \ln(p_i) / \ln(n),$ <p>где p_i - частота i-того фенотипа, n общее количество изолятов в популяции A.</p>	Shannon, Weaver, 1949; Sheldon, 1969
<p>Индекс Космана (Kosman diversity within (KW))</p> $\text{KW}(A) = \text{ASS}_{\max}(A, A) / n\lambda,$ <p>где ASS_{max} максимальное значение суммы расстояний между n сопряженными парами изолятов в популяции A, n соответствует общему числу изолятов в A, а λ - количество используемых линий дифференциаторов.</p>	Kosman, 1996; Kosman, Leonard, 2007
Параметры, характеризующие генетическую дифференциацию популяций	
<p>Индекс Нея (Nei distance, N)</p> $D = -\ln(I)$ $I = \frac{J_{xy}}{\sqrt{(J_x J_y)}}$ $J_{xy} = \sum_{i=1}^k p_{ix} p_{iy},$ $J_x = \sum_{i=1}^k p_{ix}^2, J_y = \sum_{i=1}^k p_{iy}^2$ <p>где p_{ix} и p_{iy} частоты аллелей в популяциях X и Y.</p>	Nei, 1972
<p>Индекс Роджерса (Rogers distance, R)</p> $R(A, B) = 0.5 \sum p_{Ai} - p_{Bi} ,$ <p>где p_{Ai}, p_{Bi} частоты i-того фенотипа в популяциях A и B</p>	Rogers, 1972

<p>Индекс Космана (Kosman distance KBm)</p> $KB(A,B) = ASS_{\min}(A,B)/n\lambda,$ <p>где ASS_{\min}^P минимальное значение суммы расстояний между парами равного числа изолятов из популяций А и В, $n\lambda$ – число линий дифференциаторов.</p>	<p>Kosman, 1996; Kosman, Leonard, 2007</p>
<p>F- статистика Райта, индекс F_{ST}</p> $F_{st}=1/1+4Nm,$ <p>где N эффективный размер популяции, а m степень миграции между популяциями</p>	<p>Giraud et al., 2008; Дьяков, Левитин, 2018</p>

Построение «деревьев» и группировка популяций в кластеры была выполнена с помощью алгоритмов типа UPGMA (методом нахождения ближайшего соседа, Evanno et al., 2005) в программе NTSYSpc 2.2 и с помощью опции Principal Coordinates (PCoA) в пакете программ GeneAIEx.

2.3 ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *PUSCINIA TRITICINA*

2.3.1 ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ

Оценку устойчивости изучаемых сортов озимой и яровой пшеницы проводили в фазе проростков (в лабораторных условиях) и в фазе взрослых растений (в полевых условиях).

Для изучения устойчивости в фазе проростков и фитопатологического теста использовали метод отрезков листьев и метод заражения живых растений. Инокуляцию сортов в фазе проростков проводили популяциями бурой ржавчины широкого географического происхождения и клонами, маркированными вирулентностью к генам *Lr9*, *Lr19* и *Lr26*. Характеристика используемых тест-клонов представлена в таблице 5.

Учет типа реакции на заражение проводили на 8-10 день после инокуляции по выше описанной шкале Майнса и Джексона.

Таблица 5. Характеристика тест-клонов *Puccinia triticina* по вирулентности к почти изогенным линиям Thatcher с генами *Lr*

Тест-клон	Происхождение	Вирулентность к линиям с генами <i>Lr</i>	Авирулентность к линиям с генами <i>Lr</i>
К1 (9)	Челябинская обл., 2015	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka, 9 ,10,11,14a,14b,15,16, 17,18,20,21, 30	19,23,24,26,28,29,41,42,45,47, 50,51,53,57
К2 (19)	Тамбовская обл., 2016	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,10,11,14a,14b,15,16, 17,18, 19 ,20,21, 30	9,23,24,26,28,29,41,42,45,47,50,51,53,57
К3 (26)	Краснодарский край, 2016	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,10,11,14a,14b,15,16, 17,18,20,21, 26 ,30	9,19,23,24,28,29,41,42,45,47,50,51,53,57
К4	Ленинградская обл., 2014	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,10,11,14a,14b,15,16, 17,18,20,21, 30	9, 19,23,24,29,26 (тип1-2),28,29,41,42,45,47,50, 51,53,57

Устойчивость взрослых растений изучали на опытном поле ВИР в 2007-2017 гг. (Санкт-Петербург-Пушкин) на искусственном инфекционном фоне. Для создания инфекционного фона проводили опрыскивание делянок суспензий спор изолятов, полученных из северо-западной популяции. Степень поражения бурой ржавчиной оценивали по шкале Петерсона (Методы..., 1988), а тип реакции - по шкале Майнса и Джексона. В течение вегетационного сезона проводили не менее трех учетов интенсивности поражения: первый – при появлении первых симптомов заболевания, последующие – через каждые семь дней. За основной показатель устойчивости принимали данные последнего учета, когда наблюдалось максимальное проявление болезни (Методы..., 1988).

2.3.2 ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДНК-МАРКЕРОВ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ *LR*-ГЕНОВ У СОРТОВ ПШЕНИЦЫ

Выделение ДНК проводили из листьев 7-10-дневных проростков микрометодом по методике, предложенной Edwards et al. (1991) в модификации Дорохова и Клоке (1997). Для каждого сорта анализировали смесь трех растений. Концентрация ДНК в рабочем растворе составляла 50-100 нг/мкл. Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторе MyCycler Thermal Cycler (BioRad, США).

Перед применением каждого из маркеров для скрининга пшеницы была проведена их валидация. Она включала оптимизацию условий проведения ПЦР и проверку их специфичности с использованием набора почти изогенных *Lr*-линий (50 линий), а также положительные и отрицательные контроли. Список изученных маркеров и их характеристика (согласно нашим исследованиям) представлены в таблице 6. Более подробная информация о валидации представленных в таблице 6 маркеров и протоколы их применения даны в методическом пособии «Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркеров и характеристика эффективности *Lr*-генов» (Гуляева, 2012) и в статье «Эффективность молекулярных маркеров для выявления генов *Lr35*, *Lr28* и *Lr47* у мягкой пшеницы» (Гуляева и др., 2014).

Таблица 6. Характеристика ПЦР маркеров, используемых в исследованиях

<i>Lr</i> -ген	Маркеры	Источник литературы
1	2	3
Высокоспецифичные маркеры		
<i>Lr9</i>	J13 SCS5 ₅₅₀	Schachermayr et al., 1994 Gupta et al., 2005
<i>Lr19</i>	Gb SCS265 и SCS253	Prins et al., 2001 Gupta et al., 2006
<i>Lr24</i>	Sr24 \neq 50 и Sr24 \neq 12 SCS73 SCS1302, S1326, SCOAB-1	Mago et al., 2005 Cherukuri et al., 2003; Prabhu et al., 2004 Gupta et al., 2006
<i>Lr25</i>	Lr25F20/R19	Procunier et al., 1995
<i>Lr28</i>	SCS421 ₅₇₀	Cherukuri et al., 2005
<i>Lr29</i>	Lr29F24	Procunier et al., 1995
<i>Lr41(39)</i>	GDM35	Pestsova et al., 2000; Brown-Guedira, Singh http://maswheat.ucdavis.edu/
<i>Lr47</i>	PS10	Helguera et al., 2000
<i>Lr51</i>	S30-13L/AGA7-759	Helguera 2005
<i>Lr1</i>	WR003 F/R	Qiu et al., 2007
<i>Lr10</i>	F1.2245/ <i>Lr10</i> -6/r2 Lrk10-6 Lrk10-D	Chelkowski et al., 2003 Schachermayr et al., 1997
<i>Lr20</i>	STS638	Neu et al., 2002
<i>Lr26</i>	SCM9 iag 95	Weng et al., 2007 Mago et al., 2005

Продолжение таблицы 6.

1	2	3
<i>Lr34</i>	csLV34 L34DINT9F: L34MINUSL34PLUS	Lagudah et al., 2006 Lagudah et al., 2009
<i>Lr35</i>	Sr39 F2/R3 BCD260F1/35R2	Gold et al., 1999 Seyfarth et al., 1999
<i>Lr37</i>	Ventriup/LN2	Helguera et al., 2003
<i>Lr51</i>	S30-13L /AGA7-759R	Helguera et al., 2005
Маркеры с ограниченной специфичностью		
<i>Lr19</i>	BF145935	Ayala-Navarrete et al., 2007
<i>Lr24</i>	J09 SC-H5 bars71	Schachermayr et al., 1995 Dedryver et al., 1996 Mago et al., 2005
<i>Lr50</i>	Xgwm382 WMS382	Brown-Guedira , Singh , http://maswheat.ucdavis.edu/
<i>Lr21</i>	Lr21F/R	Fritz http://maswheat.ucdavis.edu/
<i>Lr22a</i>	GWM296	Hiebert et al., 2007
<i>Lr32</i>	WMC43	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr32/index.htm Thomas et al., 2010
<i>Lr3a</i>	Xmwg798	Herrera-Foessel et al., 2007
<i>Lr38</i>	Lr38F/Lr38R	Yan et al. 2008, Shi et al., 2013,
<i>Lr35*</i>	Sr39#22r, Sr39#50s , BE500705	Mago et al., 2009
<i>Lr66*</i>	S13-R16	Marais et al., 2010
Неспецифичные маркеры (неэффективные для использования в MAC)		
<i>Lr28</i>	STS- Lr28	Naik et al., 1998
<i>Lr34</i>	Xgwm295, Xgwm130, Xbarc35	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr34/index.htm
<i>Lr1</i>	STS <i>Lr1</i> SNP <i>Lr1</i>	Feuillet et al., 1995 Tyrka et al., 2004
<i>Lr29</i>	Lr29F18	Procunier et al., 1995
<i>Lr46</i>	Xgwm259, Xbarc80	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr46/index.htm

2.3.2.1 ПОДБОР ПЦР МАРКЕРА ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ГЕНА *LR6AG*¹

Ген *Lr6Ag*ⁱ отличается от известных эффективных, переданных от пырея среднего, и широко используется в селекции в Нижнем Поволжье. В ВИЗР были предприняты попытки подобрать маркеры для идентификации гена *Lr6Ag*ⁱ¹ у сортов яровой пшеницы Белянка, Фаворит с замещением 6D(6Agⁱ) и сорта Лебедушка с комбинацией замещения 6D(6Agⁱ) и транслокацией T7DS•7DL-7Ae#1L селекции НИИСХ Юго-Востока (Сибикеев и др., 2017). У этих сортов при

электрофорезе ПЦР продукта с маркером J09 (гена *Lr24*) наблюдали продукт амплификации, незначительно отличающийся по подвижности от продукта у контрольной линии Tc*Lr24* (рис. 5).

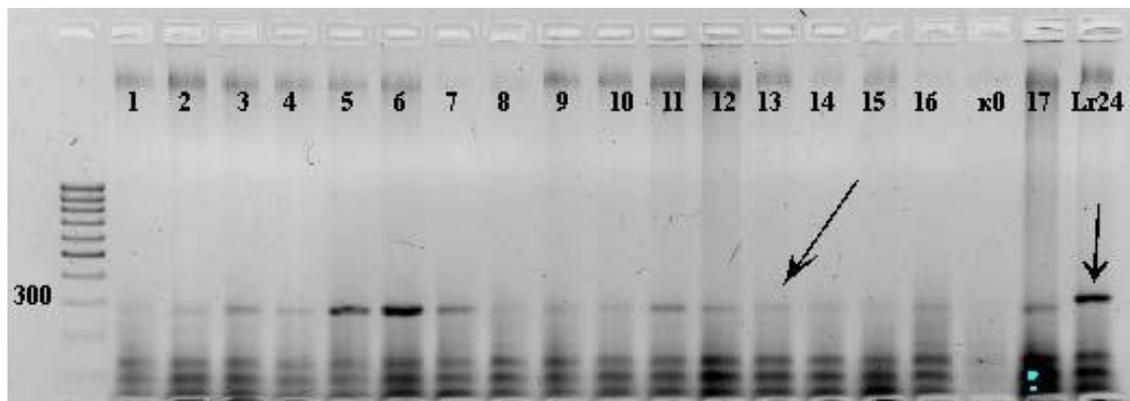


Рисунок 5 – Электрофореграмма ПЦР с маркером J09

М - маркер молекулярной массы, 1-4 –Фаворит, 5-8 – Воевода, 9-12 – Поэма, 13-16 – Беянка, 17 – Лавина, *Lr24* – линия Тэтчер с геном *Lr24*.

Продукты амплификации, полученные у линии Tc*Lr24*, сортов Беянка, Воевода, Поэма, Лавина с маркером J09 были клонированы, и затем определена их нуклеотидная последовательность. Выявлено абсолютное сходство последовательностей ампликонов у всех сортов пшеницы и их отличие от последовательности ампликона у Тэтчер с геном *Lr24* (9 замен и одна 25 инсерция) (рис. 6). На основании этой информации с использованием программы Primer-BLAST провели подбор праймеров. Всего отобрали 5 праймеров (Ф1, Ф2, Primer4a, Primer4b, Primer5) и были изучены их следующие комбинации: Ф1 + Ф2 = 203 bp, Ф1+ J09/2 = 208 bp, J09/1 + Ф2 = 272 bp, J09/1 + 4a = 269 bp, J09/1 + Primer5 = 184 bp.

Все новые маркеры первоначально были протестированы с использованием положительных сортов и линии Tc*Lr24* (рис. 7). Две пары праймеров j09/1+Ф2 =272 bp и j09/1+4a=269bp оказались наиболее информативными и специфичными. С их использованием были протестированы районированные



Рисунок 6 – Нуклеотидная последовательность продуктов амплификации у сортов Лавина, Воевода, Поэма, Беянка и линии *TcLr24*

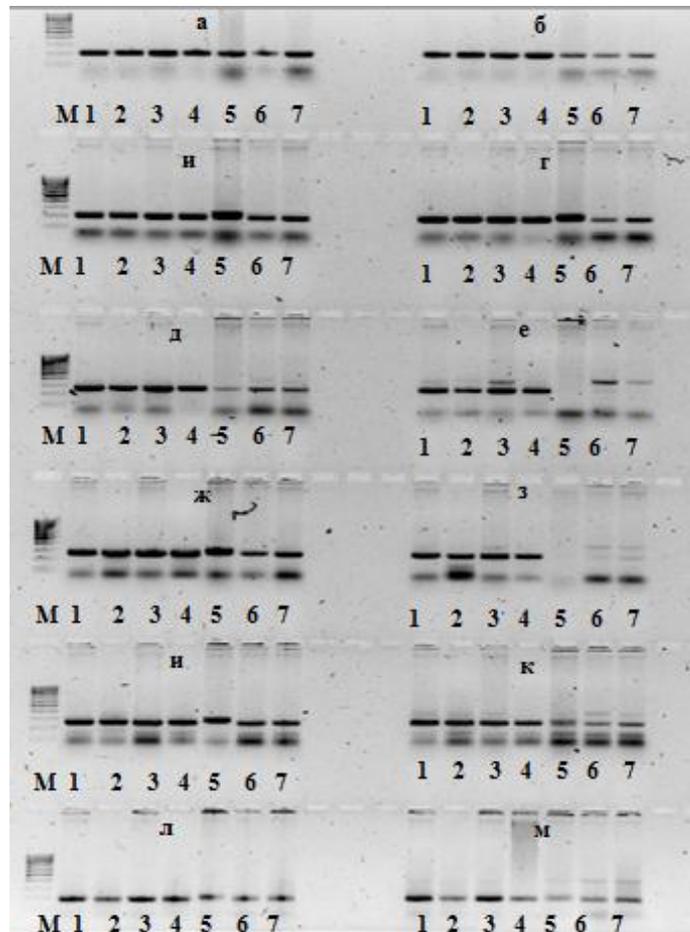


Рисунок 7 – Электорофореграмма ПЦР с использованием новых маркеров: (а) $\Phi 1 + \Phi 2 = 203\text{bp}$; (б) $\Phi 1 + j09/2 = 208\text{bp}$; (в) $j09/1 + \Phi 2 = 272\text{bp}$; (г) $j09/1 + 4a = 269\text{bp}$; (д) $j09/1 + 4b$; (е) маркер $j09/1 + 5 = 184\text{bp}$

М-маркер молекулярного веса 100bp 1-Поэма 2-Фаворит 3-Беянка 4-Воевода 5-Lr24 6-Тулайковская 7-Челяба75.

сорта мягкой пшеницы, контрольные *Lr*-линии (50 *Lr*-линий) и гибридный материал (F_2) от скрещивания сортов с геном *Lr6Agi* и восприимчивым сортом. Продукты амплификации подобранных маркеров были выявлены только у образцов с этим геном. Подобранные маркеры были использованы для скрининга изучаемых сортов озимой и яровой пшеницы.

2.3.3 МОНИТОРИНГ ЭФФЕКТИВНОСТИ УСТОЙЧИВОСТИ TCLR-ЛИНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА

56 линий Thatcher и сортов с *Lr*-генами были использованы для мониторинга вирулентности патогена в полевых условиях Северо-Запада в 2001-2017 гг. Исследования проводили на опытном поле Пушкинских лабораторий ВИР в условиях искусственного инфекционного фона. Инокуляцию линий проводили в фазу колошения методом опрыскивания растений водной суспензией патогена (10^6 спор/мл) с добавлением детергента (Твин 80). Инфекционный материал для инокуляции был представлен смесью изолятов, выделенных с сортов пшеницы, изучаемых на опытном поле ВИР, которые предварительно были охарактеризованы по признаку вирулентности. Для учета использовали 2 показателя: пораженность (шкала Петерсона, %) и тип реакции (шкала Майнса и Джексона, балл) (Методы...,1988). Для обозначения типа реакции использовали буквенную аббревиатуру, где: S – тип реакции 3-4; MR –тип реакции 1-2; MS – гетерогенный тип реакции 2-3, X. Например, оценка линии 20MR, указывала на ее пораженность 20% и тип реакции 1-2 балла.

В течение вегетационного сезона проводили не менее трех учетов интенсивности поражения: первый – при появлении первых симптомов заболевания, последующие – через каждые семь дней. За основной показатель устойчивости принимали данные последнего учета, когда наблюдалось максимальное проявление болезни (Методы...,1988). В качестве универсально восприимчивого контроля служил сорт Thatcher.

ГЛАВА 3. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ В РОССИИ ПО ФЕНОТИПИЧЕСКОМУ СОСТАВУ

В понятие "структуры" популяции *P. triticina* мы вкладываем генетическое разнообразие внутри и между популяциями патогена, выражаемое в частотах аллелей или генотипов (фенотипов), определенных с использованием молекулярных маркеров или признака вирулентности. Определение степени сходства по фенотипическому составу между спорowymi образцами популяций, собранными в различных географических точках, позволяет судить о том, принадлежат ли они к одной или разным генеральным популяциям. Появление в популяции фенотипов, характерных для другой популяции, может явиться результатом миграции спор. Знание расового состава возбудителя в разных регионах, изучение их динамики позволяет корректировать региональные селекционные программы.

Основанием для объединения популяций *P. triticina*, обитающих на пшенице, выращиваемой в разных регионах РФ, является сходство их фенотипического состава. Л.А. Михайлова (1996) в 1980-1995 гг. с использованием оригинального набора тестеров вирулентности определила существование на территории СНГ нескольких популяций гриба *P. triticina*: обширной европейской, занимающей территорию от северо-западной части РФ до Поволжья, популяцию Западной Азии (Урал, Казахстан, Западная Сибирь); популяцию Кавказа (Грузия, Азербайджан, Дагестан, Северная Осетия, Чечено-Ингушетия) и популяцию Дальнего Востока. Поволжье являлось пограничной зоной, где наблюдалось совмещение азиатской и европейской популяций гриба (Михайлова, 1995, 1996).

В 2001 г. нами был продолжен многолетний мониторинг фенотипического состава популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы в агроклиматических регионах РФ (Государственный реестр., 2017) с использованием 20 линий-дифференциаторов (TcLr-линий).

3.1 ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА *Puccinia triticina* В ЦЕНТРАЛЬНО-ЕВРОПЕЙСКИХ РЕГИОНАХ РОССИИ

Для мониторинга фенотипического (расового) состава *P. triticina* в европейской части РФ использовали инфекционный материал, собранный в Северо-Западном, Центральном и Центрально-Черноземном регионах в 2001-2017 гг.

Северо-Западный регион. Урединиообразцы *P. triticina* были собраны в Ленинградской, Псковской, Новгородской и Калининградской областях. В связи с географической отдаленностью Калининградской области (СЗ_К) от других северо-западных (СЗ), а также ее отличий по климатическим параметрам и набору выращиваемых сортов пшеницы, в таблице 7 фенотипический состав для популяций СЗ и СЗ_К представлен отдельно.

Фенотипическое разнообразие северо-западных образцов популяций *P. triticina* существенно варьировало по годам (СЗ: Sh=0,24-0,85; СЗ_К: Sh=0,07-0,86) (табл. 7). Оно было выше при использовании инфекционного материала, собранного с сортов пшеницы на ГСУ.

В Калининградской области преимущественно доминируют посевы озимой пшеницы, и бурая ржавчина там проявляется значительно раньше, чем в других областях Северо-Запада. Погодные условия Калининградской области могут способствовать сохранению и поддержанию урединиоинфекции патогена на озимой пшенице в течение зимнего периода. С западными ветрами, которые часто отмечаются на данной территории, через территорию стран Балтии споры могут заноситься на территорию других областей Северо-Запада и Центрально-Европейскую часть РФ. Вероятно это объясняет наличие высокого числа общих фенотипов (12) в калининградской и других северо-западных субпопуляциях *P. triticina*. Согласно индексу Роджерса различия между калининградской ($R=0,59$) и другими северо-западными образцами популяций оцениваются как умеренные, что позволяет объединить их в единую группу.

Таблица 7. Частоты фенотипов* *Puccinia triticina* в Северо-Западном регионе РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	СЗ (Ленинградская, Псковская, Новгородская обл.)														СЗ_К (Калининградская обл.)			
		2001	2002	2003	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2012	2013	2014	2015	2016	2006	2008	2013	2016
FGTKR	1,2a, 2b,9,19,24,26	0	8,9	1,5	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
FGTTH	1,2a,9,15,19,24,26	0	0	3	0	0	4,3	2,8	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	26,5	32,1	0	0	25	2,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FHTKR	1,2a, 2b,9,19,24	0	1,8	1,5	0	0	0	2,8	0	0	0	0	0	0	0	4	6,1	0	0
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24	0	0	13,4	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	4	0	0	0
FHTTQ	1,2a,9,19,20,24	0	0	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,1	0	0
FHTTR	1,2a,9,19,24	0	0	7,5	0	0	0,7	2,8	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
MGTKN	2a,2b,,2c,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,9	8,3	0	29,4	0	0	0	0	5,3
MHTKN	2a, 2b,2c,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,9	3	6,3	41,2	0	0	0	0	0
MHTKQ	2a,2b,2c,9,19,20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,1	7,6	0	0	0	0	0	0
MHTKR	2a, 2b,2c,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	47,1	76,5	21,2	16,5	0	0	0	0	0	0
NGKFR	2a,2b,3a,3bg,3ka,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38,1	0
PGTTG	2a,9,15,19,20,24,26	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0	0	1,3	0	0	0	0	4,8	94,7
PGTTH	2a,9,15,19,24,26	0	0	0	2,3	0	3,6	0	0	0	0	0	2,5	17,6	0	0	0	0	0
PHTKN	2a,2b,9,15,19,24,26	0	0	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	16,5	0	0	0	0	0	0
PHTKR	2a,2b,9,19,24,26	0	0	0	0	0	2,2	0	12,5	0	0	1,5	0	0	0	0	3	0	0
PHTTH	2a,15,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	7,6	5,9	37,5	0	0	0	0
PHTTR	2a,9,19,24,26	0	0	0	0	6,3	0,7	0	12,5	0	0	0,8	1,3	0	16,7	4	0	0	0
TGTTR	9,19,24,26	23,5	0	3	0	0	15	36,1	0	0	0	3,8	8,9	5,9	0	0	3	9,5	0
THTTQ	9,19,20,24,26	0	0	1,5	0	0	2,9	2,8	0	0	0	0	6,3	0	0	0	15,2	0	0
THTTR	9,19,24,26	0	14,3	6	18,2	0	38,1	16,7	12,5	0	0	2,3	1,3	0	45,8	4	57,6	0	0
Число изолятов		34	56	67	44	16	139	36	8	17	17	132	79	17	23	25	33	21	19
Число фенотипов		3	12	42	32	6	33	11	5	2	5	24	18	5	3	18	8	7	2
Число оригинальных. фенотипов		0	4	24	29	0	11	2	1	0	1	5	3	0	0	11	1	3	0
Среднее число аллелей вирулентности		13,9	14	12,9	12,5	14,9	15,6	15,5	14,1	14	13,3	13	14,1	13,2	16,1	12,1	16,1	11,5	12,9
Индекс Шеннона, Sh		0,29	0,51	0,83	0,85	0,57	0,51	0,53	0,67	0,24	0,31	0,51	0,59	0,48	0,32	0,86	0,41	0,53	0,07

* В таблице 7 и далее в таблицах 8-24 показаны широко представленные фенотипы *P. triticina* (частота выше 1%)

В 2010 годах отмечаются изменения в фенотипическом составе патогена на Северо-Западе. Фенотипы группы F- были шире представлены в анализе вирулентности в 2001-2009 гг. (в табл. 7, выделены голубой заливкой). С 2010 годов начинает возрастать численность фенотипов групп M- и P- (в табл. 7 выделены розовой заливкой), и эти фенотипы постепенно вытесняют фенотипы группы F-. Фенотипы групп THT- и TGT- (табл. 7, выделены зеленой заливкой) встречались практически ежегодно. Частота их существенно варьировала по годам. Фенотипы вирулентные к *Lr19* (FGTTT, FGTPТ) в единичных количествах отмечали в анализе до 2010 г.

Индекс Роджерса ($R=0,47$), характеризующий различия между популяциями по фенотипическому составу, указывал на умеренные изменения в структуре патогена на Северо-Западе в 2010 годах (2001-2009 гг и 2010-2017 гг.).

Центральный регион. В инфекционном материале из Центрального региона доминировали образцы, собранные на производственных посевах с высоковосприимчивых к бурой ржавчине сортов пшеницы. Среди источников инфекции был широко представлен сорт Московская 39 (Приложение А, табл. А.1). Фенотипический состав *P. triticina* и показатели внутривидового разнообразия представлены в таблице 8. Внутривидовое разнообразие существенно варьировало по годам ($Sh=0-0,68$) (табл. 8). Динамика структуры патогена в Центральном регионе в целом была сходна с определенной для Северо-Запада (замена фенотипов группы F- на P- и M-). Представленность фенотипов групп THT- и TGT- варьировала по годам исследований.

Фенотипы вирулентные к *Lr19* имели низкую частоту во все годы исследований (2001-2009: 0,5%, 2010-2017: 3%). Таким фенотипом до 2010 года был FGTTT, а в последующий период TGTTT.

Значение индекса Роджерса указывало на существенные изменения составе субпопуляции Центрального региона в 2010 годах ($R=0,88$).

Центрально-Черноземный регион. Инфекционный материал в ЦЧР был собран на производственных посевах, коллекционных полях НИИ и ГСУ и

Таблица 8. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Центральном регионе РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Центральный регион (Ц)										
		2001	2002	2003	2007	2008	2009	2010	2013	2014	2016	2017
FGTTH	1,2a,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	8,1	0	0	0	0	0
FGTTQ	1,2a,9,19,20,24,26	16,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	25	0	4	0	6,1	0	0	0	0	0	0
FHTKR	1,2a, 2b,9,19,24	0	0	0	2,1	3	8,1	0	0	0	0	0
MGTKH	2a,2b,2c,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	4,5	0	43,5	0
MHTKQ	2a,2b,2c,9,19,20,24,26	0	0	0	0	6,1		100	9,1	0	0	0
MHTKR	2a, 2b,2c,9,19,24,26	0	0	0	0	3	2,7	0	0	0	0	0
PGTTH	2a,9,15,9,19,24,26	0	0	0	0	0	2,7	0	0	0	52,2	0
TGTTQ	9,19,20,24,26	12,5	0	4	0	3	0	0	0	100	0	0
TGTTR	9,19,24,26	4,2	0	48	0	18,2	0	0	0	0	0	0
THTTH	9,15,19,24,26	0	0	0	2,1	3	0	0	0	0	0	0
TNКТH	3ka,9,15,19,24,26	0	12,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TNКТR	3ka,9,19,24,26	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0
THTTQ	9,19,20,24,26	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	50
THTTR	9,19,24,26	0	0	20	56,3	30,3	43,2	0	0	0	4,3	50
Число изолятов		24	31	25	48	33	37	6	22	6	23	8
Число фенотипов		5	10	9	14	17	13	1	7	1	3	2
Число оригинальных фенотипов		0	10	4	11	7	8	0	5	0	0	0
Среднее число аллелей вирулентности		14,5	15,5	15,8	16,2	15,2	15,7	13	12,8	15	13,3	16,5
Индекс Шеннона, Sh		0,44	0,59	0,51	0,43	0,68	0,55	0	0,47	0	0,27	0,33

представлен широким набором сортов, в разной степени устойчивых к бурой ржавчине (Приложение А, табл. А.1). Как и в Центральном регионе, среди источников инфекционного материала в нем было широко распространено сорт Московская 39. Фенотипический состав *P. triticina* в ЦЧР представлен в таблице 9.

Отмечено высокое разнообразие образцов популяций патогена из ЦЧР во все годы исследований ($Sh=0,33-0,71$). Основная изменчивость фенотипического состава *P. triticina* в ЦЧР коррелировала с изменчивостью патогена в Северо-Западном и Центральном регионах (табл. 9). Фенотипы TGT- и THT- были представлены во все годы исследований, и частота их была выше, чем в других европейских региональных субпопуляциях.

Фенотипы вирулентные к *Lr19* в ЦЧР были выше представлены, чем в Северо-Западном и Центральном регионах. До 2010 года в популяции

Таблица 9. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Центрально-Черноземном регионе РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Центрально-Черноземный регион (ЦЧР)											
		2001	2002	2003	2004	2005	2007	2008	2009	2012	2013	2014	2016
FGTTH	1,2a,9,15,19,24,26	0	23	0	8,3	0	0	0	8	0	3,7	0	0
FGTTQ	1,2a,9,19,20,24,26	39,4	0	0	0	0	0	1,4	0	0	0	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	12,1	3,3	0	16,7	0	2,5	6,9	11,5	0	0	0	0
FHTTR	1,2a,9,19,24	0	3,3	22,2	8,3	0	0	2,8	0	0	0	0	0
MGTKK	2a, 2b,9,15, 24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
MHTKH	2a,2b,2c,9,15,19,24, 26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
MHTKR	2a, 2b,2c,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	45,7	0	0	0
PGTKH	2a,2b,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	3,4	0	0	2,8	0
PGTKR	2a,2b,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	2,3	14,3	0	0	0
PGTTH	2a,9,15,19,24,26	0	1,6	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0
PGTTR	2a,9,19,24,26	0	3,3	0	0	0	0	0	5,7	0	0,7	0	0
PHTKR	2a,2b,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	2,8	0
PHTTH	2a,15,9,19,24,26	0	0	0	0	5	0	0	0	0	7,5	0	0
PHTTR	2a,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	2,3	0	3,7	0	0
TGTTH	9,15,19,24,26	0	3,3	0	0	0	12,5	0	1,1	0	7,5	0	0
TGTTQ	9,19,20,24,26	42,4	0	0	0	0	7,5	2,8	0	0	3	0	0
TGTTR	9,19,24,26	6,1	24,6	5,6	50	0	35	15,3	36,8	0	20,9	16,7	16,7
THTTH	9,15,19,24,26	0	0	0	0	25	0	0	0	0	1,5	0	0
THTTL	9,18,19,20,24,26	0	0	5,6	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
THTTM	9,18,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	2,9	0,7	0	0
THTTQ	9,19,20,24,26	0	0	0	0	0	0	1,4	1,1	0	0,7	8,3	0
THTTR	9,19,24,26	0	13,1	5,6	0	45	25	33,3	5,7	5,7	18,7	22,2	0
TGTTS	9,20,24,26	0	0	0	0	0	0	1,4	0	5,7	0	0	0
TGTTT	9,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	33,3
Число изолятов		33	61	18	12	20	40	72	87	35	134	36	12
Число фенотипов		4	18	9	6	7	11	29	18	7	36	8	4
Число оригинальных фенотипов		0	10	3	2	3	5	19	7	3	23	1	0
Среднее число аллелей вирулентности		14,1	14	16,7	15,1	16,5	15,9	15,6	15,2	13,9	15,5	16,6	14,8
Индекс Шеннона, Sh		0,33	0,57	0,71	0,59	0,51	0,51	0,61	0,49	0,44	0,59	0,52	0,55

преимущественно отмечали фенотип FGTKT, а в последующий период фенотипы PGTTT, TGTTS и TGTTT (в табл. 9 выделены оранжевой заливкой). В 2013 г. в ЦЧР впервые выявлены единичные изоляты с фенотипом TQTTR вирулентностью к *Lr9*.

Согласно индексу Роджерса ($R=0,53$) изменения фенотипического состава в ЦЧР в 2010 годах оценивались как умеренные.

Сводные результаты фенотипического состава *P. triticina* в трех центрально-европейских регионах (Северо-Западный, Центральный, ЦЧР) в 2001-2009 гг. и 2010-2017 гг. представлены в таблице 10. Полученные сведения подтверждают изменение фенотипического состава *P. triticina* на изученной территории, начиная с 2010 года ($R=0,49$).

Согласно индексу Роджерса различия между региональными субпопуляциями *P. triticina* в 2001-2009 гг. были ниже ($R=0,55-0,57$), чем в последующий период ($R=0,67-0,81$) (табл. 11).

3.2 ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА *PUSCINIA TRITICINA* В ПОВОЛЖЬЕ

Инфекционный материал в Поволжье был получен из трех регионов: Нижневолжского, Средневолжского и Волго-Вятского.

Нижневолжский регион. Инфекционный материал в Нижневолжском регионе был собран на производственных посевах и экспериментальных полях НИИ с районированных и перспективных сортов пшеницы, в том числе и с сортов с геном *Lr19* (Приложение А, табл. А.1). Фенотипический состав *P. triticina* и показатели внутривидового разнообразия представлены в таблице 12. Разнообразие нижневолжских образцов популяций *P. triticina* варьировало по годам ($Sh=0,25-0,67$) (табл. 12). После 2010 г. инфекционный материал из Нижневолжского региона был представлен сборами только в 2011 и 2013 гг.

Частоты фенотипов группы Т- в нижневолжской субпопуляции были выше, чем в центрально-европейских. В отдельные годы наблюдается высокая представленность фенотипов FGTTT, RGTТT, TGTTS, TGTТT и других вирулентных к *Lr19*. В 2013 г. в популяции впервые выделены изоляты вирулентные к *Lr9* (фенотип TQTTR).

Таблица 10. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в европейской части РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	2001-2009			2010-2017		
		СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР
СНТКН	1,2a,2b,2c,9,15,19,24	0,3	0,5	0	0,6	0	3,2
FGTTH	1,2a,9,15,19,24,26	1,7	1,5	6,4	0	0	2,3
FGTTQ	1,2a,9,19,20,24,26	2,6	2	4,1	0	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	4,5	4,5	7	0	0	0
FHTKR	1,2a, 2b,9,19,24	0,8	2,5	0,3	0	0	0
FHTTG	1,2a, 9,15,19,20,24	1,4	0,5	0	0,3	0	0
FHTTR	1,2a, 9,19,24	1	0,5	2,6	0	0	0
KGTTQ	1,9,19,20,24,26	0,8	0,5	0	0	0	0
MGTKH	2a,2b,,2c,9,15,19,24,26	2,4	0	0	5,5	16,9	0
MGTKK	2a,2b,2c,9,15,24,26	0	0	0	0	1,5	1,4
MHTKG	2a,2b,2c,9,15,19,20,24	0,3	0	0	0,6	0	0
MHTKH	2a,2b,2c,9,15,19,24	2,2	0,5	0	5,2	0	1,4
MHTKQ	2a,2b,2c,9,19,20,24	2,3	1	0	5,5	29,2	0
MHTKR	2a,2b,2c,9,19,24	1,9	1	0	19	0	7,4
PGTKR	2a,2b,9,19,24,26	0,6	0	0,6	0,3	0	2,3
PGTTG	2a,9,15,19,20,24,26	2,7	0	0	6,1	0	0,5
PGTTH	2a,9,15,19,24,26	1,4	0,5	0,6	1,5	18,5	2,8
PGTTR	2a,9,19,24,26	0,9	5,6	0,2	1,2	0	0
PHTKH	2a, 2b,9,15,19, 24	0,3	0	0	0,4	0	0,5
PHTKQ	2a, 2b,9,19,20, 24	1,1	0,5	0	2,8	0	0
PHTKR	2a, 2b,9,19, 24	0,3	2,5	0	0,6	0	0,9
PHTTG	2a,9,15,19, 20,24	0,5	0	0	1,2	0	0,5
PHTTH	2a,15,9,19,24,26	2,2	0	0,3	5,2	0	4,6
PHTTR	9,19,24,26	2,3	0	0,6	4,3	0	2,3
TGTTH	9,15,19,24,26	1,1	1	2,3	0	0	4,6
TGTTQ	9,19,20,24,26	1,4	2,5	5,5	0,9	9,2	1,8
TGTTR	9,19,24,26	7,7	9,6	23,6	4,6	0	16,6
TGTTT	9,24,26	0	0	0	0	3,1	6
ТНТСR	9,14b,19,24,	0	0,5	0,3	0	0	0
ТНТТН	9,15,19,24,26	1	1	1,5	0,3	0	0,9
ТНТТL	9,15,18,19,24,26	0	0	0,3	0	0	0,5
ТНТТQ	9,15,18,19,24,26	0,2	0,5	0,6	1,5	6,2	1,8
ТНТТR	9,19,24,26	14,8	29,3	16,6	4,6	7,7	16,1
ТНТТС	9,20,24,26	0	0	0,3	0	0	0,9
Число изолятов		784	198	343	326	65	217
Число фенотипов		137	53	68	41	12	49
Число оригинальных. фенотипов		87	23	34	2	3	23
Среднее число аллелей вирулентности		14	15,6	15,2	13,5	13,6	15,4
Индекс Шеннона, Sh		0,58	0,58	0,52	0,53	0,48	0,59
Фенотипы групп F-, B- C-, D-		33	30	37	4	3	2
Фенотипы групп P-, M-, L-, N-		35	16	8	67	71	34
Фенотипы групп TH-, TG-, TC-		30	51	52	12	23	43

Продолжение таблицы 10.

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	2001-2009			2010-2017		
		СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР
Фенотипы групп -----Т, -----S (вирулентные к <i>Lr19</i> (p19))		1	0.5	1	0	3	9
Фенотипы групп TQ-, TL- (вирулентные к <i>Lr19</i> (p9))		0	0	0	0	0	0.5

Таблица 11. Степень различий между образцами центрально-европейских популяций *Puccinia triticina* (по индексу Роджерса)

Год, регион*		2001-2009 гг.			2010-2017 гг.		
		СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР
2001-2009	СЗ	0	0,57	0,57	0,47	0,83	0,52
	Ц	0,57	0	0,55	0,83	0,88	0,63
	ЦЧР	0,57	0,55	0	0,85	0,86	0,53
2010-2017	СЗ	0,47	0,83	0,85	0	0,8	0,67
	Ц	0,83	0,88	0,86	0,8	0	0,81
	ЦЧР	0,52	0,63	0,53	0,67	0,81	0

Происхождение образцов популяций: СЗ – Северо-Западный регион, Ц – Центральный, ЦЧР – Центрально-Черноземный

Таблица 12. Частоты фенотипов в Нижневолжском регионе РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Нижневолжский регион (НВ)							
		2001	2002	2003	2004	2007	2008	2011	2013
FGTTQ	1,2a,9,19,20,24,26	27,8	2,7	0	0	0	8,1	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	16,7	2,7	4,8	0	0	23	0	0
FHTTG	1,2a, 9,15,19,20,24	0	0	0	0	0	0	40	0
TGTTG	9,15,19,20,24,26	0	0	14,3	0	0	0	0	0
TGTHH	9,15,19, 24,26	0	0	9,5	0	0	0	0	0
TGTTQ	9, 19, 20,24,26	11,1	2,7	19	0	0	1,4	0	8,5
TGTTR	9, 19, 24,26	11,1	35,1	23,8	0	26,3	14,9	0	32,4
THTTQ	9,15,18,19,24	22,2	0	9,5	0	0	0	0	18,3
THTTR	9,19,24	5,6	27	9,5	0	63,2	0	60	1,4
RGTTT	2c, 9, 24,26	0	0	0	33,3	0	0	0	0
TGTTT	9, 20, 24,26	0	0	0	0	0	5,4	0	2,8
TGTTT	9,24,26	0	29,7	0	0	0	18,9	0	0
Число изолятов		18	37	21	6	19	74	20	71
Число фенотипов		7	6	9	3	4	20	2	17
Число оригинальных. фенотипов		1	0	4	3	2	14	0	12
Среднее число аллелей вирулентности		14,7	16,4	15,4	15,7	16,6	15,2	15,4	15,3
Индекс Шеннона, Sh		0,62	0,38	0,67	0,56	0,32	0,57	0,25	0,53

Индекс Роджерса ($R=0,53$) указывал на умеренные изменения фенотипического состава в Нижневолжском регионе в 2010 годах.

Средневолжский регион. В Средневолжском регионе доминировал инфекционный материал, собранный на коллекционных посевах НИИ, и в меньшей степени - на производственных посевах. Источниками инфекции служили перспективные и районированные сорта, в том числе с геном *Lr19* (Приложение А, табл. А.1). Фенотипический состав *P. triticina* и показатели внутрипопуляционного разнообразия представлены в таблице 13.

Таблица 13. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Средневолжском регионе РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Средневолжский регион (СВ)							
		2001	2002	2003	2004	2009	2015	2016	2017
FGTTQ	1,2a,9,19,20,24,26	7,1	0	0	0	0	0	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	50	0	0	0	0	0	0	0
MGTKH	2a,2b,,2c,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	0	10,9	0
MGTKR	2a,2b,2c,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	10,9	0
PGTKH	2a,2b,9,15,19,,24,26	0	0	0	0	0	0	54,3	0
PGTTH	2a,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	6,1	0	0
PHTKH	2a, 2b,9,15,19, 24	0	0	0	0	0	18,2	0	0
TCTTR	9,16,19,24	0	0	0	0	0	0	0	100
TGTTH	9,15,19, 24,26	0	4,5	0	8,3	0	12,1	0	0
TGTTQ	9, 19, 20,24,26	7,1	0	0	0	14,1	0	0	0
TGTTR	9, 19, 24,26	28,6	95,5	0	8,3	37,4	57,6	0	0
TGTTT	9,24,26	0	0	25	16,7	2	0	0	0
THTTQ	9,15,18,19,24	0	0	25	0	5,1	0	0	0
THTTR	9,19,24,26	7,1	0	50	20,8	38,4	0	0	0
Число изолятов		14	22	4	24	99	33	46	14
Число фенотипов		5	2	3	14	8	6	9	1
Число оригинальных. фенотипов		2	0	0	10	2	4	9	1
Среднее число аллелей вирулентности		14,8	15,9	17	15,9	16,2	15,3	12,7	16
Индекс Шеннона, Sh		0,48	0,06	0,75	0,77	0,3	0,36	0,41	0

Разнообразие средневолжской субпопуляции *P. triticina* существенно варьировало по годам исследований ($Sh=0-0,77$). Фенотипы группы Т-встречались ежегодно. Частоты их были выше до 2010 года (90%), чем в последующий период (23%). В средневолжских субпопуляциях, как и в других

европейских, с 2010 года отмечена замена фенотипов группы F на фенотипы M- и P-. Фенотипы TGTТТ, PGTТТ, MGTТТ, MGTКТ и другие вирулентные к *Lr19* отмечали в регионе ежегодно с разной частотой представленности.

Индекс Роджерса ($R=0,98$) указывал на существенные изменения в составе средневожской субпопуляций в 2010 г. по сравнению с предыдущим периодом.

Волго-Вятский регион. Инфекционный материал в Волго-Вятском регионе был собран преимущественно на производственных посевах с выращиваемых районированных сортов пшеницы, среди которых широкое распространение имели Московская 39 и Московская 35 (Приложение А, табл. А.1). Разнообразие волго-вятских образцов популяций *P. triticina* существенно варьировало по годам ($Sh=0-0.64$) (табл. 14).

Фенотипический состав волго-вятских образцов *P. triticina* и его динамика были сходны с другими волжскими. Во все годы исследований высокую представленность имели фенотипы группы T-. Фенотипы TGTТS, FGТТТ, FGТТS и TGTТТ, вирулентные к *Lr19*, отмечались практически ежегодно с разной частотой. При наличии в образцах инфекции сортов с геном *Lr19* частоты их были существенно выше.

Индекс Роджерса ($R=0,57$) указывал на умеренные изменения в составе волго-вятской субпопуляции *P. triticina* в изученный период времени.

Сводные результаты для волжских субпопуляций *P. triticina* представлены в таблице 15. В Поволжье, также как и в других европейских регионах, в 2010 годах отмечаются определенные изменения в составе популяций патогена. В них снижается частота фенотипов группы F-, и на смену приходят фенотипы групп P- и M-. Однако частоты этих фенотипов в волжских образцах популяций были ниже, чем в других европейских. Широкое распространение во всех регионах имели фенотипы FGТКТ, TGTТS, TGTТТ и THTТS, вирулентные к *Lr19*.

Таблица 14. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Волго-Вятском регионе РФ (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Волго-Вятский регион (ВВ)										
		2001	2002	2003	2004	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2016
FGTTG	1,2a,9,15,19,20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	15,8	15,8	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	0	0	0	0	4,2	14,1	0	0	0	0	0
FHTKG	1,2a,2b,9,15,19,20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	3,5	3,5	0	0
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24	0	0	0	0	0	0	0	10,5	10,5	0	0
MGTKR	2a,2b,2c,9,24,26	0	0	0	0	0	0	66,7	0	0	0	0
PGTKR	2a,2b,9,19,24,26	0	0	0	0	1,2	0	33,3	0	0	0	0
PGTTH	2a,9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	35,2	0	0	0	0	10,3
PGTTK	2a, 9, 15,24,26	0	0	0	0	0	4,2	0	0	0	0	1,1
PGTTR	2a, 9, 19,24,26	0	0	0	0	1,8	12,7	0	0	0	0	1,1
PHTKQ	2a,2b,9, 19,20,24	0	0	0	0	0,6	0	0	3,5	3,5	0	0
PHTKR	2a,2b,9, 19, 24	0	0	0	0	1,2	0	0	0	0	3,3	0
TBTMM	9,16,19,19,24,26	60,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TGTSR	9, 14b,19, 24,26	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0	1,1
TGTTH	9,15,19, 24,26	0	0	0	16,7	0,6	0	0	0	0	0	1,1
TGTTQ	9, 19, 20,24,26	14,3	0	0	0	4,2	0	0	0	0	0	10,3
TGTTR	9, 19, 24,26	0	0	62,5	33,3	21,8	4,2	0	26,3	26,3	66,7	70,1
THTTR	9,19,24	0	100	0	0	10,3	0	0	7	7	30	3,4
TGTTS	9, 20, 24,26	0	0	0	0	3	0	0	3,5	3,5	0	0
FGTTT	1,2a,9,24,26	0	0	0	0	2,4	4,2	0	0	0	0	0
FGTTS	1,2a,9,20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	5,3	5,3	0	0
TGTTT	9,24,26	0	0	25	33,3	7,3	0	0	24,6	21,1	0	0
Число изолятов		28	7	8	12	165	161	6	57	28	30	87
Число фенотипов		5	1	3	5	51	13	2	10	10	3	9
Число оригинальных. фенотипов		4	0	0	2	37	7	1	1	0	0	0
Среднее число аллелей вирулентности		14	17	16,5	16,4	14,9	14,3	13,3	15,1	15,1	16,3	15,7
Индекс Шеннона, Sh		0,35	0	0,43	0,58	0,64	0,48	0,37	0,49	0,49	0,28	0,24

Согласно индексу Роджерса сходство между тремя волжскими субпопуляциями было выше в 2001-2009 гг. ($R=0,45-0,58$), чем в 2010-2017 гг. ($R=0,52-0,96$) (табл. 16).

Таблица 15. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Поволжье (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	2001-2009 гг.			2010-2017 гг.		
		НВ	СВ	ВВ	НВ	СВ	ВВ
FGTKR	1,2a,2b,9,19,24,26	1,1	0	1,7	0	0	0
FGTKT	1,2a,2b,9, 24,26	0,6	0,6	1,7	0	0	0
FGTTH	1,2a,9,15,19,24,26	0	0,6	2,7	0	0	0
FGTTQ	1,2a,9,19,20,24,26	6,9	0,6	2,7	0	0	0
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	12,6	4,3	5,8	0	0	0
FHTKR	1,2a,2b,9,15,19,24,26	1,1	0	1	0	0	0
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24	0	0	0	8,8	0	2,9
FHTTR	1,2a,9,19, 24	0,6	0,6	0,7	0	0	0
MGTKG	2a,2b,2c,9,15,19,20,24,26	0	0	1	1,1	0	0
MGTKR	2a,2b,2c,9,24,26	0	0	0	0	8,3	4,3
MHTKG	2a,2b,2c,9,15,19,20,24	0	0,6	0	1,1	0	0
PGTKG	2a,2b,9,15,19,20,24,26	0	0	0,1	2,2	3,3	0
PGTTR	2a, 9, 19,24,26	0	0	4,1	4,4	0	0,5
PHTKQ	2a,2b,9, 19,20,24	0	0	0,3	3,3	0	1
PHTKR	2a,2b,9, 19, 24	0	0	0,7	3,3	0	0,5
TCTTR	9,14b,16,19,24,26,	0,6	0	0	0	23,3	0
TGTTG	9,15,19, 20,24,26	1,7	0	0,1	0	0	0
TGTTN	9,15,19, 24,26	1,1	1,8	1	0	0	0,5
TGTTQ	9, 19, 20,24,26	4,6	9,2	3,8	6,6	0	4,3
TGTTR	9, 19, 24,26	20,6	39,3	16,5	25,3	0	38,9
THTTH	9,15,19,24	0,6	1,2	0,3	0	0	0
THTTQ	9,15,18,19,24	3,4	3,7	0	14,3	0	0
THTTR	9,19,24	14,3	0	8,2	14,3	0	9,1
THTTT	9,19,24	1,7	1,8	3,4	0	0	1
TGTTS	9, 20, 24,26	2,9	0	1,7	2,2	0	9,6
TGTTT	9,24,26	14,3	3,1	3,8	2,2	0	7,2
Число изолятов		175	163	291	91	60	208
Число фенотипов		32	20	67	18	10	23
Число оригинальных. фенотипов		14	7	38	5	7	5
Среднее число аллелей вирулентности		15,6	16	14,3	15,3	13,5	15,4
Индекс Шеннона, Sh		0,51	0,37	0,61	0,53	0,42	0,43
Фенотипы групп F-, B- C-, D-		22	7	23	9	10	13
Фенотипы групп P-, M-, L-, N-		0	2	23	22	65	14
Фенотипы групп TH-, TG-, TC-, TB-		69	90	48	68	23	56
Фенотипы групп ----T, ----S (вирулентные к <i>Lr19</i> (p19))		5	1	4,3	1	2	17
Фенотипы групп TQ-, TL- (вирулентные к <i>Lr19</i> (p9))		0	0	0	0	2	0

НВ – Нижневолжский регион, СВ – Средневолжский, ВВ – Волго-Вятский

Таблица 16. Различия между волжскими популяциями *Puccinia triticina* (по индексу Роджерса)

Год, регион		2001-2009			2010-2017		
		НВ	СВ	ВВ	СВ	НВ	ВВ
2001-2009	НВ	0	0,45	0,49	0,53	0,99	0,54
	СВ	0,45	0	0,58	0,47	1	0,43
	ВВ	0,49	0,58	0	0,61	0,99	0,57
2010-2017	СВ	0,53	0,47	0,61	0	0,98	0,52
	НВ	0,99	1	0,99	0,98	0	0,96
	ВВ	0,54	0,43	0,57	0,52	0,96	0

3.3 ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА *Puccinia TRITICINA* В СЕВЕРО-КАВКАЗСКОМ РЕГИОНЕ

Образцы северокавказских популяций были получены из Ростовской области, Краснодарского и Ставропольского краев (СК) и Дагестана (Д) (Приложение А, табл. А.1). В Ростовской области, Краснодарском и Ставропольском краях инфекционный материал был собран на производственных посевах пшеницы и экспериментальных полях НИИ, а в Дагестане - на коллекционном посеве ДОС ВИР (Дербентский район).

Поскольку ранее (Михайлова, 1996) были выявлены различия в структуре популяций *P. triticina* на территории Краснодарского края и Дагестана, мы анализировали образцы этих популяций отдельно.

Фенотипический состав *P. triticina* и показатели внутривидового разнообразия представлены в таблице 17. Фенотипическое разнообразие северокавказских образцов *P. triticina* (СК и Д) существенно варьировало по годам исследований (СК: $R=0,29-0,75$; Д: $R=0,22-0,87$).

Фенотипы группы F- в субпопуляции СК отмечали до 2011 г. В дальнейшем они элиминировались, и их заменили фенотипы групп Р- и М-. Фенотипы группы Т- регулярно выявляли в популяциях СК и Д. Частоты их существенно варьировали по годам исследований. Фенотипы, вирулентные

Таблица 17. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Северо-Кавказском регионе (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Северо-Кавказский регион (СК)														Дагестан (Д) (ДОС ВИР)									
		2001	2002	2003	2004	2005	2007	2008	2010	2011	2013	2014	2016	2017	2001	2002	2005	2007	2008	2011	2014	2016	2017		
FGTTG	1,2a,9,15,19,20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57,1	0	16,7	0	0	23,3	0	0	0		
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	15,8	8,5	3,3	8,3	15,4	0	26,5	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0		
FHTKG	1,2a,2b,9,15,19,20,24,26	0	0	0	1,7	0	0	0	8,3	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,7	0	0	0		
FHTKH	1,2a,2b,9,15,19,24	0	0	0	3,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,4	6,7	0	0	0		
FHTKR	1,2a,2b,9,19,24	0	0	0	1,7	0	0	8,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31,3	0	0	0	0		
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24	0	0	0	0,5	0	0	0	2,8	33,3	0	0	0	0	0	0	0	0	3,1	10	0	0	0		
FHTTH	1,2a,9,15,19,24	0	0	0	10	11,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0		
FHTTQ	1,2a,9,15,19,20,24	0	0	3,3	3,3	7,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33,3	23,5	0	0	0	0	0		
FHTTR	1,2a,9,19, 24	15,8	0	23,3	8,3	7,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28,6	0	29,4	15,6	0	0	0	0		
PGTTG	2a,9,15,19,20,24,26	0	2,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33,3	0	0	0	0	0	0	0	0		
PGTTR	2a,9,15,19, 24,26	0	40,4	0	1,7	0	0	0	0	0	0	10	32,7	0	0	4,8	0	0	0	0	0	0	0		
PHPTH	2a,9,11,15,19, 24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0	80		
PHTKH	2a,2b,9,15,19, 24	0	0	0	1,7	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7,1	0	0		
PHTKQ	2a,9,15,19,20, 24	0	0	0	1,7	0	0	0	8,3	0	4,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
PHTTG	2a, 9,15,19,20, 24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,4	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0		
PHTTH	2a, 9,15,19, 24	0	2,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	55	0		
PHTTQ	2a, 9,15,19, 20,24	0	2,1	0	1,7	0	0	0	0	0	2,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
PHTTR	2a, 9,19, 24	0	21,3	0	3,3	0	0	0	0	0	21,3	0	0	0	0	4,8	0	0	0	0	0	0	0		
TCTTR	9,14b,16,19,24,26	10,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,9	0	0	0	0	0		
TGTHH	9,15,19, 24,26	0	0	3,3	0	3,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
TGTTQ	9,15,18,19,24,26	0	4,3	0	0	0	3,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0	0		
TGTTR	9,19,24,26	5,3	6,4	0	3,3	23,1	11,5	10,2	25	20	6,4	70	0	0	0	4,8	0	0	0	16,7	0	0	0		

Продолжение таблицы 17

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Северо-Кавказский регион (СК)														Дагестан (Д)							
		2001	2001	2002	2005	2007	2008	2011	2014	2016	2017	2014	2016	2017	2001	2002	2005	2007	2008	2011	2014	2016	2017
ТНРTR	9,11,19,24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	20
TGTTT	9, 24,26	0	0	0	0	0	4,1	0	8	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ТНТТG	9, 15,19,20,24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0	0	0	0	0
ТНТТH	9, 15,19,24	0	0	0	1,7	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ТНТТQ	9,19,20,24	0	0	3,3	3,3	0	0	0	0	0	25,5	0	0	0	0	4,8	0	5,9	0	0	7,1	0	0
ТНТTR	9,19,24	5,3	0	60	11,7	11,5	34,6	4,1	44,4	26,7	34	0	0	0	0	33,3	0	35,3	9,4	0	0	0	0
Число изолятов		19	47	30	60	26	26	49	36	15	47	20	55	10	21	21	6	17	32	30	14	16	10
Число фенотипов		10	12	7	32	12	12	22	7	4	8	4	12	2	3	7	5	5	8	8	6	4	2
Число оригинальных. фенотипов		3	4	0	14	5	9	16	2	0	2	1	9	2	2	3	3	1	6	4	5	4	2
Среднее число аллелей вирулентности		15,4	14,5	16,1	14,4	14,8	15,7	14,4	15,7	14,5	15,7	15,8	14,5	15,2	12,1	15,6	13	15,6	14,3	13,2	13,2	14,4	14,4
Индекс Шеннона, Sh		0,75	0,49	0,36	0,78	0,69	0,63	0,68	0,43	0,51	0,43	0,31	0,49	0,29	0,29	0,53	0,87	0,49	0,51	0,58	0,54	0,38	0,22

СК - Краснодарский, Ставропольский края, Ростовская обл.,

Д - Дагестан (ДОС ВИР)

Таблица 18. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Северо-Кавказском регионе РФ в 2001-2009 и 2010-2017 гг. (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	СК		Д	
		2001-2009	2010-2017	2001-2009	2010-2017
FGTKH	1,2a,2b,9,15,19,24,26	0,4	0	0	2,7
FGTTG	1,2a,9,15,19,20,24,26	0	0	1,3	9,5
FGTTR	1,2a,9,19,24,26	13	0	5,3	0
FHTKG	1,2a,2b,9,15,19,20,24,26	0,4	3,3	0	2,7
FHTKH	1,2a,2b,9,15,19,24	0,9	0	3,9	2,7
FHTKR	1,2a,2b,9,19,24	2,2	0	13,2	0
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24	1,3	3,3	1,3	4,1
FHTTH	1,2a,9,15,19,24	3,5	0	10,5	0
FHTTQ	1,2a,9,15,18,19,24,26	2,2	0	7,9	0
FHTTR	1,2a,9,19,24,26	7,4	0	21,1	0
PGTTR	2a,9,15,19, 24,26	0	10,9	1,3	0
PHTKH	2a,2b,9,15,19, 24	0,9	0	0	1,4
PHTKQ	2a,2b,9,15,19,20, 24	0,4	2,7	0	0
PHTTG	2a, 9,15,19,20, 24	0	4,9	0	2,7
PHTTH	2a, 9,15,19, 24	0,4	6	0	14,9
PHTTQ	2a, 9,15,19, 20,24	0,9	0,5	0	0
PHTTR	2a, 9,19, 24	5,2	5,5	1,3	0
TCSTTR	9,16,19,24	0,9	0	1,3	0
TGTTQ	9,15,18,19,24,26	0,9	0	0	6,8
TGTTR	9,19,24,26	7,4	16,9	1,3	6,8
TGTTT	9, 24,26	0,9	1,1	0	0
THPTR	9,11,19,24	0	3,3	0	2,7
THTTQ	9,19,20,24	1,3	6,6	2,6	1,4
THTTR	9,19,24	13,4	23	21,1	0
Число изолятов		231	183	32	74
Число фенотипов		66	26	19	20
Число оригинальных. фенотипов		45	13	4	7
Среднее число аллелей вирулентности		14.8	15.4	14.8	13.7
Индекс Шеннона, Sh		0,62	0,5	0,55	0,64
Фенотипы групп F-, B- C-, D-		46	70	8	27
Фенотипы групп P-, M-, L-, N-		19	3	38	56
Фенотипы групп TH-, TG-, TC-, TB-		28	28	48	18
Фенотипы групп -----Т, -----S (вирулентные к <i>Lr19</i> (p19))		3	0	2	0
Фенотипы групп TQ-, TL- (вирулентные к <i>Lr19</i> (p9))		0	0	0	0

к *Lr19*, единично отмечали в образцах популяции СК и не обнаруживали в дагестанской.

Значения индекса Роджерса указывали на умеренные изменения в составе популяции СК в 2001-2009 гг. и 2010-2017 гг. ($R=0,6$) и более существенные в дагестанской ($R=0,92$) (табл. 19). Сходство между образцами популяций СК и Д было выше в 2001-2010 гг. ($R=0,57$), чем в 2010-2017 гг. ($R=0,74$) (табл. 19).

Таблица 19. Различия между популяциями *Puccinia triticina* в Северо-Кавказском регионе РФ (по индексу Роджерса)

Год, регион		СК		Д	
		2001-2009	2009-2017	2001-2009	2009-2017
СК	2001-2009	0	0,6	0,57	0,87
	2009-2017	0,6	0	0,71	0,74
Д	2001-2009	0,57	0,71	0	0,92
	2009-2017	0,87	0,74	0,92	0

3.4 ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА *Puccinia triticina* В ЗАПАДНОАЗИАТСКИХ РЕГИОНАХ РФ

Уральский регион. Инфекционный материал *P. triticina* в Уральском регионе был представлен сборами на производственных посевах, селекционных участках НИИ и ГСУ. Источники инфекции включали районированные и перспективные сорта, в том числе и сорта с геном *Lr9* (с 2011 г.) (Приложение А, табл. А.1). Разнообразие уральских образцов популяций существенно варьировало по годам исследований ($Sh=0,05-0,68$) (табл. 20).

До 2010 гг. на Урале как и в других российских популяциях отмечали фенотипы группы F-, которые в последующий период заменили фенотипы групп Р- и М-. Частота их была существенно меньше, чем в европейской части России. Наиболее распространенными во все годы исследований были фенотипы группы Т-.

Начиная с 2010 годов в уральской субпопуляции отмечается появление и дальнейшее существенное нарастание фенотипов групп TL- и TQ-, вирулентных к *Lr9* (в табл. 20 выделены серой заливкой). Фенотипы, характеризующиеся вирулентностью к *Lr19* (RGTTT, TGTTT и др.), были представлены выше до 2010 г. В последующий период они отмечались эпизодически и преимущественно на образцах, защищенных этим геном.

Индекс Роджерса указывал на высокие изменения в структуре уральской популяции по фенотипическому составу в 2010 годах по сравнению с предыдущим периодом ($R=0,71$).

Западно-Сибирский регион. Инфекционный материал в Западно-Сибирском регионе до 2013 г. был представлен сборами с производственных посевов, а в последующий период - преимущественно с коллекционных участков НИИ (ОмГАУ, СибНИИРС, СибНИИСХ и др.) (Приложение А, табл. А.1).

Разнообразие западносибирских популяций *P. triticina* существенно варьировало по годам исследований ($Sh=0-0,61$) (табл. 21). Фенотипический состав западносибирской субпопуляции и его динамика были сходны с уральской. В 2010 годах в ней также отмечается появление и нарастание фенотипов группы TQ- вирулентных к *Lr9*. Фенотипы вирулентные к *Lr19* (TGTTT и др.), в западносибирской популяции были выше представлены до 2010 г.

Значение индекса Роджерса указывало на умеренные изменения фенотипического состава западносибирской субпопуляции в 2010-2017 гг. ($R=0,44$), по сравнению с предыдущим десятилетием.

Сводные результаты анализа фенотипического состава азиатских популяций *P. triticina* в 2001-2009 гг. и 2010-2017 гг. представлены в таблице 22. Как и в европейских образцах популяций, в них наблюдается снижение численности фенотипов группы F- и замена их фенотипами групп P- и M-. Частота этих фенотипов была существенно ниже, чем в других российских регионах. Основную представленность в них имели более вирулентные фенотипы группы T-, которые доминировали во все годы исследований.

Таблица 20. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Уральском регионе (%)

Фенотип и	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Уральский регион (У)												
		2001	2002	2003	2004	2005	2007	2008	2009	2011	2014	2015	2016	2017
FGTTR	1,2а,9,19,24,26	0	5,3	2	0	0	0	3,4	0	0	0	0	0	0
FHTTQ	1,2а,9,15,18,19,24	0	10,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FHTTR	1,2а,9,19,24	0	0	0	0	20	1,2	0	0	0	0	0	0	0
PGTKR	2а,9,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,7	1,1	0
PGTTH	2а, 9,15,19,24,26	0	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	7,1	0
PHTTR	2а,9,19,24	0	0	2	0	0	1,2	0	0	0	0	0	0	0
RGTTT	2с,9, 24,26	0	0	2	5,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TCTTR	9, 16,19,24	0	0	0	5,3	0	0	0	0	0	1,3	0	0,5	15,1
TGRTR	9,17,19,24,26	0	0	0	0	0	1,2	0	0	0	5,2	0	0	0
TGTTQ	9,18,19,20,24,26	0	0	0	0	0	1,2	0	4,3	0	6,5	0	0	0
TGTTR	9,19,24,26	96,3	57,9	10,2	21,1	0	21,4	30,3	76,8	80	6,5	7,4	14,3	0
TGTTT	9,24,26	0	0	4,1	21,1	20	1,2	5,6	2,9	0	0	0	0	0
THTSR	9,14b,19,24	0	0	0	0	0	0	1,1	0	0	2,6	2,7	0	0
THTTQ	9,19,20,24	0	0	0	0	0	0	0	2,9	0	0	0	0	9,4
THTTR	9,19,24	3,7	21,1	28,6	26,3	50	48,8	31,5	13	13,3	1,3	0	32,4	11,3
TLTTR	16,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,7	0	5,7
TQPTR	11,19,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,3	0	1,1	0
TQTTQ	19,20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15,6	0	0	5,7
TQTTR	19, 24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23,4	71,8	33	0
Число изолятов		27	19	49	19	10	84	89	69	15	77	49	182	53
Число фенотипов		2	5	21	9	4	21	18	5	3	24	8	17	19
Число оригинальных. фенотипов		0	1	12	2	0	11	8	0	1	14	2	11	13
Среднее число аллелей вирулентности		16,1	15,8	16,4	16,8	16,7	16,4	15,7	16,1	15,9	15,6	16,7	16,2	14
Индекс Шеннона, Sh		0,05	0,41	0,63	0,66	0,53	0,43	0,19	0,23	0,62	0,21	0,34	0,68	0,46

Таблица 21. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в Западно-Сибирском регионе

Фенотип и	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	Западно-Сибирский регион (ЗС)														
		2001	2002	2003	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2012	2013	2014	2015	2016	2017
FHTTR	1,2а,9,19,24,26	0	9,1	12,5	0	0	0	0	3,7	0	0	0	0	0	0	0
TBTTR	9,16,19,24,26	0	0	0	2,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,7
TCTTQ	9, 16,19,20,24	0	0	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0	0	0	0	2,8
TCTTR	9, 16,19, 24	0	0	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0	0	0	0	14,1
TGKTR	3ка,9, 19,24,26	0	0	0	2,6	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0
TGTTQ	9,19,20,24,26	0	0	0	2,6	0	2,3	0	0	0	0	0	3,8	0	0	0
TGTTR	9,19,24,26	96,7	0	0	43,6	0	20,5	19,4	48,1	27,8	0	90,7	7,6	45,6	49,2	5,6
TGTTT	9,24,26	0	0	0	5,2	0	0	13,9	11,1	2,8	0	0	0	0,8	0	0
TNKTR	3ка,9, 19, 24	0	0	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0	1,5	0	0	15,5
THTTQ	9,19,20,24	0	0	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0	3,8	0	0	0
THTTR	9,19, 24	3,3	90,9	75	10,3	100	50	66,7	18,5	30,6	72,7	0	3,8	19,4	29,5	28,2
TQTTR	19, 24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	25	27,3	9,3	17	19,8	9,1	5,6
Число изолятов		30	11	8	39	12	44	36	33	37	11	150	132	252	132	71
Число фенотипов		2	2	4	18	1	14	3	8	6	2	2	33	15	6	12
Число оригинальных. фенотипов		0	0	2	9	0	6	0	2	1	0	0	24	9	3	5
Среднее число аллелей вирулентности		16	16,8	17,1	15	17,8	16,1	16,9	16,2	16,8	16,6	17,3	16,1	15,8	15,8	16,2
Индекс Шеннона, Sh		0,04	0,13	0,52	0,61	0	0,46	0,24	0,48	0,45	0,24	0,06	0,58	0,29	0,26	0,5

Таблица 22. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в западноазиатских регионах РФ в 2001-2009 гг. и в 2010-2017 гг. (%)

Фенотип и показатели разнообразия	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	2001-2009		2010-2017	
		У	ЗС	У	ЗС
FGTKR	1,2a,2b,9,19,24,26	0	0,5	0,2	0
FGTTT	1,2a,9, 24,26	0,5	0,5	0	0
FHTTR	1,2a,9,19,24,26	0,8	1,4	0	0
PGTTR	2a,9,19,24,26	0,3	0,4	0	0
PHTTR	2a,9,19,24	0,5	0	0	0,3
TBTTR	9,16,19,24,26	0,3	0,5	0,2	1,1
TCTTQ	9, 16,19,20,24	0	0,5	0,2	0,3
TCTTR	9, 16,19, 24	0,3	0,5	2,1	1,3
TGRTR	9,17,19,24,26	0,3	0	0,8	0,1
TG TTL	9,15,18,19,20,24,26	0	0	0,4	0,1
TGTTM	9,15,18,19,24,26	0	0	0,6	0,5
TGTTQ	9,19,20,24,26	0	0,1	1,1	1,3
TGTTR	9,19,24,26	39,3	36,2	11,3	43,3
TGTTT	9,24,26	10,1	4	0,2	0,4
THKTR	3ka,9, 19, 24	0,3	0,5	0	0
THTSR	9, 14b,19, 24	0, 3	0	1,3	0
THTTQ	9,19,20,24	0,5	0,5	1,1	0,6
THTTR	9,19, 24	29,2	40,6	14,3	16,9
TJTTR	9,19,26	0,3	2,4	0,2	0
TLTTR	16,18,19,20,26	0	0	1,5	0,1
TQTSR	14b,19,24,26	0	0	0,6	0,4
TQTTL	18,19,20,24,26	0	0	0,4	0,5
TQTMM	18,19,24,26	0	0	0,8	0,6
TQTTQ	19,20,24,26	0	0	3,2	4,3
TQTTR	19, 24,26	0	0	38,9	13,3
Число изолятов		366	476	207	783
Число фенотипов		53	55	32	55
Число оригинальных. фенотипов		34	36	8	33
Среднее число аллелей вирулентности		16,1	16,3	16	16,1
Индекс Шеннона, Sh		0,36	0,34	0,41	0,33
Фенотипы групп F-, B- C-, D-		6	4	4	0,1
Фенотипы групп P-, M-, L-, N-		2	1	11	7
Фенотипы групп TH-, TG-, TC-, TB-		77	87	39	71
Фенотипы групп -----Т, -----S (вирулентные к <i>Lr19</i> (p19))		12	5	1	1
Фенотипы групп TQ-, TL- (вирулентные к <i>Lr19</i> (p9))		0	0	45	21

С 2010 гг. в азиатских образцах популяций наблюдается появление и нарастание фенотипов TL-, TQ-, вирулентных к *Lr9*, что предопределяет ее отличие от других российских.

Согласно индексу Роджерса сходство фенотипического состава в уральской и западносибирской популяциях было выше в 2001-2009 гг. ($R=0,24$), чем в 2010-2017 гг. ($R=0,49$) (табл. 23).

Таблица 23. Различия между образцами популяциями *Puccinia triticina* в западноазиатских регионах РФ (по индексу Роджерса)

Год, регион		2001-2009		2010-2017	
		У	ЗС	У	ЗС
2001-2009	У	0	0,24	0,71	0,41
	ЗС	0,24	0	0,72	0,44
2010-2017	У	0,71	0,72	0	0,49
	ЗС	0,41	0,44	0,49	0

3.5 ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА *Puccinia triticina* В РОССИИ В 2001-2017 ГГ.

Всего в 2001-2017 гг. изучено 4927 монопустульных изолятов гриба, выделенных из популяций Северо-Западного, Центрального, Центрально-Черноземного, Средневолжского, Нижневолжского, Волго-Вятского, Северокавказского, Уральского и Западно-Сибирского регионов. С использованием 20 Тс*Lr*-линий определено 329 фенотипов, среди которых 105 фенотипов были представлены в двух и более регионах или в одном регионе в течение нескольких лет, а остальные были оригинальными и отмечены в единичных количествах.

Анализ фенотипического состава во всех изученных агроэкологических регионах РФ показал его определенные изменения в 2010-2017 гг. по сравнению с 2001-2009 гг. (табл. 24). Фенотипы группы F-, авирулентные к *Lr1* и *Lr2a*, были широко представлены до 2010 г. В последующий период их частота снизилась, на

смену пришли фенотипы групп Р- и М-, вирулентные к *Lr1* и авирулентные к *Lr2a*. Более высокие частоты этих фенотипов отмечены в дагестанской и европейских популяциях. В западноазиатских популяциях они были существенно ниже.

Фенотипы группы Т- имели более высокую представленность в азиатских популяциях, что согласуется с результатами других исследователей. А. Жемчужина и Н. Куркова (Zhemchuzhina, Kurkova, 2010) показали широкую представленность фенотипа TGT в Западной Сибири в 2005-2010 гг. Л.П. Сочалова и И.Е. Лихенко (2013), Плотникова Л.Я. с соавторами (2015) и J. Kolmer с соавторами (2015) также определили высокое распространение изолятов вирулентных к линиям с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr17*, *Lr20* и *Lr30* в западносибирских популяциях.

Фенотипы FGTTT, TGTTS, TGTTT и другие вирулентные к *Lr19* были отмечены во всех популяциях, кроме дагестанской. Во все годы исследований представленность их была выше в волжских и уральских популяциях. В 2010-2017 гг. эти фенотипы, преимущественно, выявляли в популяциях, где в инфекционном материале бурой ржавчины использовали сорта с геном *Lr19*.

С 2010 гг. в азиатских образцах популяций наблюдается появление и нарастание фенотипов TL-, TQ-, вирулентных к *Lr9* (табл. 24), что предопределило отличие этих популяций от других российских. Впервые эти фенотипы на европейской территории были выявлены в единичных количествах в Центрально-Черноземном и Нижневолжском регионах РФ.

Многомерная диаграмма сходства между региональными популяциями, построенная на основании значений индекса Роджерса, который характеризует различия в структуре популяций по фенотипическому составу, представлена на рисунке 8. На ней изученные региональные образцы популяции объединились в три группы. В одну из них вошли западносибирские и уральские популяции, во вторую дагестанские. В третью близкородственную группу объединились

Таблица 24. Частоты фенотипов *Puccinia triticina* в РФ в 2001-2009 гг. и в 2010-2017 гг. (%)

Фенотип	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	2001-2009					2010-2017				
		Д	СК	Е	В	ЗА	Д	СК	Е	В	ЗА
FGTKH	1,2a,2b,9,15,19,24,26	0	0,4	0,1	0,2	0,2	2,7	0	0	0,8	0
FGTKR	1,2a,2b,9,19,24,26	0	2,2	0,8	1,1	0,2	0	0	0	0	0,2
FGTTG	1,2a,15,19,20,24,26	1,3	0	0,2	0	0	9,5	0	0	2,5	0
FGTTH	1,2a,15,19,24,26	0	0	2,9	1,4	0	0	0	0,8	0	0
FGTTQ	1,2a,15,19,20,24,26	0	0,4	2,9	3,3	0	0	0	0	0	0
FGTTR	1,2a,19,24,26	5,3	13	5,1	7,3	0,9	0	0	0	0	0
FHTKG	1,2a,2b,9,15,19,20,24	0	0,4	0,2	0	0	2,7	3,3	0	2,2	0
FHTKH	1,2a,2b,9,15,19, 24	3,9	0,9	0,2	0	0	2,7	0	0	0,6	0
FHTKR	1,2a,2b,9,19, 24	13,2	2,2	0,9	0,8	0	0	0	0	0	0
FHTTG	1,2a,9,15,19,20,24	1,3	1,3	0,9	0	0	4,1	3,3	0,2	3,9	0
FHTTH	1,2a,9,15,19, 24	10,5	3,5	0,3	0	0	0	0	0	0	0
FHTTQ	1,2a,9,15,19,20,24	7,9	2,2	0,3	0	0,3	0	0	0	0	0
FHTTR	1,2a,9,19, 24	2,1	7,4	1,4	0,6	1	0	0	0	0	0
FJTTR	1,2a,9,19,26	0	0,9	0,1	0	0,2	0	0	0	0	0
FGTTS	1,2a,9,15,20,24,26	0	0,4	0,1	0,2	0,2	0	0	0	0,8	0
FGTKS	1,2a,2b,9,15,20,24,26	0	0,4	0,1	0,2	0,2	0	0	0	0	0
FGTKT	1,2a,2b,9,15,24,26	0	0,9	0	0,5	0	0	0	0	0	0
FGTTT	1,2a,9,15,24,26	0	0,4	0,4	2,2	0,3	0	0	0	0	0
MGTKG	2a,2b,2c,9,15,19,20,24, 26	0	0	0,13	0,5	0	0	0	0,8	4,2	0
MHTKG	2a,2b,2c,9,15,19, 20,24	0	0	0,2	0,2	0	0	1,1	0,3	0,3	0
MHTKH	2a,2b,2c,9,15,19, 24	0	0	1,4	0	0	0	0	3,3	0	0,2
MHTKQ	2a,2b,2c,9,19, 20,24	0	0	1,5	0	0	0	0	6,1	1,4	0
MHTKR	2a,2b,2c,9,19, 24	0	0	4,8	0,2	0	0	0	12,8	1,1	0
PGTKG	2a,2b,9,15,19,20,24,26	0	0	0,4	0,5	0	0	0	0,7	1,1	0
PGTKH	2a,2b,9,15,19,24,26	0	0	0,4	0	0	4,1	0	0,2	7	0
PGTKR	2a,2b,9, 19,24,26	0	0	0,5	0,3	0	0	1,6	1	0,6	2,5
PGTTG	2a,9,15,19,20,24,26	0	0,4	1,6	0,2	0	0	0	3,5	0	0
PGTTH	2a,9,15,19, 24,26	0	0	1,1	4	0,2	0	0	3,8	2,5	2,7
PGTTR	2a,9, 19, 24,26	1,3	8,7	1,9	1,9	0,3	0	10,9	0,8	1,4	0
PHTKG	2a,2b,9,15,19,20,24,26	0	0	0	0	0	9,5	0	1	0,3	0
PHTKH	2a,2b,9,15,19, 24	0	0,9	1,1	0,2	0	1,4	0	2,3	0	0
PHTKQ	2a,2b,9,15,19,20,24	0	0,4	0,8	0,2	0	0	2,7	1,5	1,4	0
PHTTG	2a,9,15,19,20,24	0	0	0,3	0,3	0	2,7	4,9	0,8	0	0
PHTTH	2a,9,15,19,24	0	0,4	1,4	0,3	0	14,9	6	4,4	0	0
PHTTR	2a,9, 19,24,26	1,3	5,2	1,5	0,5	0,3	0	5,5	3,1	0,3	0
TCTTR	9,16,19,24	1,3	0,9	0,5	0,2	0,3	0	0	0	3,9	2,1
TGTTQ	9,19,20,24,26	0	0,9	2,6	5,4	1	6,8	0	2,1	4,2	1,1
TGTTR	9,19, 24,26	1,3	7,4	12,1	23,5	38,2	6,8	16,9	8,4	29	11,3
THPTR	9,11,19,24	0	0	0	0,2	0	2,7	3,3	0	0	0,2
THTTQ	9,19,20,24	2,6	1,3	1,4	1,9	0,5	1,4	6,6	2,1	3,6	1,1
THTTR	9,19,24	21,4	13,4	17,4	15,1	33,3	0	23	9	8,9	14,3

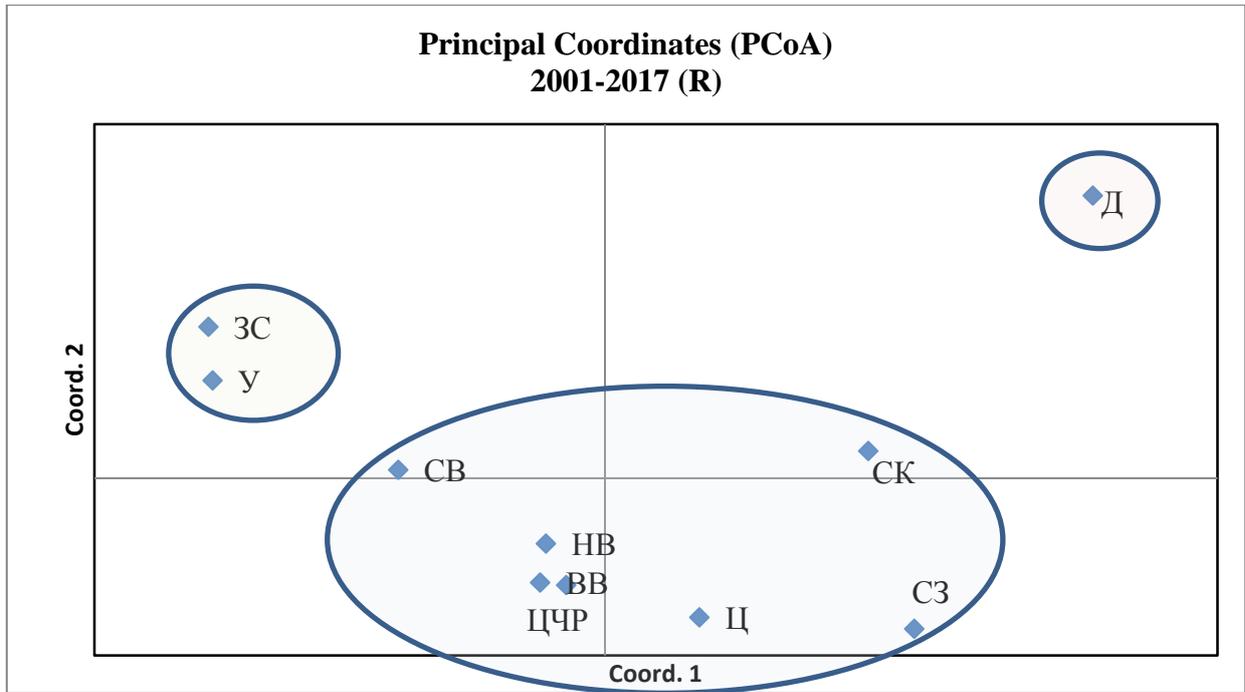
Продолжение таблицы 24

Фенотип и показатели разнообразия	Авирулентность к линиям Thatcher с генами <i>Lr</i>	2001-2009					2010-2017				
		Д	СК	Е	В	А	Д	СК	Е	В	А
TQTTR	19,24,26	0	0	0,3	0	0	0	0	0,2	0,6	38,9
TLTTR	16,19,,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5
TQTTQ	19, 20,24,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,2
TGTTS	9,20,24,26	0	0	0,1	1,6	0,2	0	0,5	1	6,7	0
TGTTT	9,24,26	0	0,9	0,5	8,6	8,2	0	1,1	3,2	5,3	0
Среднее число аллелей вирулентности		14,8	14,9	14,6	15,3	16,2	13,7	15,4	14,2	15,1	16,1
Фенотипы групп F-, B- C-, D- (p1P2a)		70	46	33	17	5	27	8	3	11	2
Фенотипы групп P-, M-, L-, N- (p1P2a)		3	19	20	8	1	56	38	57	34	10
Фенотипы групп TH-, TG-, TC- (p1p2a)		28	28	44	69	82	18	48	26	49	55
Фенотипы групп -----T, -----S (p19)		0	3	1	3	6	0	2	4	7	1
Фенотипы групп TQ-, TL- (p9)		0	0	0	0	0	0	0	0,2	1	33

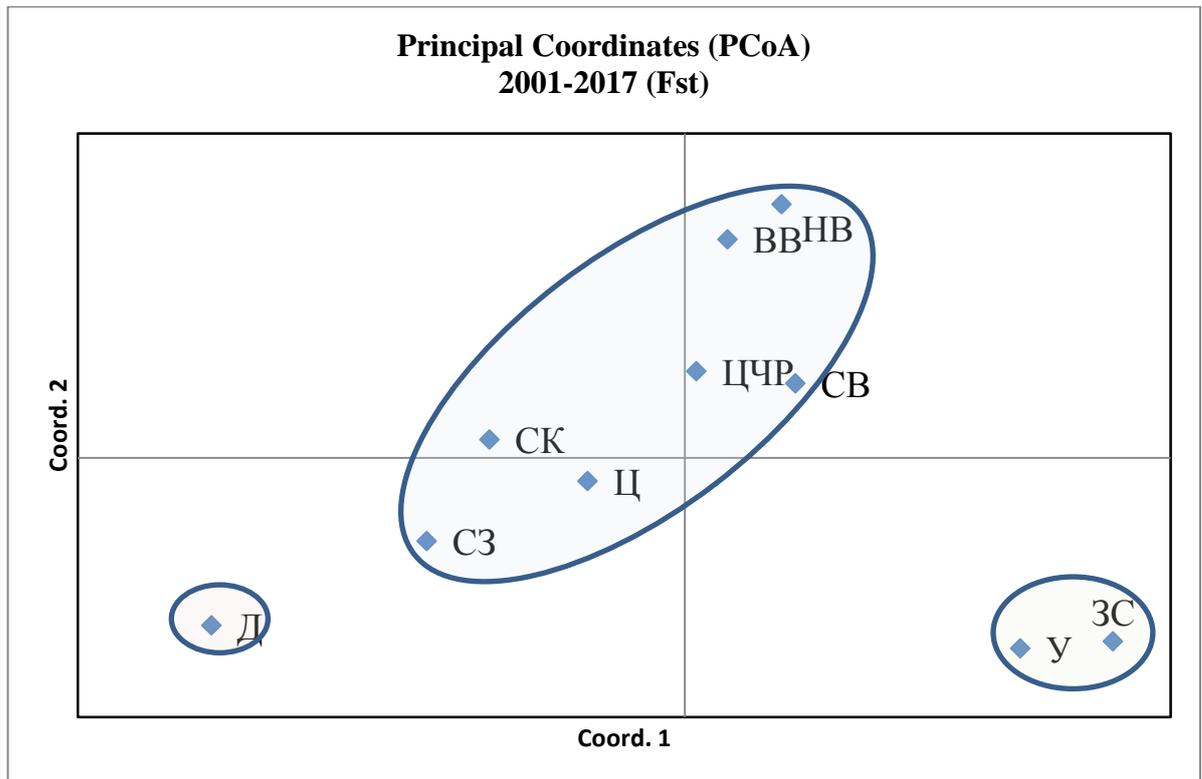
Популяции *P.triticina*: Д – дагестанские, СК – северокавказские, Е – европейские, В – волжские, А – азиатские.

популяции из Нижневолжского, Волго-Вятского, Центрально-Черноземного и Центрального регионов, а ближе к ним по сходству были популяции Северо-Западного, Средневолжского и Северо-Кавказского регионов (рис. 8а). Аналогичная дифференциация российских региональных популяций *P. triticina* получена по индексу F_{st} (рис. 8б).

Сводные результаты изучения структуры российских популяций *P. triticina* по фенотипическому составу в 2001-2017 гг. представлены на рисунке 9а. Согласно индексу Роджерса на многомерной диаграмме региональные популяции *P. triticina* достоверно дифференцировались на группы: дагестанская, азиатская и европейская. Сходство волжской субпопуляции с другими европейскими ($R=0,46$) было незначительно выше, чем с азиатскими ($R=0,51$). Северокавказские образцы популяций (СК) характеризовались более высоким сходством с другими европейскими ($R=0,45$), чем с дагестанскими ($R=0,69$). Аналогичные результаты получены по индексу генетических расстояний F_{st} (рис. 9б).



а



б

Рисунок 8 – Многомерная диаграмма сходства региональных популяций *Puccinia triticina* в РФ в 2001-2017 гг. по индексам Роджерса (а) и Fst (б)

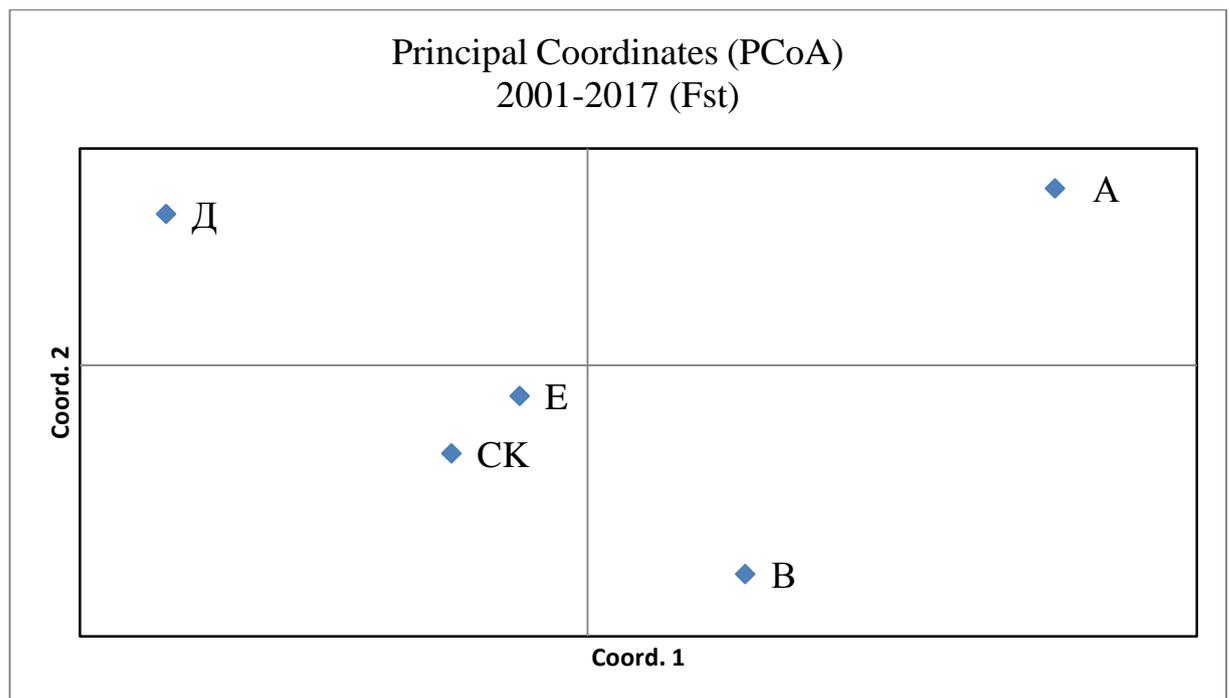
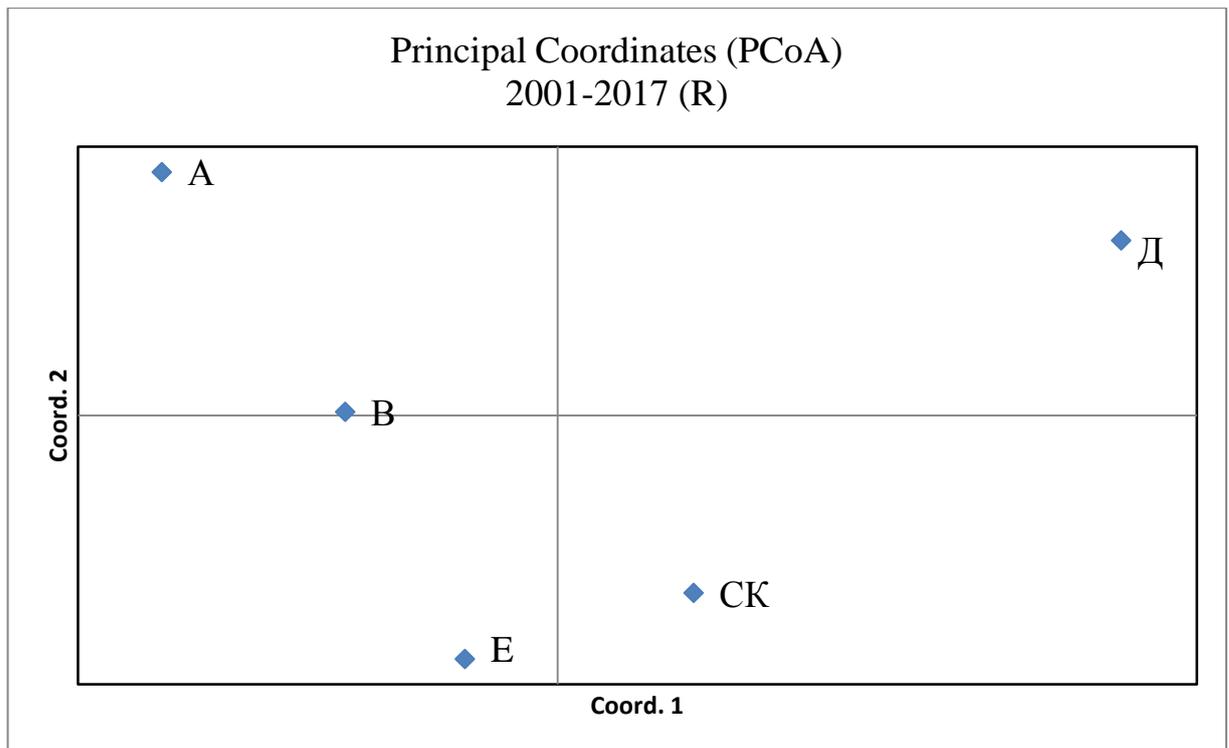


Рисунок 9 – Многомерная диаграмма генетического родства между географическими популяциями *Puccinia triticina* в РФ в 2001-2017 гг. по индексам Роджерса (а) и Fst (б)

Популяции *P.triticina*: А – азиатские, В – волжские, Е – европейские, СК – северокавказские, Д – дагестанские.

Согласно тесту Мантеля выявлена высокая корреляция между результатами дифференциации популяций по индексу Роджерса и Fst ($r=0.92$) (рис. 10).

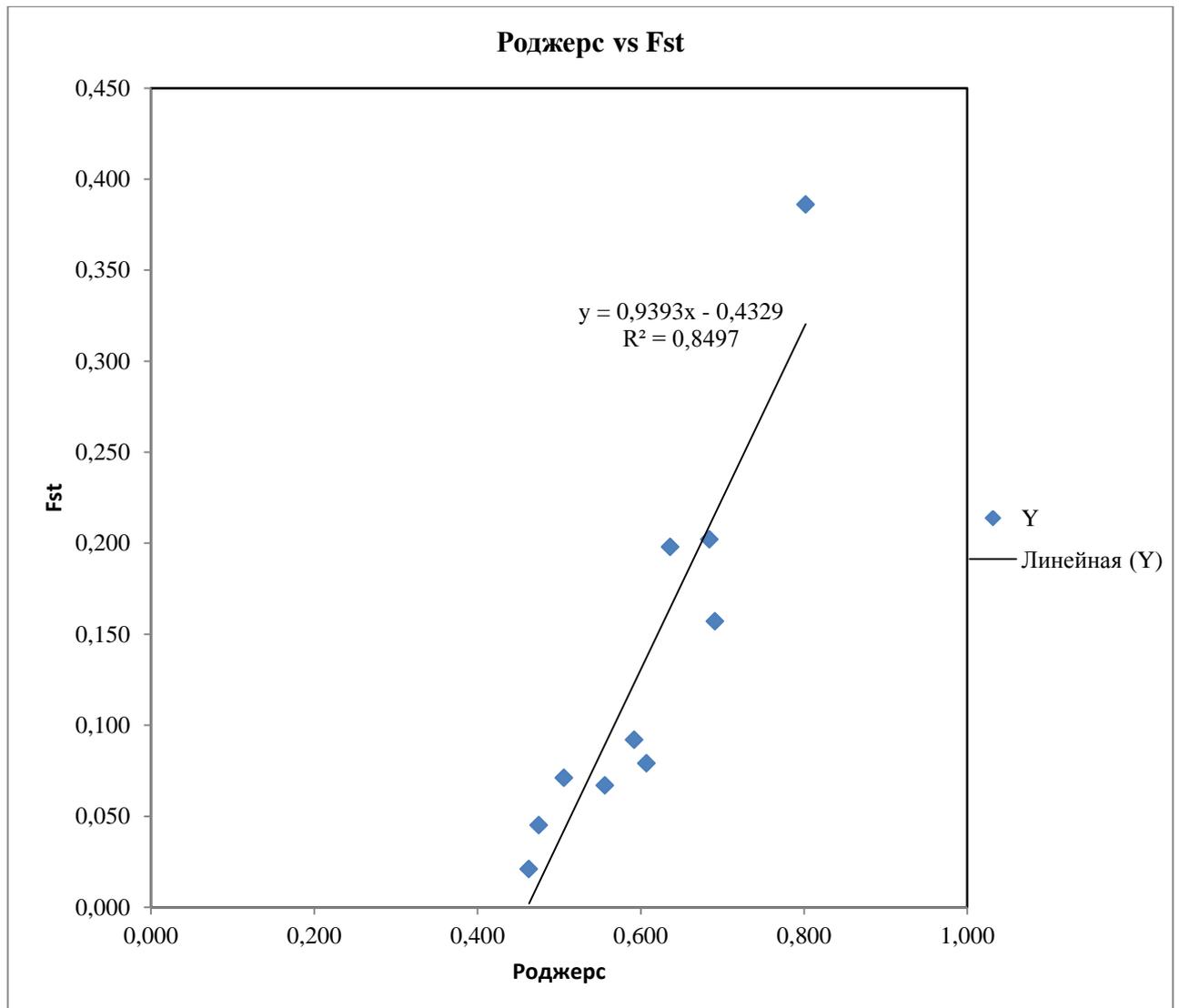


Рисунок 10 - Анализ корреляции между результатами дифференциации популяций *Pucciniana triticina* по индексам Роджерса и Fst (тест Мантеля в GenAlex)

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ НА МЯГКОЙ ПШЕНИЦЕ ПО ДНК ПОЛИМОРФИЗМУ

4.1 ИССЛЕДОВАНИЯ *PUSCINIA TRITICINA* ПО RAPD И УП ПЦР ПОЛИМОРФИЗМАМ

В 2007 году популяционные исследования *P. triticina* были дополнены молекулярными подходами. Для оценки полиморфизма популяций патогена были использованы RAPD и УП ПЦР маркеры. Первоначально их апробировали для изучения образцов популяций, собранных на производственных посевах и ГСУ в Северо-Западном регионе. В дальнейшем эти исследования расширили включением в анализ инфекционного материала широкого географического происхождения.

Предварительно была оценена информативность 20 RAPD праймеров, используемых в исследованиях североамериканских и западноевропейских популяций патогена (Kolmer et al., 1995; Park et al., 2000) для анализа российских популяций. Также в анализ включили пять универсальных (УП) ПЦР праймеров (L45, 3-2, 15-19, AS15inv, AS4) отличающихся от RAPD большим числом олигонуклеотидов, более высокой температурой отжига и стабильностью в воспроизведении продуктов амплификации (Bulat et al., 1992; 1998; Мироненко, Булат, 2003). В результате отобран один УП-ПЦР праймер (AS4) и пять RAPD праймеров (450, 490, 538, 280.02, 270.09, 480.04), которые характеризовались высокой результативностью для выявления полиморфизма российских популяций.

Структура популяций *Puccinia triticina* в Северо-Западном регионе.

Целью исследований являлось изучение полиморфизма изолятов *P. triticina* в Северо-Западном регионе по RAPD и УП ПЦР маркерам и сравнение полученных результатов с анализом вирулентности. Инфекционный материал, представленный листьями пшеницы с уренинопустулами, был собран в 2007 году в Новгородской (производственный посев), Ленинградской (ГСУ, опытные

поля НИИ) и Псковской (ГСУ) областях Северо-Западного региона (Приложение А, табл. А.1).

Всего изучено 139 монопустульных изолятов (16 новгородских, 67 ленинградских, 56 псковских). В результате анализа вирулентности к 24 тестерным линиям (1 набор: *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3*; 2 набор: *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; 3 набор: *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*; 4 набор: *Lr10*, *Lr18*, *Lr14a*, *LrB*; 5 набор: *Lr2b*, *Lr3bg*, *Lr14b*, *Lr15*; 6 набор: *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr28*) определено 36 фенотипов, из них в псковской субпопуляции 27, в ленинградской – 15, в новгородской – 3. Таким образом, разнообразие образцов популяций, собранных на ГСУ (Псковская, Ленинградская обл.), было выше, чем на производственном посеве. Один общий фенотип определен для трех выборок из северо-западной популяции. В новгородской субпопуляции определено три общих фенотипа с ленинградской и один с псковской; в ленинградской и псковской субпопуляциях – 7 фенотипов.

Согласно всем статистическим индексам, минимальным разнообразием по фенотипическому составу и вирулентности характеризовалась новгородская субпопуляция, максимальным – псковская (рис. 11а).

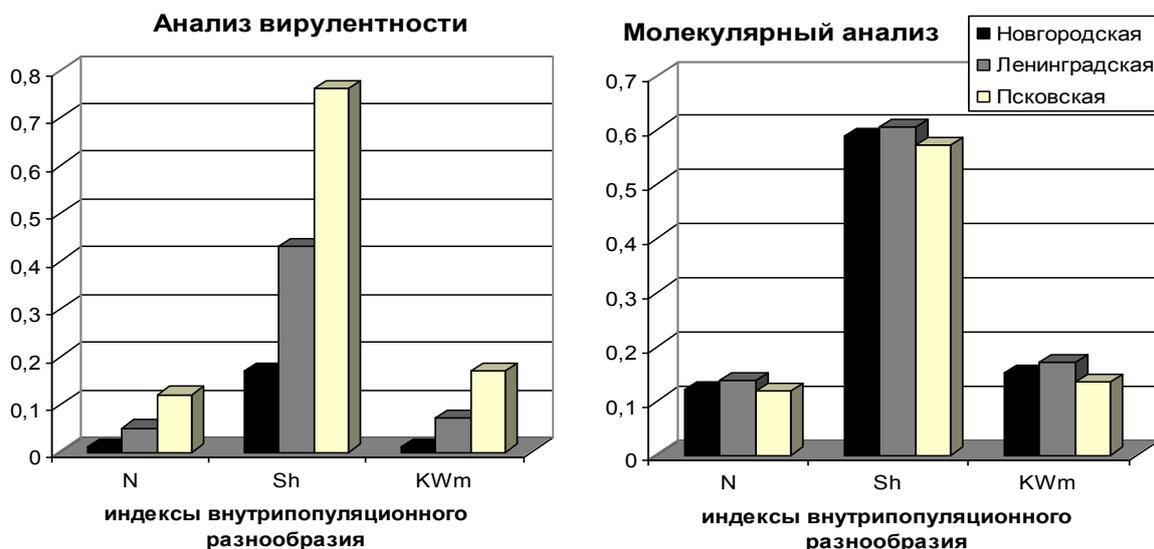


Рисунок 11 – Индексы внутривидового разнообразия образцов северо-западной популяции *Puccinia triticina* по вирулентности (а) и молекулярным маркерам (б) (2007 г.)

N – индекс Нея; Sh – индекс Шеннона; KW_m – индекс Космана

По степени генетического родства 36 фенотипов вирулентности гриба на UPGMA-дендрограмме распределились в три группы (рис. 12). Кластерный анализ выполнен в программе TREECON. Для установления кластерных различий использован метод UPGMA. Первый кластер включал все новгородские, ленинградские изоляты и 45% псковских. Второй кластер преимущественно был представлен псковскими изолятами, имеющими оригинальные фенотипы вирулентности. Третий наиболее генетически отдаленный кластер составлял один изолят, выделенный из Псковской популяции с сорта Святая Кадриль.

Согласно индексам генетических расстояний (Нея, Роджерса и Космана) по вирулентности различия между псковскими и новгородскими коллекциями изолятов *P. triticina* были выше, чем между новгородскими и ленинградскими (рис. 13а).

Результаты анализа вирулентности указывали на определенную дифференциацию между тремя северо-западными образцами *P. triticina*, что обусловлено влиянием инфекционного материала, используемого в анализе. Преобладание генетически разнообразного материала с ГСУ и коллекционных посевов НИИ значимо увеличивало полиморфизм популяций.

С использованием RAPD и УП ПЦР праймеров выявлено 37 фенотипов, из них в новгородской субпопуляции 7, ленинградской – 21, псковской – 18. Таким образом, число молекулярных генотипов было близким с числом фенотипов вирулентности, что указывает на равную значимость маркеров в оценке генотипического разнообразия. Полиморфность праймеров для выявления генетического разнообразия *P. triticina* представлена в таблице 25.

При использовании молекулярных маркеров определен один общий фенотип. В новгородской и ленинградской субпопуляциях выявлено 4 общих молекулярных фенотипа, новгородской и псковской – 1, ленинградской и псковской – 5. Значения трех индексов внутривидового разнообразия (Нея, Шеннона, Космана) для образцов северо-западной популяции по RAPD маркерам были близкими ($N=0,12-0,14$; $KW_m=0,13-0,17$; $Sh=0,57-0,6$) (рис.11б).

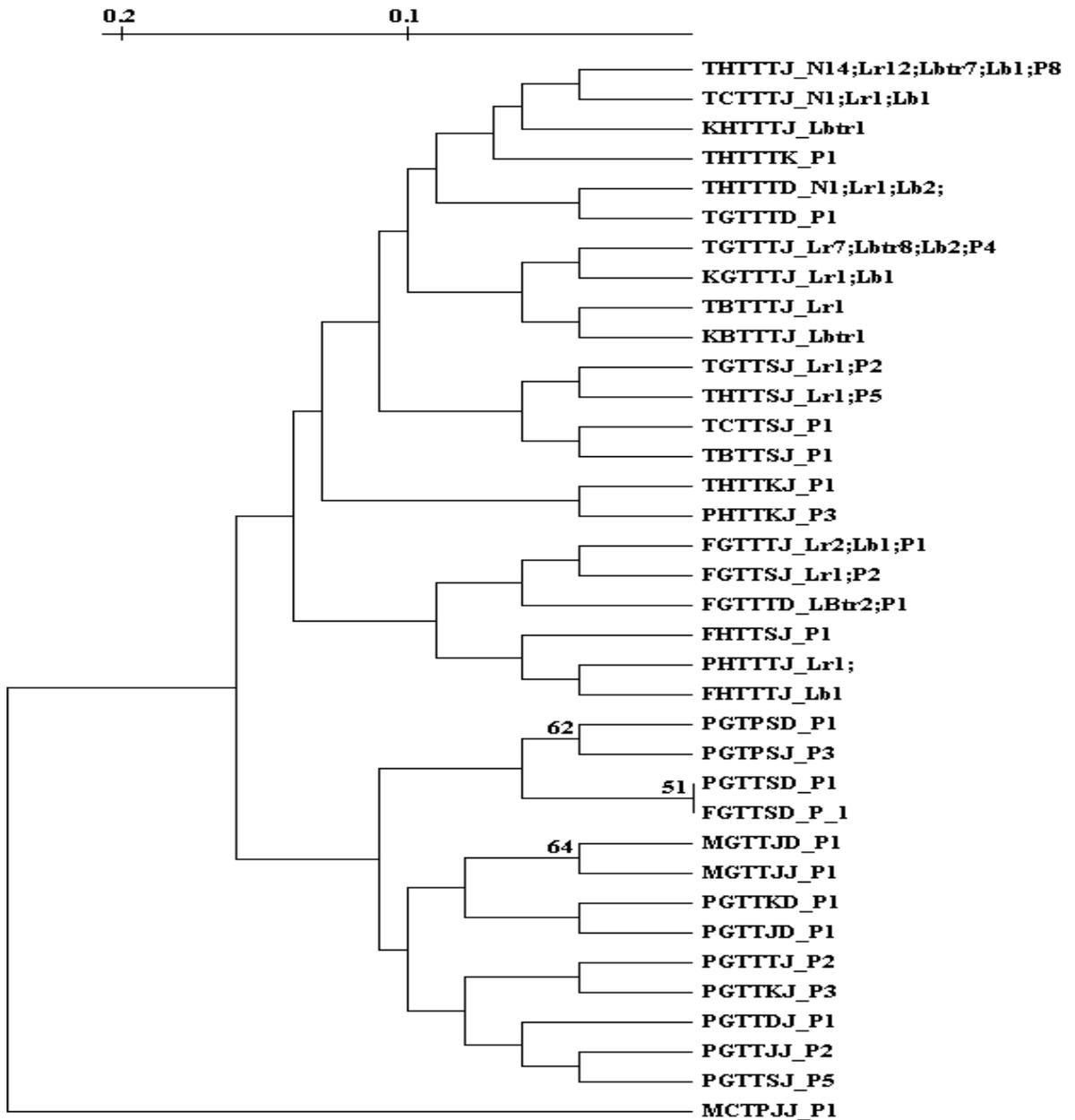


Рисунок 12 – Генетическое родство между фенотипами *Puccinia triticina*, определенными в образцах северо-западной популяции по признаку вирулентности

Аббревиатура изолятов: Буквенный 6-значный код, далее происхождение изолята:

N – новгородские, P – псковские, Lr – ленинградские (Гатчинский ГСУ, п. Рождествено), Lb - ленинградский (Гатчинский р-н, НПО «Белогорка», коллекционный посев яровой пшеницы), Lbtr - (Гатчинский р-н, НПО «Белогорка», коллекционный посев тритикале), далее количество соответствующего фенотипа (шт.).

Например, фенотип FGTTTSJ_Lr1; P2 (выявлен в ленинградской (Гатчинский ГСУ) и псковской субпопуляциях количестве 1 и 2 шт. соответственно)

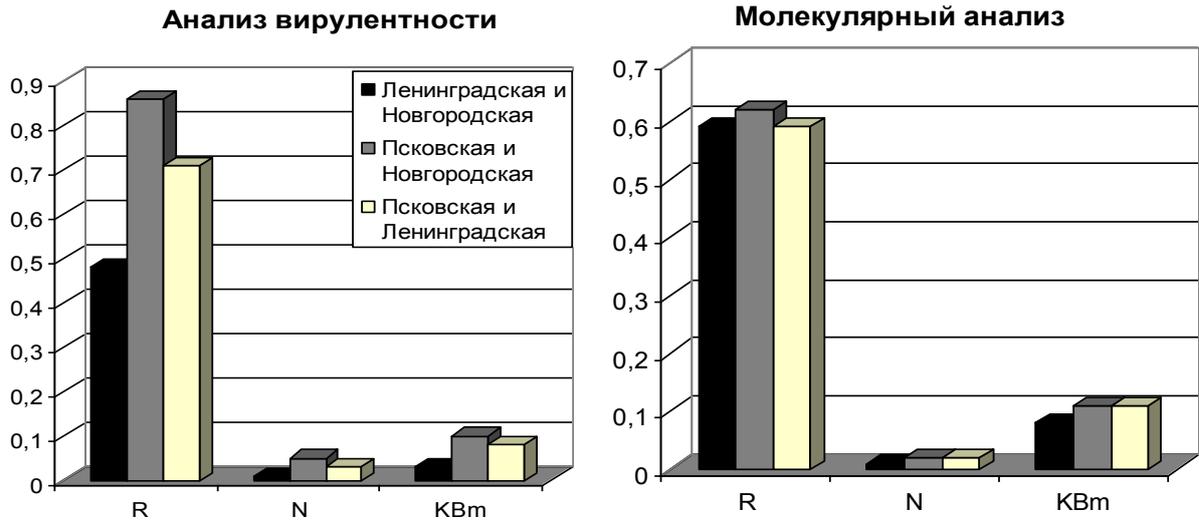


Рисунок 13 – Генетические расстояния между северо-западными субпопуляциями *Puccinia triticina* (2007 г.)

а – анализ вирулентности; б – RAPD анализ;

R – индекс Роджера, N – индекс Нея, KBm – индекс Космана

Таблица 25. Полиморфность RAPD и УП ПЦР праймеров, используемых для изучения генетического разнообразия изолятов *Puccinia triticina* (%)

Праймеры	Полиморфность праймеров при анализе коллекции изолятов <i>P. triticina</i>			
	новгородская	псковская	ленинградская	северо-западная
AS4	0	0	10,7	4,3
450	75,0	89,6	98,2	91,4
	100	92,5	91,1	92,8
280.02	100	100	85,7	94,2
	0	3,0	10,7	5,8
270.09	100	94,0	100	97,1
	18,8	25,4	0	14,4
480.09	18,8	19,4	23,2	20,9
	100	100	89,3	95,7
490	12,5	29,9	3,6	17,3
	93,8	89,6	100	94,2
	25,0	7,5	0	6,5
538	100	100	100	100
	100	100	89,3	95,7

Индексы генетических расстояний Нея, Роджерса и Космана по ДНК-маркерам указывали на более слабую дифференциацию северо-западных образцов популяций по сравнению с анализом вирулентности ($N=0,1-0,2$ и $0,1-0,5$; $R=0.59-0.62$ и $0,48-0,71$; $K_{Vm}=0,03-0,1$ и $0,08-0,11$ соответственно) (рис. 13б).

Среди изолятов, имеющих сходный фенотип вирулентности, определено несколько RAPD-фенотипов и, наоборот, в пределах одного RAPD-фенотипа наблюдалось несколько фенотипов вирулентности. Например, широко представленный молекулярный фенотип №20 (рис. 14) включал изоляты с разными фенотипами из трех областей, а наиболее распространенный фенотип вирулентности ТНТТТJ был представлен двадцатью двумя молекулярными фенотипами.

С использованием RAPD маркеров не выявлено значимых различий между изолятами, полученными с тритикале и пшеницы. Фенотип вирулентности ТНТТТJ, выявленный у изолятов с тритикале, был представлен пятью молекулярными фенотипами №9, №20, №25, №32, №36 (рис. 14). Среди 19 изолятов с тритикале только 4 имели оригинальный молекулярный фенотип, не отмеченный у изолятов патогена с мягкой пшеницы (№32,36). Отсутствие значимых различий между изолятами с тритикале и мягкой пшеницы указывает на их высокое генетическое родство.

В целом, анализ молекулярного полиморфизма трех северо-западных образцов популяций *P. triticina* показал более высокое сходство их структуры, чем в анализе вирулентности.

Структура российских региональных популяций *Puccinia triticina*. Целью являлась оценка структуры региональных популяций *P. triticina* в РФ в 2007 году по RAPD и УП ПЦР маркерам и сравнение полученных результатов с анализом вирулентности.

Всего изучено 417 монопустульных изолятов, выделенных из урединообразцов *P. triticina*, собранных в 7 регионах РФ (138 северо-западных, 43 северокавказских, 19 нижневолжских, 84 уральских, 44 западносибирских, 40

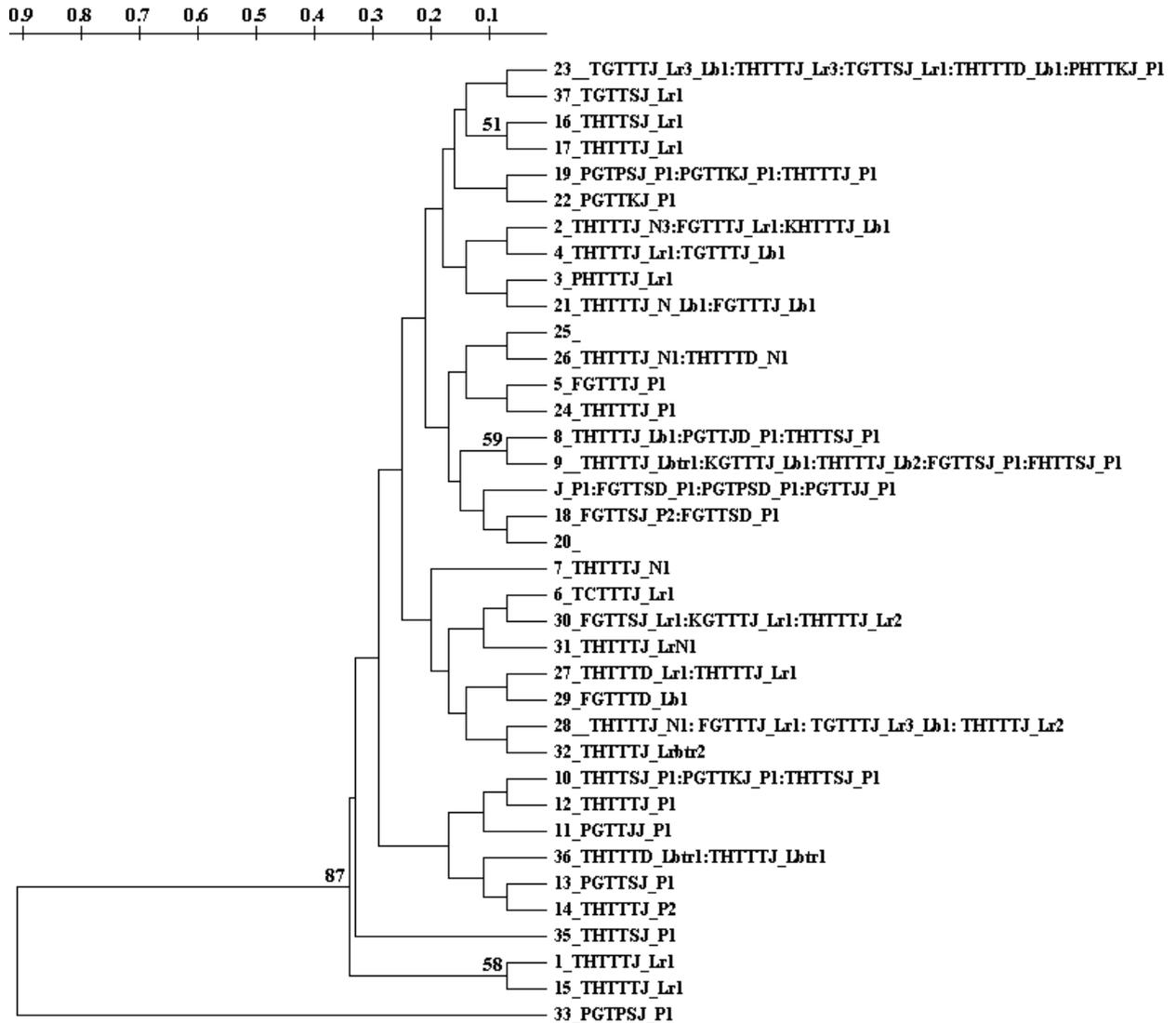


Рисунок 14 – Генетическое родство между молекулярными фенотипами *Puccinia triticina* в образцах северо-западной популяции

Аббревиатура изолятов: цифрой обозначен молекулярный фенотип и далее соответствующий ему фенотип вирулентности и его происхождение (согласно рис. 12).

Например, 33_PGTPSJ_P1 (молекулярный фенотип №33 включал фенотип PGTPSJ, выявленный у 1 псковского изолята).

* молекулярный фенотип №20 включал следующие фенотипы вирулентности:
 №20_TBTTTJ_Lr1:FGTTTD_Lbtr1:KBTTTJ_Lbtr1: FGTTTSJ_P1:
 MCTPJJ_P1:MGTTJD_P1: MGTTJJ_P1:PGTPSJ_P1:PGTTTSJ_P1:PHTTKJ_P2:
 TBTTTSJ_P1:TCTTSJ_P1:TGTTTSJ_P1:TGTTTD_P1:THITTKJ_P1:THITTSJ_P1:

THITTK_P1:TCTTTJ_N1_Lbtr1:TGTTTJ_Lr1_Lbtr5_Lb1_P3:THITTTJ_N6_Lbtr3_Lb5_P3
 ** №25 THITTTJ_Lbtr1_Lb1:TGTTTJ_Lb1_P1:FHTTTJ_Lb1: PGTTTJ_P2:
 TGTTTSJ_P1:FGTTTD_P1:PGTTKD_1

Таблица 26. Показатели внутрипопуляционной изменчивости *P. triticina* по вирулентности (2007 г.)

Показатель	Популяции						
	СЗ	СК	ЦЧР	Ц	НВ	У	ЗС
Число изолятов	138	43	40	48	19	84	44
Число фенотипов	35	15	11	14	4	24	14
Число фенотипов, представленных не менее, чем двумя изолятами	17	5	5	4	2	9	3
Частота доминирующего фенотипа	37	35	35	56	63	42	50
Среднее число аллелей вирулентности*	18.5	18.7	18.9	19.2	19.6	19.3	19

* при анализе на 24 линиях-дифференциаторах

центрально-черноземных и 48 центральных). Эта коллекция изолятов была охарактеризована по вирулентности и ДНК полиморфизму.

В анализе вирулентности использовали набор дифференциаторов из 24 линий и определено 79 фенотипов вирулентности. Число фенотипов существенно варьировало между региональными субпопуляциями (от 4 в волжских популяциях до 35 в северо-западной) (табл. 26). Фенотипический состав по вирулентности представлен в таблице 27.

Таблица 27. Представленность превалирующих фенотипов *P. triticina*, определенных в анализе вирулентности в регионах РФ (2007 г.) (%)

Фенотипы	Частота фенотипов вирулентности в регионах РФ (%)						
	СЗ	СК	ЦЧР	Ц	НВ	У	ЗС
ТНТТТJ	38	35	25	56	63	43	50
TGTTTJ	15	7	35	0	26	20	2
TGTTTD	0.7	2	8	0	0	1	0
FGTTTJ	3	0	3	0	0	0	21
ТНТТТD	3	14	0	0	0	0	2
TGTTSJ	2	0	13	0	0	2	0
FHTTTJ	0.7	12	0	0	0	1	0
TBTTTJ	0.7	0	3	0	5	0	0
ТНТТSJ	4	0	0	2	0	1	0
ТНТТRJ	0	2	3	2	0	0	0
TCTTTJ	0.7	2	0	0	0	0	2
КНТТТJ	0.7	0	0	15	0	0	0
ТНКТРJ	0	2	3	0	0	0	0
ТНТТKJ	0.7	0	0	0	0	2	0

Один общий фенотип вирулентности выявлен во всех региональных популяциях (ТНТТТТ). Согласно индексам генетических расстояний (Нея, Шеннона и Космана) разнообразие нижеволжской субпопуляции было минимальным, северо-западной – наиболее высоким. На рисунке 15 представлены результаты по индексу Космана KW_m .

Согласно индексам генетических расстояний по вирулентности северокавказская и центральная субпопуляции существенно дифференцировались от других российских. Высоким сходством характеризовались западносибирская и уральская субпопуляции, ближе к ним по сходству были центрально-черноземная и северо-западная. На рисунке 16 представлена UPGMA-дендрограмма, построенная на основании индекса Космана KB_m . Несмотря на то что значения индекса KB_m варьировали незначительно (от 0,027 до 0,073), статистически они были достоверны.

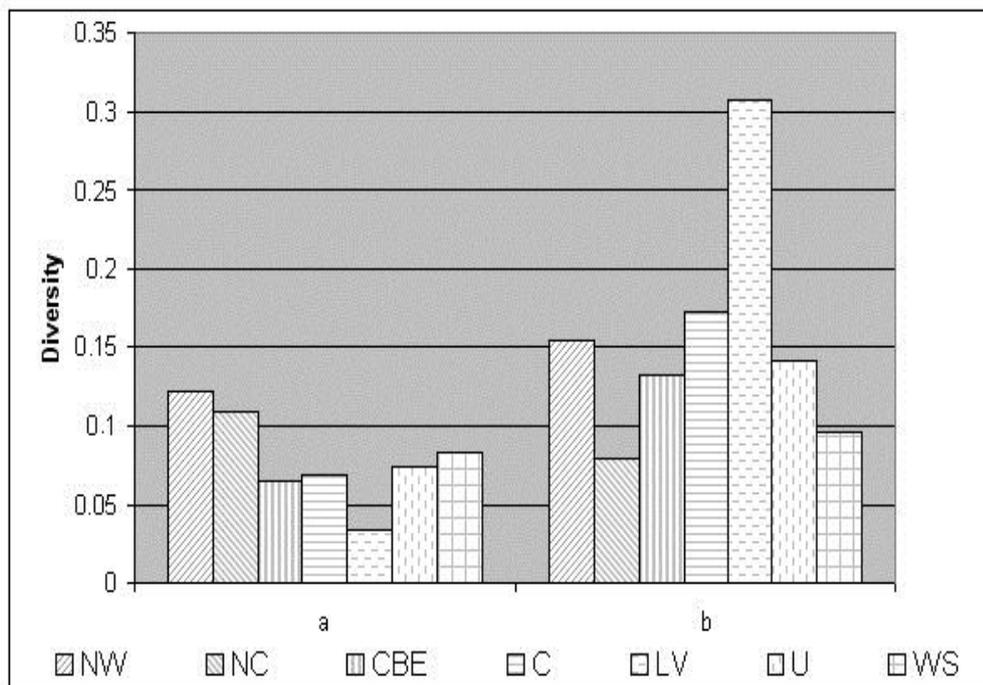


Рисунок 15 – Разнообразие региональных популяций *P. triticina* по вирулентности (а) и молекулярному полиморфизму (b) (по индексу Космана KW_m)

Обозначение популяций: NW – северо-западная, NC – северокавказская, CBE – центрально-черноземная, C – центральная LV - нижеволжская, U – уральская, WS – западносибирская.

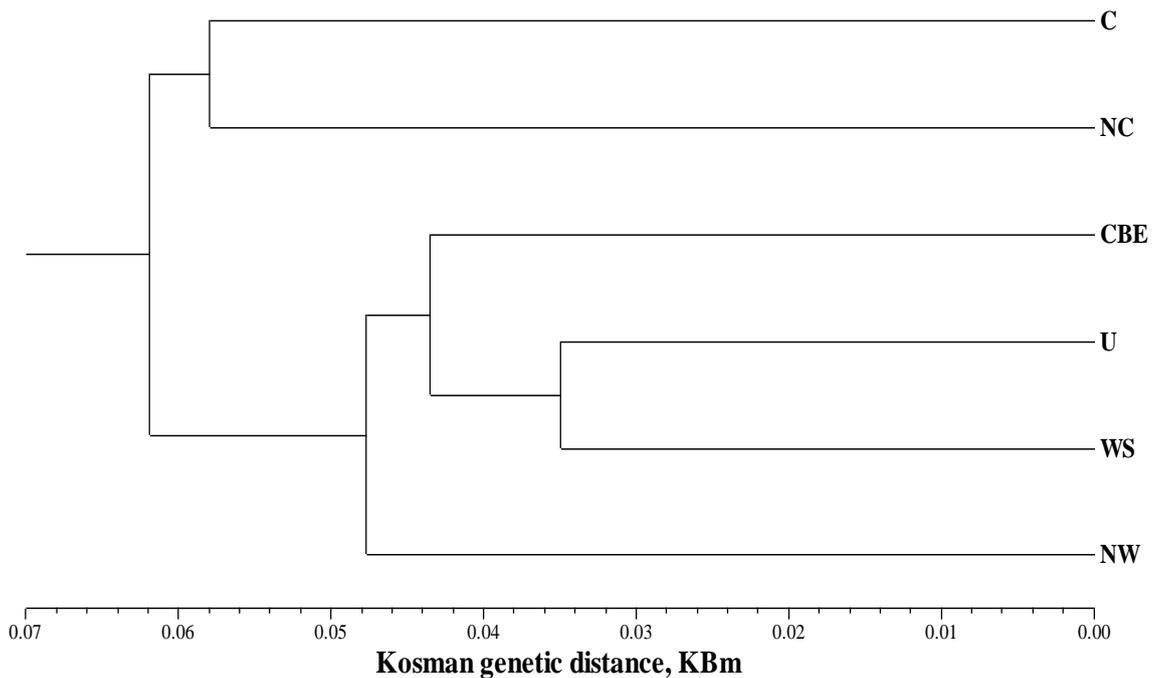


Рисунок 16 – UPGMA дендрограмма генетического сходства между российскими популяциями *Puccinia triticina* по вирулентности (по индексу Космана, KB_m) (2007 г.)

С использованием теста Мантеля оценили корреляцию результатов дифференциации субпопуляций по трем индексам (KB_m , R и N). Коэффициент корреляции (r) между результатами дифференциации по индексу KB_m и Роджерса составил 0,77; KB_m и Нея – 0,46.

Полиморфизм по RAPD и УП ПЦР оценили по 14 полиморфным фрагментам и выявили 71 молекулярный фенотип. При использовании RAPD праймеров 450, 538, 280.02, 270.09 и 480.09 наблюдали два полиморфных фрагмента; RAPD праймеров 450, 538, 280.02, 270.09 и 480.09 – три; УП ПЦР праймера AS4 – один. Число фенотипов варьировало от 11 (северокавказская коллекция изолятов) до 37 (северо-западная) (табл. 28). Свыше 50% идентифицированных фенотипов было представлено более чем 1 изолятом (за исключением волжской коллекции). Частота доминантного фенотипа варьировала от 10% в волжской супопуляции до 53% в северокавказской. Параметры

внутрипопуляционной изменчивости изученных популяций согласно RAPD анализу представлены в таблице 28.

Таблица 28. Внутрипопуляционное разнообразие *P. triticina* по RAPD и УП ПЦР маркерам (2007 г.)

Показатель	Популяции						
	СЗ	СК	ЦЧР	Ц	НВ	У	ЗС
Число изолятов	138	43	40	48	19	84	44
Число фенотипов	37	11	13	14	16	21	12
Число генотипов, представленных более чем 2 изолятами	19	5	7	8	3	11	6
Частота доминантного генотипа	34	53	32	25	10	31	48
Генотипическое разнообразие (Simple richness, <i>SR</i>)	0.27	0.26	0.35	0.29	0.84	0.25	0.27
Равномерность распределения фенотипов (Evenness, <i>E</i>)	0.77	0.69	0.82	0.85	0.98	0.75	0.73

Один общий молекулярный фенотип с разной частотой (от 5% до 54%) обнаружен во всех субпопуляциях. Число общих фенотипов в других региональных субпопуляциях показано в таблице 29.

Таблица 29. Число общих RAPD генотипов в региональных российских популяциях *P. triticina*

Популяции	СК	ЦЧР	Ц	НВ	У	ЗС
СЗ	11	5	7	3	8	9
СК		7	5	3	5	7
ЦЧР			7	4	6	3
Ц				5	7	3
НВ					5	2
У						5

Диаграмма, демонстрирующая генетическое разнообразие изученных популяций по молекулярным маркерам согласно индексу Космана (KW_m), представлена на рисунке 15б. Значения индекса внутрипопуляционного разнообразия KW_m в RAPD анализе было выше, чем в анализе вирулентности.

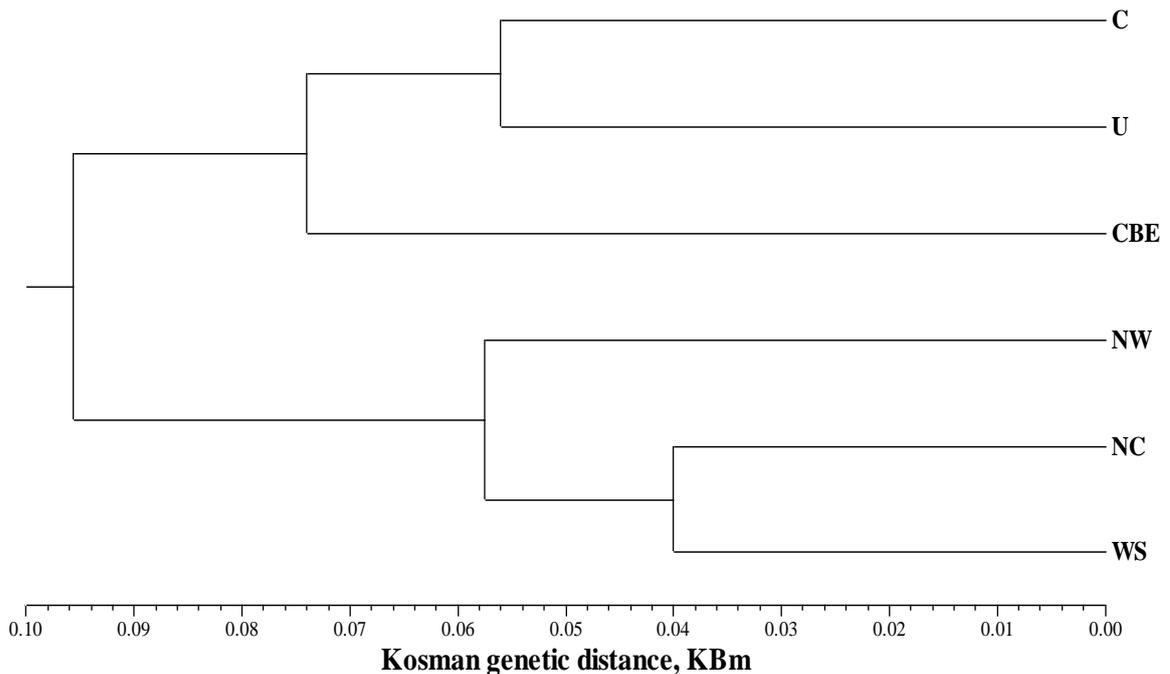


Рисунок 17 – UPGMA дендрограмма генетического сходства между российскими популяциями *P. triticina* по RAPD маркерам (по индексу Космана KB_m)

UPGMA дендрограмма генетического родства между российскими популяциями *P. triticina* по молекулярным маркерам (по индексу KB_m) представлена на рисунке 17. Поскольку в волжской коллекции было значительно меньшее число изолятов, чем в других коллекциях, что отразилось на результатах обоих анализов (вирулентности и молекулярного), то ее не использовали в статистическом анализе.

На UPGMA дендрограмме выявлено два группы (рис. 17). В первую вошли северокавказская и западносибирская популяции, ближе к ним по сходству была северо-западная популяция. Вторая группа включала популяции из Центрального региона, ЦЧР и Урала.

Слабая корреляция отмечена между результатами дифференциации изученных популяций по вирулентности и RAPD полиморфизму согласно тесту Мантеля ($\kappa=-0.213$).

Наличие общих фенотипов вирулентности и RAPD в географически отдаленных российских популяциях указывало на возможный генетический поток между европейскими и западно-азиатскими популяциями *P. triticina*.

Высокая чувствительность RAPD маркеров к изменениям условий реакций и возможность сравнения только фрагментов амплификации из одной ПЦР реакции служит ограничением для широкого использования данного метода в популяционных исследованиях.

4.2 ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ *PUSCINIA TRITICINA* ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ МАРКЕРАМ

В середине 2000 годов для анализа популяций *P. triticina* были подобраны микросателлитные маркеры. С их использованием охарактеризованы популяции возбудителя бурой ржавчине во многих странах мира. Представляло интерес использовать эти маркеры для изучения структуры популяций *P. triticina* в России и сравнить результаты с полученными по признаку вирулентности.

В результате изучения российских популяций *P. triticina* в 2007-2014 гг. нами была создана коллекция, включающая изоляты широкого географического происхождения. Эти изоляты представлены широко и умеренно распространенными фенотипами; фенотипами специфичными для отдельных регионов и уникальными, которые отмечали эпизодически в единичных количествах.

В микросателлитном анализе было использовано 226 монопустульных изолятов *P. triticina*. Изоляты отобраны по принципу представленности максимального разнообразия по фенотипическому составу региональных популяций гриба, определенного в результате анализа вирулентности в ВИЗР. Для этого из каждого из 87 проанализированных по вирулентности образцов популяций *P. triticina*, собранных в 2007–2014 гг. в РФ, было отобрано по 1-2 изолята каждого идентифицированного фенотипа. Происхождение изолятов и фенотипический состав показаны в таблице 30. В коллекцию включили 20

Таблица 30. Происхождение изолятов *P. triticina* и их фенотипы

Регион *	Место сбора	Число изоля тов	Число феноти пов	Фенотипы**
1	2	3	4	5
Северо-Кавказский (Д)	Дагестан, Дербентский р-н, опытная станция ВИР	24	13	ТНТТR, ТНТТQ, ТGТТR, РНТКG, МНТКН, СGТКG, СGТКН, СНТКG, FCTTH, FНТТQ, МСТКН, МНТКG, РНТJG
Северо-Кавказский (СК)	Краснодарский край	11	9	ТНТТR, ТНТТQ, ТGТТR, FНТКG, FНТКН 16
	Ставропольский край	5		ТGТТR, ТGТТQ, МНТКН, ШКPR, ТКТТQ
Поволжье (В)	Нижегородская обл.	14	15	ТGТТT, РНТКG, РGТТH
	Саратовская обл.	3		СGТSP, ТGТSM, FGТSF
	Чувашия	14		ТНТТQ, ТGТТR, РНТКG, РНТКR, КGТТR, СНТКG, ТНТТT, РGТКR, NГKPR
	Самарская обл.	1		ТGТТM
Северо-Западный (СЗ)	Калининградская обл.	8	19	ТGТТQ, МGТКR, СGТКG, СGТКН, SГJPR, МGТКQ, СGТКR, BГJFG
	Псковская обл.	6		ТНТТR, ТНТТQ, РGТКН, РGТКQ, FГТТQ
	Ленинградская обл.	11		ТНТТR, РGТКН, РGТТR, NНJFH, МНТКR
	Новгородская обл.	7		ТНТТR, РНТКG, РНККН, РНТКН
Центрально-европейский(Ц)	Курская обл.	4	24	ТНТТR, КGТТR, КНТSR, FНТКR
	Липецкая обл.	8		ТGТТT, ТНТТR, КGТТR, КНТТR, КGТТQ, ТGКТT
	Тульская обл.	6		ТНТТR, КНТТR, КНКТR, КНТSR
	Воронежская обл.	7		ТGТТR, ТНТSR, МGТКR
	Тамбовская обл.	9		ТQТТR, ТGТТT, ТGТТR, РGТКН, СНТКН, МGТКG, RГТТR
	Белгородская обл.	3		ТGТТR, ТGТТQ, ТGТSR
	Смоленская обл.	2		ТНТТR, RНТТR
	Владимирская обл.	5		ТGТТQ, РGТКН
	Брянская обл. (тритикале)	8		FГТКН, КСТSR, КСТТR, КНТТR
Ярославская обл.	1	10	РНТКR	
Западно-Сибирский (ЗС)	Алтайский край	6	10	ТНТТR, ТGТТR, FГТТR
	Кемеровская обл.	4		ТНТТR, ТGТТR, ТQТКR
	Томская обл.	3		ТGТТR
	Омская обл.	4		ТGТТR, ТGТТQ, ТQТТQ
	Новосибирская обл.	11		ТQТТR, ТQТТQ, ТGТТR, ТQТТL, КQТТQ, РGТКG
	Тюменская обл.	3		ТQТТQ, ТGТТQ

Продолжение таблицы 30.

1	2	3	4	5
Уральский (У)	Курганская обл.	6	9	ТНТТR, ТНТТQ, ТGТТR
	Оренбургская обл.	3		ТНТТR, КGТТR, FГТТR
	Челябинская обл.	9		ТQТТQ, ТНТТR, ТGТТR, ТGТТL, ТНТТM
	Башкортостан	2		ТGТТR, ТGТТQ
Казахстан (К)		18	4	ТНТТR, ТНТТQ, ТGТТR, ТНТSR

Примечание: * в скобках дано обозначение коллекций изолятов (популяций)

** Жирным шрифтом выделены широко и умеренно распространенные фенотипы.

уральских изолятов, 31 западносибирский, 53 центрально-европейских, 32 северо-западных, 32 волжских и 40 северокавказских. В соответствии с ранее полученными Л.А. Михайловой (Михайлова, Васильев, 1985) сведениями о принадлежности дагестанских изолятов к кавказской популяции, а краснодарских - к европейской, мы разделили изоляты из Северо-Кавказского региона на 2 группы: дагестанские (Д) (24 изолята) и северокавказские (СК) (16 краснодарских и ставропольских). В изучаемую коллекцию дополнительно включили 18 изолятов из Казахстана, которые были представлены фенотипами, широко распространенными в российских популяциях.

226 изолятов, используемых для микросателлитного анализа, были представлены 65 фенотипами вирулентности (табл. 30).

Многомерная диаграмма генетических расстояний по вирулентности представлена на рисунке 18. Высоким сходством характеризовались западносибирские, уральские и казахстанские коллекции изолятов ($KB_m=0.04-0.08$). Эта группа отличалась от европейских, северокавказских и дагестанских коллекций, которые в разной степени дифференцировались между собой по вирулентности ($KB_m=0.09-0.14$).

Показатели генетического разнообразия изолятов *P. triticina* по 18 микросателлитным локусам представлены в таблице 31. Всего выявлено 48 полиморфных аллелей. Число аллелей в изученных локусах варьировало от 2 до 4.

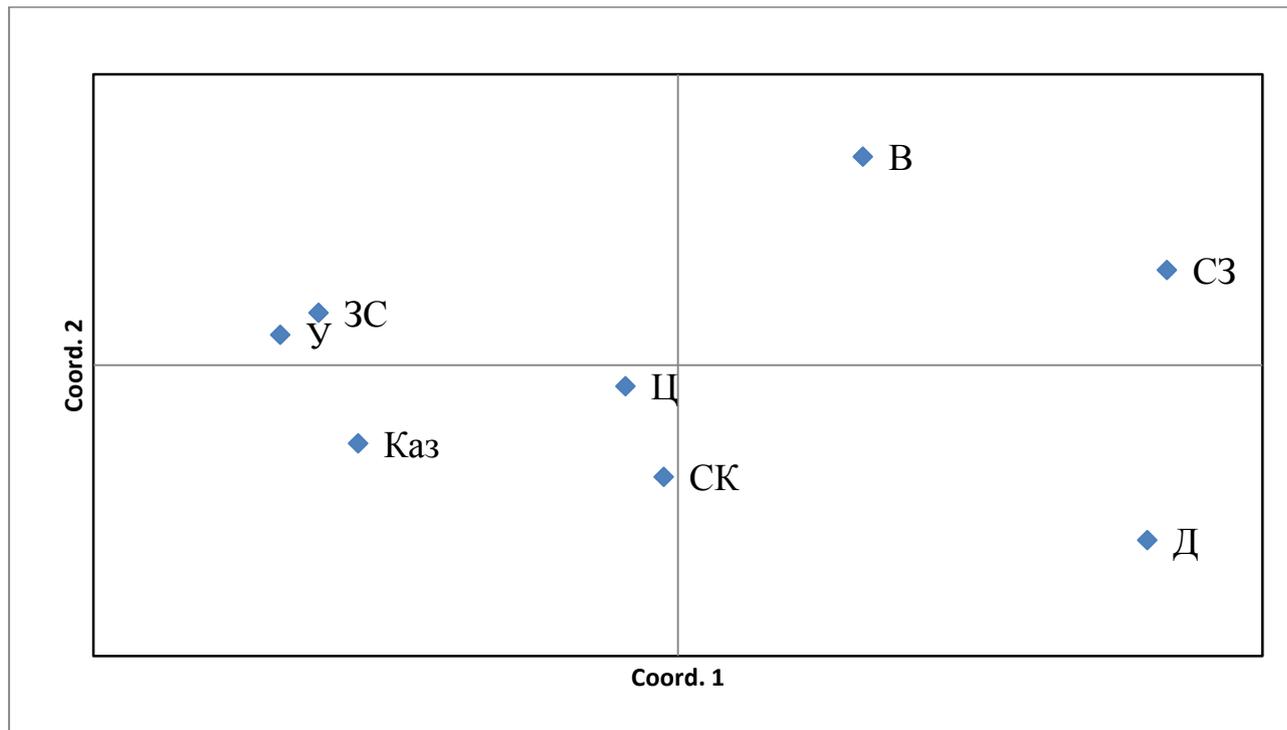


Рисунок 18 – Многомерная диаграмма генетического сходства популяций *Puccinia triticina* по вирулентности (по индексу KBm)

Аллельное разнообразие (N_a , N_e) по SSR локусам было сходным во всех выборках изолятов. Уровень наблюдаемой гетерозиготности (H_o) был выше уровня ожидаемой (H_e). Индекс фиксации (F_{is}) для всех популяций имел отрицательные значения, что указывает на избыток гетерозигот. Проверка соответствия распределения генотипов соотношению Харди-Вайнберга также показала наличие отклонений наблюдаемых частот генотипов от теоретически ожидаемых для большинства изученных локусов.

С использованием микросателлитных маркеров определено 69 генотипов, из них 31 отмечен в двух и более регионах. Высокое число сходных генотипов определено среди северо-западных, центрально-европейских, волжских и северокавказских изолятов, а также среди западносибирских, уральских и казахстанских (15 и 7 соответственно). Единичные общие генотипы идентифицированы в популяциях из географически отдаленных регионов: западносибирской и центрально-европейской; западносибирской и волжской; волжской и казахстанской. Большинство изолятов из Дагестана было

представлено уникальными генотипами (75%), и только четыре являлись общими с изолятами из других регионов. Один из них был широко представлен среди европейских изолятов, два других - среди северокавказских (краснодарских), а четвертый был идентифицирован у уральского из Башкортостана. Значения индексов генетических расстояний по микросателлитным локусам (F_{st} , R_{st}) указывали на высокое сходство между западносибирской, уральской, казахстанской коллекциями изолятов; между волжской, центрально-европейской, северо-западной, а также между обеими северокавказскими (Д и СК) (табл. 32).

Таблица 31. Показатели разнообразия популяций *P. triticina* по микросателлитным локусам

Показатель	Популяции							
	Д	СК	В	Ц	СЗ	ЗС	У	Каз
Число изолятов	24	16	32	53	32	31	20	18
Число генотипов	16	11	18	22	13	16	9	10
Число уникальных генотипов	12	4	1	4	1	7	1	4
Среднее число аллелей на SSR локус (N_a)	2.22 (0.17)	2 (0.14)	2.44 (0.18)	2.28 (0.21)	2.33 (0.19)	2.17 (0.2)	2 (0.19)	2.01 (0.15)
Число эффективных аллелей (N_e)	1.46 (0.1)	1.44 (0.09)	1.62 (0.18)	1.59 (0.17)	1.61 (0.14)	1.55 (0.11)	1.58 (0.13)	1.56 (0.1)
Индекс Шеннона (I)	0.41 (0.07)	0.4 (0.07)	0.49 (0.09)	0.47 (0.09)	0.51 (0.08)	0.47 (0.07)	0.47 (0.09)	0.47 (0.07)
Уровень наблюдаемой гетерозиготности (H_o)	0.35 (0.08)	0.35 (0.08)	0.34 (0.07)	0.34 (0.07)	0.37 (0.07)	0.38 (0.08)	0.39 (0.09)	0.45 (0.09)
Уровень ожидаемой гетерозиготности (H_E)	0.26 (0.05)	0.25 (0.05)	0.27 (0.05)	0.28 (0.05)	0.31 (0.05)	0.29 (0.05)	0.29 (0.06)	0.31 (0.05)
Индекс фиксации (F_{is})	-0.07 (0.13)	-0.21 (0.09)	-0.11 (0.06)	-0.08 (0.1)	-0.16 (0.08)	-0.13 (0.1)	-0.28 (0.12)	-0.34 (0.12)

Примечание: - в скобках указана стандартная ошибка

Различия дагестанской коллекции изолятов с западноазиатскими и европейскими были выше, чем у северокавказских (СК). Аналогичные результаты получены по индексу KB_m (рис. 19). На многомерной диаграмме определяются 3

группы популяций: азиатские (западносибирские, уральские и казахстанские; $KB_m=0.09-0.1$), европейские (центрально-европейские, северо-западные, волжские; $KB_m=0.07-0.1$), северокавказские и дагестанские ($KB_m=0.1$). Северокавказские изоляты были ближе с европейскими, чем дагестанские ($KB_m=0.13-0.15$ и $KB_m=0.19-0.21$ соответственно).

С помощью теста Мантеля определена умеренная степень связи между результатами дифференциации, полученными с использованием микросателлитных маркеров и анализа вирулентности ($r=0.49$).

Таблица 32. Индексы генетических различий по микросателлитным локусам между региональными коллекциями *Puccinia triticina*

Пары популяций		<i>Fst</i>	<i>Rst</i>	Пары популяций		<i>Fst</i>	<i>Rst</i>
Д	СК	0.02	0.01	В	Ц	0.01	0.00
	В	0.08*	0.16*		СЗ	0.01	0.02
	Ц	0.12*	0.24*		ЗС	0.07*	0.13*
	СЗ	0.14*	0.29*		У	0.09*	0.03
	ЗС	0.13*	0.45*		Казахстан	0.09*	0.08*
	У	0.13*	0.28*	Ц	СЗ	0.01	0.01
	Казахстан	0.17*	0.36*		ЗС	0.1*	0.08*
СК	В	0.02	0.11*		У	0.12*	0.03
	Ц	0.06*	0.20*		Казахстан	0.1*	0.06*
	СЗ	0.07*	0.25*	СЗ	ЗС	0.11*	0.07*
	ЗС	0.12*	0.44*		У	0.14*	0.04*
	У	0.13*	0.25*		Казахстан	0.12*	0.06*
	Казахстан	0.14*	0.34*	ЗС	У	0.01	0.02
У	Казахстан	0.01	0.01		Казахстан	0.01	0.00

* - существенные различия при $P < 0.05$

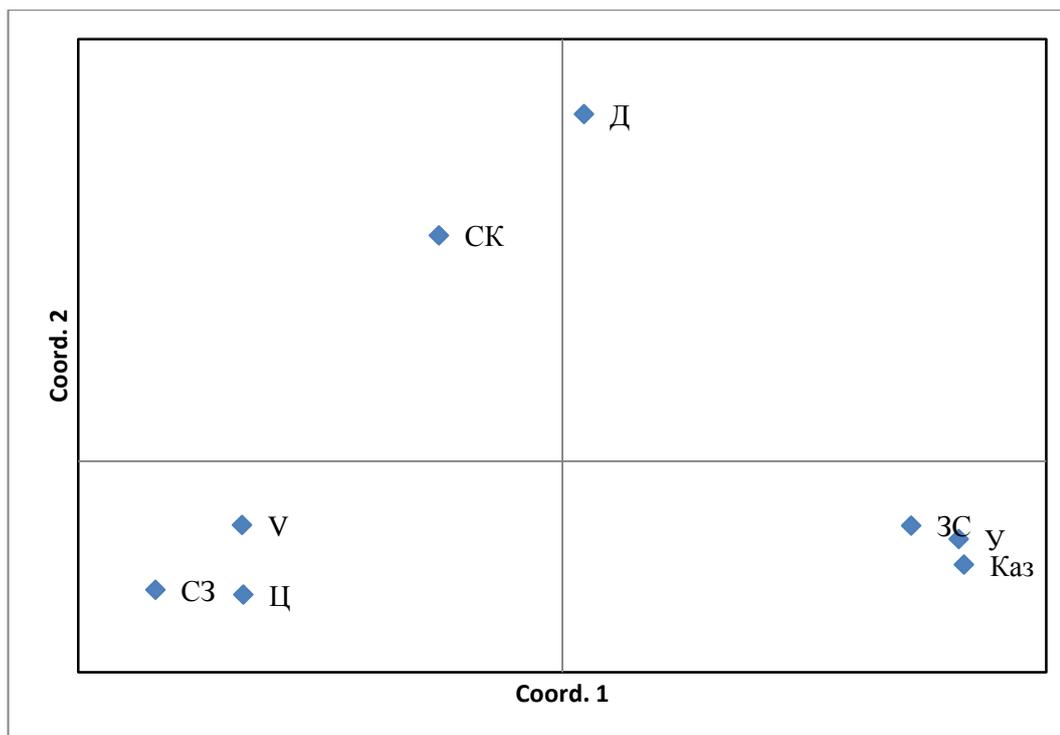


Рисунок 19 - Многомерная диаграмма генетического родства изолятов *Puccinia triticina* по микросателлитным локусам (по индексу KBm)

С использованием SSR маркеров подтверждена дифференциация российских популяций *P. triticina* по географическому происхождению на азиатскую группу и европейскую. В отдельную группу также выделились обе северокавказские коллекции (СК и Д). При этом они по-разному дифференцировались с европейскими образцами *P. triticina*. Коллекция изолятов СК характеризовалась меньшими различиями со всеми европейскими, чем дагестанская. На наш взгляд, представляется возможным выделить дагестанскую коллекцию в отдельную кавказскую группу, а коллекцию СК в «пограничную» между европейской и кавказской. Высокое число уникальных генотипов в дагестанской популяции *P. triticina* может также служить определенным подтверждением и указывать на определенную изолированность данной популяции.

Наличие общих SSR генотипов в дагестанских, краснодарских и других европейских коллекциях изолятов указывает на существенный генный поток между этими популяциями. Низкое сходство между азиатскими и европейскими

популяциями по микросателлитным маркерам указывают на разное происхождение инфекции в этих регионах.

Превышение уровня наблюдаемой гетерозиготности над ожидаемой во всех коллекциях изолятов предполагает клоновую репродукцию гриба во всех изученных регионах.

Высокое соответствие результатов дифференциации по микросателлитным локусам и по признаку вирулентности получено для западноазиатских изолятов *P. triticina*. По обоим типам маркеров западно-сибирские, уральские и казахстанские изоляты объединялись в генетически родственную группу. Дифференциация между европейскими изолятами по вирулентности была существенно выше и отличалась от SSR анализа.

Микросателлитные маркеры оказались более нейтральными (независимыми от действия растения-хозяина) при дифференциации европейских популяций. Полученные с их использованием результаты согласуются с информацией о распространении спор возбудителя бурой ржавчины на европейской территории России (Лебедев, 1997; Санин, 2012).

ГЛАВА 5. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *Puccinia triticina* НА ВИДАХ ПШЕНИЦЫ И ЭГИЛОПСОВ

В вегетативной фазе гриб *P. triticina* поражает не только мягкую пшеницу (*Triticum aestivum*), но и другие культурные и дикие злаки из родов *Triticum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*, *Elymus*, *Agropyron*, *Bromus* (Bolton et al., 2008). Однако вопрос о круге как основных, так и промежуточных хозяев не столь однозначен. Коэволюция *P. triticina* и его растений-хозяев – видов пшеницы и эгилопсов в процессе доместикации пшениц, несомненно, предопределила генетическую дивергенцию гриба. Показаны существенные различия по признаку вирулентности и микросателлитным маркерам между изолятами гриба, обитающими на *T. aestivum*, *T. durum* и *Ae. speltoides* (Ordoñez, Kolmer, 2007). С использованием метода секвенирования интрон-содержащих участков конститутивных генов RPB2 и информативных для рода *Puccinia* SSR-локусов доказана независимая дивергенция гриба на диплоидном виде-хозяине *Ae. speltoides* (донор генома В для мягкой пшеницы), на тетраплоидных эфиопских формах твердой пшеницы (*T. durum*) и на гексаплоидной мягкой пшенице (*T. aestivum*) (Liu et al., 2014).

Для изолятов *P. triticina* на других видах-хозяевах такие исследования не проводились. Тем не менее, многие родственные виды пшеницы и эгилопса являются уникальным источником ценных генов и широко используются для улучшения мягкой пшеницы. Некоторые из них, например *T. dicoccum*, или полба, возделываются человеком с самых древних времен по настоящее время (Bhardwaj et al. 2013). Л.А. Михайлова (1996) и S.C. Bhardwaj с соавторами (2013) выявили существенные различия по признаку вирулентности между изолятами бурой ржавчины, выделенными с полбы и мягкой пшеницы. Адаптация гриба к *T. dicoccum* происходила менее успешно, чем к мягкой пшенице. Аналогичные сведения получены для популяций гриба на других тетраплоидных видах: *T. dicoccoides*, *T. durum* и *T. persicum* (Дмитриев и др., 1976; Михайлова, Метревели, 1986; Kosman et al. 2014).

Южный Дагестан относится к Переднеазиатскому генцентру происхождения пшениц и их совместной эволюции с паразитами, в том числе и с возбудителем бурой ржавчины. В растительных сообществах низинной и предгорной зон широко представлены виды родов *Aegilops* (*Ae. tauschii*, *Ae. triuncialis*, *Ae. biuncialis*, *Ae. triaristata* и *Ae. cylindrica*), *Agropyron*, *Cynodon*, *Thalictrum*, *Anschuga* и *Triticum* (*T. persicum*, *T. dicoccum*) (Берлянд-Кожевников и др., 1978; Богуславский, Голик, 2004; Дорофеев и др., 1987). Благодаря длительному периоду с оптимальными температурами и влажностью воздуха, высокому разнообразию растений-хозяев в регионе поддерживается высокая численность паразита. Н.И. Вавилов считал этот район уникальным для проведения генетико-популяционных исследований хозяина и паразита (Берлянд-Кожевников и др., 1978).

На Дагестанской опытной станции ВИР (ДОС ВИР), расположенной в Южном Дагестане (Дербентский район), ежегодно изучается генетически разнообразная коллекция пшениц и эгилопсов, которая в целом представляет генофонд устойчивости к бурой ржавчине. Вокруг станции произрастают дикие злаки, в том числе виды пырея и эгилопсов, восприимчивые к бурой ржавчине. Осенний посев пшеницы и теплая зима создают благоприятные условия для перезимовки и воспроизведения популяции патогена (Михайлова и др., 1997). Имеется мнение (Берлянд-Кожевников и др., 1978), что основной (материнской) популяцией *P. triticina* в этом регионе является совокупность клонов патогена, обитающих в течение года на пырее и других многолетних злаках, и лишь сезонно распространяющаяся на эфемерные злаки и пшеницу.

Представляло интерес оценить полиморфизм изолятов патогена, развивающихся на разных видах пшеницы и эгилопсов, по вирулентности и микросателлитным маркерам.

5.1 ПОЛИМОРФИЗМ *PUCCINIA TRITICINA* НА ВИДАХ *TRITICUM* И *AEGILOPS* ПО ВИРУЛЕНТНОСТИ

Исследования структуры популяций *P. triticina* на видах-родичах нами были начаты в 2014 г. Была изучена коллекция изолятов *P. triticina*, полученных из образцов популяции патогена, собранных на ДЭС ВИР с диплоидного вида *Ae. tauschii*, тетраплоидных видов *T. aethiopicum*, *T. turanicum*, *T. dicoccoides*, *Ae. crassa* и гексаплоидных *Ae. juvenalis*, *Ae. trivialis*, *T. compactum*, *T. macha*, *T. petropavlovskiyi*, *T. spelta*, *T. sphaerococcum*, *T. vavilovii* и *T. aestivum*. Наряду с ними в анализе использовали образцы популяций из Новосибирска (с *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* и *T. aestivum*) и Казахстана (с *T. durum* и *T. aestivum*). Список инфекционного материала представлен в таблице 1 (Глава 2.1).

В 2017 г. эти исследования были дополнены использованием инфекционных образцов *P. triticina* с диплоидных видов *Ae. caudata*, *Ae. sharonensis*, *Ae. tauschii*, *T. monococcum*, тетраплоидных *T. durum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. aethiopicum*, *T. polonicum*, *T. persicum* и гексаплоидных *T. compactum* и *T. aestivum* (табл. 49).

Анализ 2014 г. В анализе вирулентности использовано 347 монопустульных изолятов. Показатели разнообразия изученных выборок изолятов по вирулентности (число фенотипов, представленность доминантного фенотипа, среднее число аллелей вирулентности (AVC Average virulence complexities) показаны в таблице 33.

С использованием 20 линий-дифференциаторов выявлено 40 фенотипов вирулентности. Семь фенотипов определены в двух и более коллекциях изолятов (табл. 34). Среднее число аллелей вирулентности у изолятов, полученных с мягкой пшеницы, варьировало от 17 (новосибирская популяция) до 13.2 (дагестанская). Для других дагестанских коллекций изолятов с гексаплоидных видов этот показатель колебался от 15.3 (*Ae.*

Таблица 33. Характеристика образцов *Puccinia triticina*, полученных с гексаплоидных, тетраплоидных и диплоидных видов *Triticum* и *Aegilops* по вирулентности (2014 г.)

Показатели	Виды-хозяева <i>P. triticina</i>																			
	Гексаплоидные												Тетраплоидные						Д*	
	<i>T. aestivum N*</i>	<i>T. aestivum K</i>	<i>T. aestivum D</i>	<i>T. compactum D</i>	<i>T. macha D</i>	<i>T. petropavlovskiyi D</i>	<i>T. spelta 1D</i>	<i>T. spelta 2D</i>	<i>T. sphaerococcum D</i>	<i>T. vavilovii D</i>	<i>Ae. juvenalis D</i>	<i>Ae. trivialis D</i>	<i>T. dicoccum D</i>	<i>T. dicoccum N</i>	<i>T. dicoccoides N</i>	<i>T. turanicum D</i>	<i>Ae. crassa x4 D</i>	<i>T. aethiopicum D</i>	<i>T. durum K</i>	<i>Ae. tauschii D</i>
Число изолятов	10	12	14	40	12	14	12	36	14	21	9	22	9	12	12	18	11	14	20	35
Число фенотипов	1	2	6	2	2	1	3	2	3	4	2	1	2	1	1	3	1	2	1	12
Частота доминирующего фенотипа, %	100	67	50	98	83	100	66	97	72	76	67	100	78	100	100	78	100	86	100	29
Число аллелей вирулентности	17	16.3	13.2	11.9	11.8	13	14.2	12.9	11.1	11	15.3	11	10.8	13	13	8.4	10	9.9	9	14.5

N – Новосибирск, D – Дагестан, K – Казахстан.

Д -диплоидные

Таблица 34. Доминирующие фенотипы вирулентности *Puccinia triticina*, выявленные на диплоидных, тетраплоидных (а) и гексаплоидных (б) видах *Triticum* и *Aegilops*

Фенотип	Вирулентность к TcLr-линиям	Виды-хозяева <i>P. triticina</i>							
		Диплоидные	Тетраплоидные						
		<i>Ae. tauschii</i> D	<i>T. dicoccum</i> D	<i>T. dicoccum</i> N	<i>T. dicoccoides</i> N	<i>T. turanicum</i> D	<i>Ae. crassa</i> x4 D	<i>T. aethiopicum</i> D	<i>T. durum</i> K
ССТКВ	3a,3bg,3ka,11,14a,14b 17a,26,30	0	0	0	0	0	0	0	100
CGTKG	3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,30	0	0	0	0	0	100	86	0
LBTFG	1,3ka,11,14a,14b, 17a,18,30	0	0	0	0	78	0	0	0
МСТJG	1,3a,3bg,3ka,11,14a,17a,18,26,30	0	22	0	0	0	0	0	0
МСТKG	1,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,17a,18,26, 30	0	78	0	0	0	0	0	0
MGTKG^a	1,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,30	0	0	0	0	11	0	0	0
МНТКН	1,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,20,26,30	0	0	100	100	0	0	0	0
TGTSR	1,2a,2b,2c,3a,3bg,16,3ka,11,14a, 15,17a,18,20,30	8	0	0	0	0	0	0	0
TGTTR	1,2a,2b,2c,3a,3bg,16,3ka,11,14a,14b,15,17a,18,20,30	29	0	0	0	0	0	0	0
TGTTQ^б	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,15,16,17a,18,30	6	0	0	0	0	0	0	0

а

Продолжение таблицы 34

Фенотип	Вирулентность к TcLr-линиям	Гексаплоидные											
		<i>T. aestivum N</i>	<i>T. aestivum K</i>	<i>T. aestivum D</i>	<i>T. compactum D</i>	<i>T. macha D</i>	<i>T. petropavlovskiyi D</i>	<i>T. spelta 1D</i>	<i>T. spelta 2D</i>	<i>T. sphaerococcum D</i>	<i>T. vavilovii D</i>	<i>Ae. juvenalis D</i>	<i>Ae. trivialis D</i>
КНТТQ	2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,15,16,17a,18,26,30	0	0	0	0	0	0	66	0	0	0	0	0
MGTKG ^a	1,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77	0	0
PGTKB	1,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
PGTKG	1,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,30	0	0	0	97	83	0	0	0	72	0	33	0
PGTKH	1,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,20,30	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PHTKG	1,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,16,17a,18,26,30	0	0	50	0	0	100	0	97	0	0	0	0
TGTTQ ^b	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,15,16,17a,18,30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
THTTQ	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14b,15,16,17a,18,26,30	0	67	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
THTTR	1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,11,14a,14,15,16,17a,18,20,26,30	100	33	0	0	0	0	0	0	0	0	67	0

6

^a фенотип, общий для изолятов с тетраплоидных и гексаплоидных видов;

^b фенотип, общий для изолятов с диплоидных и гексаплоидных видов.

juvenalis) до 11 (*Ae. trivialis*, *T. vavilovii*). Для коллекций *P. triticina* с тетраплоидного вида *T. dicoccum*, собранных в Новосибирске и Дагестане, этот показатель составил 13 и 10.8 соответственно. Сводные данные для изолятов с диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных видов, собранных в трех географических точках, представлены в таблице 46. Выявлены существенные статистические различия по среднему числу аллелей вирулентности (AVC) между выборками изолятов с видов-хозяев разной ploидности.

Таблица 35. Среднее число аллелей вирулентности (AVC) и внутривидовое разнообразие *Puccinia triticina* на видах-хозяевах разной ploидности (2014 г.)

Виды-хозяева	Число	Среднее число аллелей вирулентности (AVC)	Std.Err.	KW_m^a
Диплоидные D	35	14.6	0.21	0.15
Тетраплоидные D	53	9.4	0.17	0.18
Гексаплоидные D ^b	180	12.3	0.09	0.11
<i>T_aestivum</i> D	14	13.2	0.33	0.09
Тетраплоидные N	23	13	0.25	0
<i>T_aestivum</i> N	10	17	0.39	0
<i>T. durum</i> K	20	9	0.27	0
<i>T_aestivum</i> K	12	16.3	0.35	0.03

^a Индекс Космана KW_m , характеризующий внутривидовое разнообразие ;
^b не включая *T. aestivum*.

Все изученные изоляты *P. triticina* характеризовались авирулентностью к линиям Thatcher с генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* и вирулентностью к *Lr11*, *Lr14a*, *Lr17a*, *Lr30* (табл. 36). Варьирование по вирулентности наблюдали на линиях с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr18*, *Lr20* и *Lr26*. У большинства изученных изолятов наблюдали ассоциацию признака вирулентности для пары генов *Lr2a* и *Lr15*.

Изоляты, выделенные с нескольких образцов видов *Ae. trivialis* (к-658, i-1349), *T. compactum* (к-35211, к-49138, к-41308), *T. vavilovii* (к-29533,

к-51765) и *Ae. tauschii* (к-856, к-1172, к-111) существенно не различались между собой по признаку вирулентности. В связи с этим в таблицах 44-47 представлены сводные результаты для этих видов. При этом существенные различия по вирулентности определены между изолятами *P. triticina*, полученными с нескольких образцов *T. spelta*. Высоким сходством характеризовались изоляты *P. triticina* на образцах к-619609 (Афганистан) и к-19385 (Украина), а также изоляты на образцов к-56569 и к-52469 (Таджикистан). В связи с этим в таблицах результаты для коллекции изолятов с *T. spelta* разделены в 2 группы: *T. spelta1* и *T. spelta2*.

Генетическое разнообразие по вирулентности в дагестанской популяции патогена было выше, чем в новосибирской и казахстанской (табл. 35).

По всем индексам (Нея, Роджерса и Космана) выявлена сходная дифференциация изученных выборок изолятов *P. triticina* с разных видов-хозяев. На рисунке 20 представлена дендрограмма генетического сходства между коллекциями изолятов по индексу Космана KB_m . Высокая степень сходства отмечена между дагестанскими изолятами с гексаплоидных видов *T. compactum*, *T. macha*, *T. petropavlovskiyi*, *T. spelta2*, *T. sphaerococcum*, *T. vavilovii* и *Ae. trivialis* ($KB_m = 0.01-0.11$). Изоляты с *T. spelta 1* и *Ae. juvenalis* ($KB_m = 0.15-0.25$) умеренно отличались от них и между собой.

Значения индекса KB_m для большинства изолятов с тетраплоидных видов указывало на умеренную степень родства между ними (от 0.15 до 0.17), за исключением изолятов с *Ae. crassa* и *T. aethiopicum*, сходство между которыми было высоким ($KB_m = 0.01$).

Изоляты с диплоидного вида *Ae. tauschii* характеризовались более высокими различиями с изолятами с тетраплоидных видов ($KB_m = 0.3-0.41$), чем с гексаплоидных ($KB_m = 0.12-0.28$).

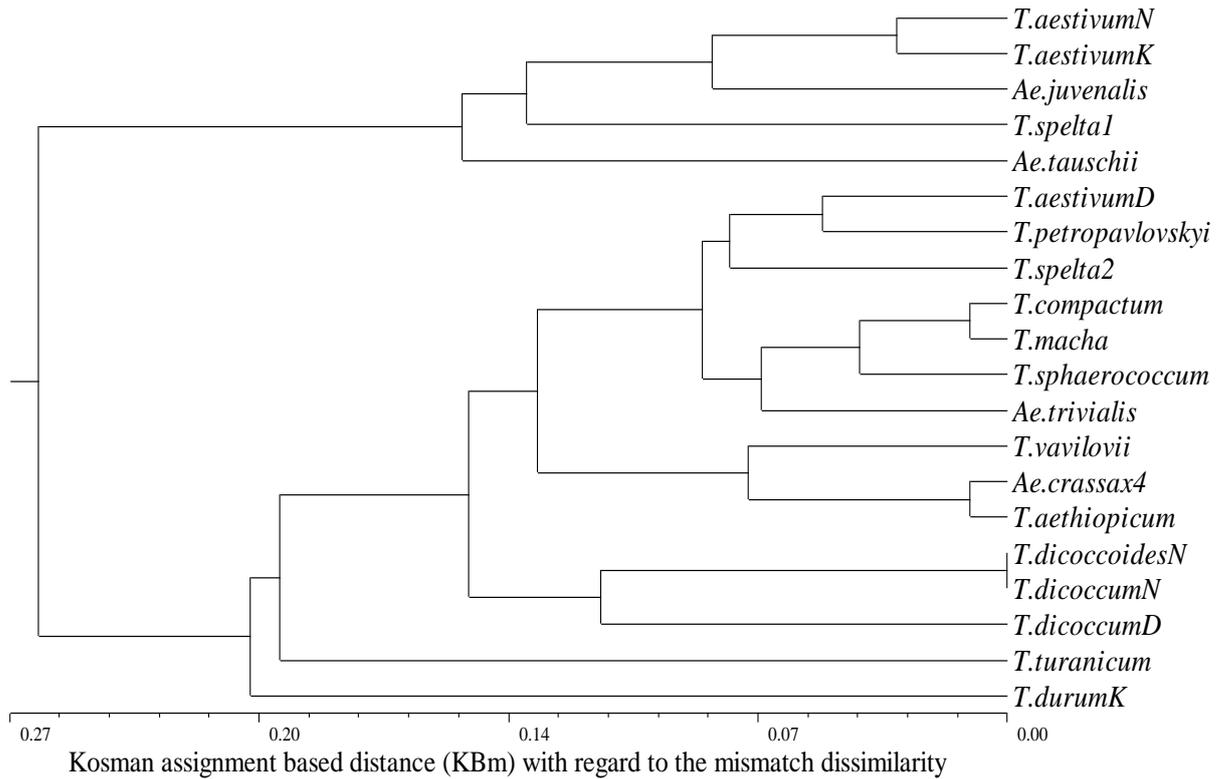


Рисунок 20 – UPGMA дендрограмма генетического сходства по вирулентности между образцами популяций *Puccinia triticina*, полученными с видов *Aegilops* и *Triticum* (по индексу Космана, KB_m) (2014 г.)

Существенные различия определены между отдаленными географическими популяциями *P. triticina* (дагестанскими, новосибирскими и североказахстанскими) с мягкой пшеницы и изученных тетраплоидных видов. Это подтверждает наличие различий между кавказской и западно-азиатской популяциями патогена. Новосибирские изоляты с *T. dicoccum* имели большее число аллелей вирулентности, по сравнению с дагестанскими. Аналогичные результаты были показаны нами и для западно-азиатских популяций с мягкой пшеницы, что согласуется с результатами других исследователей (Рсалиев и др., 2005; Агабаева, Рсалиев, 2013; Сочалова, Лихенко, 2013; Плотникова и др., 2015; Kolmer et al., 2015). Широкая представленность фенотипов группы Т- (ТНТ-, ТКТ, TJN, TFB-, TGT-, TFN-) отмечена А.Ч. Агабаевой, Ш. С. Рсалиевым (2013) в Казахстане.

Все казахстанские изоляты с твердой пшеницы были вирулентны к *Lr3a*, *Lr3ka*, *Lr3bg*, *Lr17a* и *Lr30*. Эти результаты отличались от полученных другими исследователями при изучении популяций патогена из других стран: Аргентины, Чили, Эфиопии, Франции, Мексики, Испании, США и Израиля (Kosman et al. 2014; Martinez et al. 2005; Ordoñez, Kolmer 2005a).

Проведенный анализ вирулентности в 2014 г. выявил различия между изолятами *P. triticina* на тетраплоидных и гексаплоидных видах-хозяевах. Изоляты с мягкой пшеницы характеризовались высокой степенью сходства с изолятами на других гексаплоидных видах. Изоляты на тетраплоидных видах *P. triticina* были менее вирулентны, чем на гексаплоидных и диплоидном *Ae. tauschii*. Все изученные изоляты с тетраплоидных видов были авирулентны к линиям с генами *Lr2a*, *Lr2b* и *Lr2c*. Высокой степенью сходства характеризовались новосибирские изоляты с *T. dicoccum* и *T. dicoccoides*, что согласуется с результатами Л.А. Михайловой и Т. Метревели (1986) для дагестанских изолятов в 1980 г., полученных с этих же видов. Изоляты с *Ae. tauschii* существенно отличались по вирулентности от изолятов с гексаплоидных и тетраплоидных видов.

Анализ 2017 г. В анализе популяций патогена, собранных с видов-родичей в 2014 г., высокую репрезентативность имела коллекция изолятов с гексаплоидных видов, умеренную – с тетраплоидных и низкую – с диплоидных. В связи с этим данные исследования были дополнены включением изолятов с диплоидных и тетраплоидных видов. Листья с урединиопустулами были собраны на ДОС ВИР в 2017 году с четырех диплоидных видов-родичей пшеницы (*Ae. caudata*, *Ae. sharonensis*, *Ae. tauschii*, *T. monococcum*), шести тетраплоидных (*T. durum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. aethiopicum*, *T. polonicum*, *T. persicum*) и двух гексаплоидных (*T. aestivum*, *T. compactum*) (табл. 37).

По признаку вирулентности охарактеризовано 109 изолятов. В отличие от 2014 г., анализ вирулентности был выполнен на живых проростках, а не на отрезках листьев. Высоким уровнем устойчивости характеризовались линии с генами *Lr9*, *Lr19* и *Lr24*. Абсолютной неэффективностью характеризовались гены

Lr1, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr18* и *Lr30* (частоты вирулентности 100%). На других линиях наблюдали вариабельность по типу инфекции (табл. 38). Изоляты с тетраплоидных видов характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности (10.1) по сравнению с изолятами с гексаплоидных видов (14.3), что согласуется с выше описанными результатами для других тетра- и гексаплоидных видов (9.4 и 12.7 соответственно), изученными в 2014 г. Все дербентские изоляты с тетраплоидных видов были авирулентны к *TcLr2a*, *TcLr2b*, *TcLr2c*, *TcLr15* и *TcLr17*. Изоляты с диплоидных видов *T. tauschii* и *T. monococcum* характеризовались большей вирулентностью (15 аллелей) по сравнению с *Ae. sharonensis* и *Ae. caudata* (10). Для *T. tauschii* результаты согласуются с полученными в 2014 г. (14.6).

Идентифицированные фенотипы патогена представлены в таблице 37. Общие фенотипы определены на гексаплоидных видах *T. aestivum* и *T. compactum* (РНРТН), на тетраплоидных видах *T. durum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. aethiopicum*, *T. polonicum* и *T. persicum* (МНМКГ) и диплоидных *T. monococcum*, *Ae. tauschii* (ТСРТР) и *Ae. sharonensis*, *Ae. caudata* (МСРКГ).

Согласно индексам генетических расстояний Нея (Nei_D) и F_{st} определена дифференциация между коллекциями изолятов *P. triticina*. Генетическое расстояние между изолятами *P. triticina* с мягкой пшеницы и *T. compactum* по индексу Нея составляло 0.07; в группе изолятов с тетраплоидных видов варьировало от 0 до 0.1, в группе изолятов с диплоидных видов от 0 до 0.29. Аналогичные результаты дифференциации получены по индексу F_{st} (рис. 30).

На многомерной диаграмме определено несколько групп изолятов. Одну из них составляли изоляты с тетраплоидных видов (рис. 21). В другие две вошли изоляты с диплоидных видов *Ae. tauschii* и *T. monococcum* (1) и *Ae. caudata* и *Ae. sharonensis* (2). Изоляты с мягкой пшеницы и *T. compactum* умеренно дифференцировались от всех этих групп изолятов.

Таблица 37. Характеристика образцов популяций *Puccinia triticina*, полученных с видов *Aegilops* и *Triticum* на ДОО
ВОО в 2017 г.

Вид <i>Triticum</i> и <i>Aegilops</i>	2n	Геном	Образец инфекции	Число изолятов**	Идентифицированные фенотипы	АВС*	Число ДНК-проб***	SSR генотип
<i>T. aestivum</i>	42	ВА ^u D	Донской маяк, Гром, Васса	9	РНРТН ТНРТР	15	3	II, IV
<i>T. compactum</i>	42	ВА ^u D	к-41428 (Монголия), к-13800 (Армения), к-28564 (Казахстан), к-56573 (Узбекистан), к-21045 (Турция), к-21047 (Турция)	25	РНРТН РНРТГ РНТТГ РСРТГ ТНРТQ	13,6	4	II, IV, VII
<i>T. durum</i>	28	ВА ^u	Кофа (Италия), Kundyru1 149 (Турция), Audin 93 (Турция), Firat 93 (Турция)	10	МНМКГ МНМКН	10	17	V, VI
<i>T. dicoccoides</i>	28	ВА ^u	к-61816, к-15903, к-61817 (Израиль), к-17157 (Сирия)	12	МНМКГ МНМКН ЛНСFG	9,3	6	IV
<i>T. dicocum</i>	28	ВА ^u	к-7497, к-7492 (Россия)	7	МНМКГ МНРКГ	10,5	2	IV
<i>T. aethiopicum</i>	28	ВА ^u	Не известен	14	МНМКГ МНМКН	10,5	-	-
<i>T. polonicum</i>	28	ВА ^u	Не известен	6	МНМКГ	10	2	III
<i>T. persicum</i>	28	А ^u В	Не известен	3	МНМКГ	10	2	V
<i>T. monococcum</i>	14	А ^b	к-46140 (Балканы), к-39414 (Албания)	5	ТСРТР	15	4	II, VIII
<i>Ae. tauschii</i>	14	D	Не известен	10	ТСРТР	15	3	I, II
<i>Ae. sharonensis</i>	14	S ¹	Не известен	3	МСРКГ	10	2	III, IV
<i>Ae. caudata</i>	14	C	Не известен	5	МСРКГ	10	2	I

* - АВС - среднее число аллелей вирулентности;

** - число изолятов в анализе вирулентности;

*** - число изолятов в микросателлитном анализе.

Таблица 38. Частоты вирулентности образцов популяций *Puccinia triticina*, полученных с видов пшеницы и эгилопса разной ploидности (2017 г.)

Линия с геном <i>Lr</i>	Частота вирулентных изолятов, %											
	Гексаплоидные		Тетраплоидные						Диплоидные			
	<i>T. aestivum</i>	<i>T. compactum</i>	<i>T. durum</i>	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. aethiopicum</i>	<i>T. polonicum</i>	<i>T. persicum</i>	<i>T. monococcum</i>	<i>Ae. tauschii</i>	<i>Ae. sharonensis</i>	<i>Ae. caudata</i>
9, 19, 24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2a	22	8	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0
2b	100	100	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0
2c	100	100	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0
3a	100	100	100	100	100	50	100	100	100	100	100	100
3bg	100	100	100	100	100	50	100	100	100	100	100	100
3ka	100	100	100	100	100	50	100	100	100	100	100	100
11	0	12	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0
15	22	8	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0
16	100	16	100	100	100	100	100	100	0	0	0	0
17	100	100	0	0	0	0	0	0	100	100	100	100
20	100	16	80	17	0	64	0	0	100	100	0	0
26	100	100	80	100	100	100	100	100	100	100	100	100
1,14a, 14b,18, 30	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

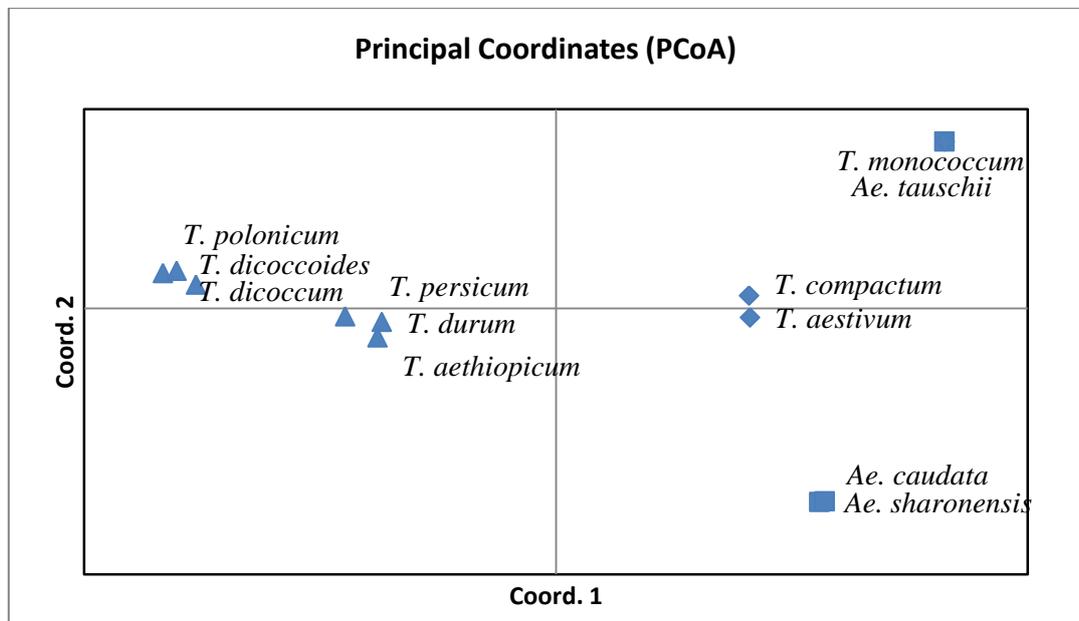


Рисунок 21 – Многомерная дендрограмма генетического сходства по вирулентности между образцами популяций *Puccinia triticina*, собранными с видов *Triticum* и *Aegilops* (по индексу *Fst*)

5.2 ПОЛИМОРФИЗМ *PUCCINIA TRITICINA* НА ВИДАХ *TRITICUM* И *AEGILOPS* ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ

Анализ 2014 г. Для анализа полиморфизма микросателлитных локусов использовали 181 монопустьный изолят, выделенный с 17 видов *Triticum* и *Aegilops* (табл. 39). С использованием 18 микросателлитных маркеров выявлено 45 полиморфных аллелей и 41 генотип (табл. 40). Число аллелей на локус варьировало от 2 до 4, исключая локус PtSSR76, который оказался мономорфным.

Таблица 39. Характеристика образцов популяций *P. triticina*, используемых для микросателлитного анализа (2014 г.)

Растение-хозяин	Геном	Место сбора	Число ИЗОЛЯТОВ	Фенотипы
<i>Aegilops tauschii</i>	D	Дагестан	19	TGTSR TGTR TGTTQ PGTKR TBKSM TBTJM TBTSM TBTM TBTTR TGTSL TGTTL TGTTM
<i>Ae. crassa</i>	D ^c M	Дагестан	4	CGTKG
<i>T. aethiopicum</i>	BA ^u	Дагестан	6	CGTKG, CBTKG
<i>T. dicoccum</i>	BA ^u	Дагестан	5	MCTJG, MCTKG
<i>T. dicoccoides</i>	BA ^u	Новосибирск	6	MHTKH
<i>T. turanicum</i>	BA ^u	Дагестан	10	LBTFG MGTKG LBTFG
<i>T. durum</i>	BA ^u	Казхстан	14	CCTKB
<i>Ae. trivialis</i>	D ^c DM	Дагестан	10	PGTKB
<i>T. compactum</i>	BA ^u D	Дагестан	21	PGTKG PGTJG
<i>T. macha</i>	BA ^u D	Дагестан	7	PGTKG PGTJG
<i>T. petropavlovskiyi</i>	BA ^u D	Дагестан	6	PHTKG
<i>T. spelta</i>	BA ^u D	Дагестан	34	CHTKG KHTTL KHTTQ PHTKB PHTKG
<i>T. sphaerococcum</i>	BA ^u D	Дагестан	6	PGTKG NBTDG NGTFG
<i>T. vavilovii</i>	BA ^u D	Дагестан	15	MGTKG TGTTQ BTKG MGTKB
<i>T. aestivum</i>	BA ^u D	Новосибирск	4	THTR
<i>T. aestivum</i>	BA ^u D	Kazakhstan	4	THTR, THTTQ
<i>T. aestivum</i>	BA ^u D	Дагестан	10	PGTKH PHTKG THTTQ PCTKG PCTKH

Таблица 40. Показатели генетической изменчивости образцов популяций *P. triticina*, полученных с видов *Triticum* и *Aegilops*, по микросателлитным локусам (2014 г.).

Показатель	Гексаплоидные										Тетраплоидные						Диплоидные
	<i>T. aestivum N^b</i>	<i>T. aestivum K</i>	<i>T. aestivum D</i>	<i>T. compactum D</i>	<i>T. macha D</i>	<i>T. petropavlovskiyi D</i>	<i>T. spelta D</i>	<i>T. sphaerococcum D</i>	<i>T. vavilovii D</i>	<i>Ae. trivialis D</i>	<i>T. dicoccum D</i>	<i>T. dicoccoides N</i>	<i>T. turanicum D</i>	<i>Ae. crassa x4 D</i>	<i>T. aethiopicum D</i>	<i>T. durum K</i>	<i>Ae. tauschii D</i>
Число аллелей, N	1.5 (0.12) ^a	1.28 (0.11)	1.33 (0.11)	1.39 (0.12)	1.17 (0.09)	1.17 (0.09)	1.67 (0.16)	1.5 (0.17)	1.5 (0.17)	1.17 (0.09)	1.33 (0.11)	1.61 (0.14)	1.44 (0.12)	1.28 (0.11)	1.39 (0.12)	0.39 (0.14)	0.2 (0.14)
Число эффективных аллелей, Ne	1.34 (0.11)	1.12 (0.06)	1.17 (0.08)	1.15 (0.07)	1.16 (0.09)	1.11 (0.07)	1.16 (0.07)	1.21 (0.09)	1.18 (0.08)	1.12 (0.07)	1.24 (0.09)	1.43 (0.11)	1.22 (0.08)	1.18 (0.08)	1.21 (0.08)	1.15 (0.09)	1.45 (0.1)
Число генотипов	2	2	4	5	2	4	9	3	3	3	2	3	4	3	3	4	9
Индекс Шеннона, I	0.28 (0.07)	0.12 (0.05)	0.16 (0.06)	0.14 (0.05)	0.11 (0.06)	0.09 (0.05)	0.16 (0.06)	0.2 (0.07)	0.18 (0.06)	0.09 (0.05)	0.2 (0.07)	0.34 (0.08)	0.2 (0.06)	0.15 (0.06)	0.19 (0.06)	0.13 (0.06)	0.42 (0.07)
Гетерозиготность ожидаемая, H ₀	0.29 (0.09)	0.11 (0.06)	0.14 (0.07)	0.13 (0.07)	0.15 (0.08)	0.1 (0.06)	0.13 (0.07)	0.16 (0.08)	0.14 (0.07)	0.11 (0.07)	0.18 (0.08)	0.36 (0.1)	0.15 (0.06)	0.14 (0.08)	0.15 (0.06)	0.12 (0.07)	0.27 (0.07)
Гетерозиготность наблюдаемая, H _E	0.19 (0.05)	0.08 (0.03)	0.1 (0.04)	0.09 (0.04)	0.08 (0.04)	0.06 (0.04)	0.1 (0.04)	0.12 (0.04)	0.11 (0.04)	0.06 (0.04)	0.14 (0.05)	0.23 (0.05)	0.13 (0.04)	0.1 (0.04)	0.13 (0.04)	0.08 (0.04)	0.26 (0.05)
Индекс фиксации, F	-0.4 (0.15)	-0.31 (0.09)	-0.19 (0.16)	-0.15 (0.16)	-0.85 (0.06)	-0.51 (0.08)	-0.12 (0.11)	-0.1 (0.16)	-0.08 (0.16)	-0.62 (0.12)	-0.29 (0.17)	-0.47 (0.11)	-0.03 (0.15)	-0.26 (0.19)	-0.15 (0.14)	0.13 (0.16)	-0.002 (0.12)

^a в скобках указана ошибка средней

Не выявлено существенных различий по полиморфизму микросателлитных локусов у изолятов, полученных с нескольких образцов *Ae. tauschii* (k-856, k-1172, k-1111), *T. durum* (Дамсинская 90, Харьковская 4), *T. compactum* (k-35211, k-49138, k-41308), *T. spelta* (k-619609, k-19385, k-56569, k-52469), *T. vavilovii* (k-29533, k-51765) и *Ae. trivialis* (k-658, i-1349). В том числе и у изолятов с *T. spelta*, для которых наблюдали сильный полиморфизм по вирулентности.

Показатели генетической изменчивости коллекций изолятов *P. triticina*, полученных с видов *Triticum* и *Aegilops* по микросателлитным локусам, представлены в таблице 40. Среднее число SSR аллелей на локус у изученных изолятов варьировало от 2 (*Ae. tauschii*) до 1.17 (*T. petropavlovskiyi*, *T. macha*, *Ae. trivialis*). Коллекции изолятов с *Ae. tauschii* и *T. dicoccoides* характеризовались более высоким числом эффективных аллелей (1.45 и 1.43 соответственно), а с *T. petropavlovskiyi* - более низким (1.11). Генотипическое разнообразие было максимальным у изолятов с *Ae. tauschii* ($I=0.42$) и минимальным у изолятов с *T. petropavlovskiyi* и *Ae. trivialis* ($I=0.09$). Наблюдаемая гетерозиготность (H_o) была выше, чем ожидаемая (H_e) для большинства коллекций изолятов, что подтверждается отрицательными значениями индекса фиксации.

Согласно индексу F_{ST} не выявлено существенных различий между изолятами, выделенными с гексаплоидных видов *T. spelta*, *T. sphaerococcum*, *T. vavilovii*, *T. petropavlovskiyi*, *T. macha*, *Ae. trivialis*, *T. compactum*, *T. aestivum*, с тетраплоидного *Ae. crassa*. Высоким генетическим сходством также характеризовались изоляты с тетраплоидных видов *T. dicoccum*, *T. aethiopicum* и *T. turanicum* (табл. 41). Изоляты с *Ae. tauschii* существенно отличались от всех коллекций изолятов, за исключением с *T. dicoccum*. Аналогичные результаты получены по индексу Нея и индексу Космана KB_m (рис. 22).

Как и по признаку вирулентности, наблюдалась дифференциация между коллекциями изолятов по географическому происхождению. Все дагестанские изоляты существенно отличалась от западносибирских и североказахстанских (рис. 22). Изоляты с *Ae. tauschii* группировались отдельно от изученных

дербентских, а казахстанские изоляты с *T. durum* существенно отличались от всех, используемых в анализе.

Согласно тесту Мантеля (GenAlEx) выявлена умеренная корреляция между результатами дифференциации популяций по признаку вирулентности и микросателлитному анализу ($r=0,49$ по индексу F_{st}). Дагестанская популяция патогена с мягкой пшеницы и *T. dicoccoides* отличалась от новосибирской и североказахстанской как и в анализе вирулентности, так и в микросателлитном.

Североказахстанские изоляты с *T. durum* по микросателлитным маркерам отличались от всех изученных коллекций изолятов, что согласуется с результатами других исследователей, в которых изоляты с твердой пшеницы также существенно дифференцировались от изолятов с *T. aestivum* (Ordoñez and Kolmer 2007; Mantovani et al. 2010).

Дагестанские изоляты с близкородственных тетраплоидных видов *T. aethiopicum*, *T. turanicum* и *T. dicoccum*, имеющих геном ВВА^uА^u, характеризовались высоким сходством и отличались от изолятов с тетраплоидного вида *Ae. crassa*, более близкого к мягкой пшенице.

Микросателлитный анализ выявил высокое сходство по SSR маркерам между изолятами *P. triticina*, обитающими на гексаплоидных видах *Triticum* и *Aegilops* и на тетраплоидном *Ae. crassa*. При этом изоляты с *Ae. tauschii* существенно отличались от них и от изолятов с тетраплоидных видов. Данный эгилопс встречается в естественных ценозах Дагестана и потенциально может являться хозяином патогена. Анализ коллекции образцов *Ae. tauschii* широкого географического происхождения по устойчивости к бурой ржавчине в условиях ДООС ВИР показал их разную степень поражения бурой ржавчиной (Берлянд-Кожевников и др., 1978; Богуславский, Голик, 2003).

В целом дифференциация коллекций *P. triticina* по микросателлитным локусам коррелировала с пloidностью и генетическим родством видов-хозяев, как и в анализе вирулентности. При этом наблюдали различия в составе подгрупп, выявленных в обоих анализах.

Таблица 41. Генетические расстояния между образцами популяций *P. triticina* по микросателлитным локусам (по индексу Fst)

Виды-хозяева <i>P. triticina</i>	Гексаплоидные										Тетраплоидные					Диплоидные	
	<i>T. aestivum N*</i>	<i>T. aestivum K</i>	<i>T. aestivum D</i>	<i>T. compactum D</i>	<i>T. macha D</i>	<i>T. petropavlovskiyi D</i>	<i>T. spelta D</i>	<i>T. sphaerococcum D</i>	<i>T. vavilovii D</i>	<i>Ae. trivialis D</i>	<i>T. dicoccum D</i>	<i>T. dicoccoides N</i>	<i>T. turanicum D</i>	<i>Ae. crassa x4 D</i>	<i>T. aethiopicum D</i>		<i>T. durumK</i>
<i>T. aestivum N</i>	0																
<i>T. aestivum K</i>	0.16* ^a	0															
<i>T. aestivum D</i>	0.58	0.61	0														
<i>T. compactum D</i>	0.65	0.64	0.04*	0													
<i>T. macha D</i>	0.57	0.60	0.09*	0.07*	0												
<i>T. petropavlovskiyi D</i>	0.63	0.69	0.04*	0.001*	0.08*	0											
<i>T. spelta D</i>	0.64	0.61	0.03*	0.01*	0.06	0.01*	0										
<i>T. sphaerococcum D</i>	0.51	0.55	0.02*	0.02*	0.07*	0.002*	0.01*	0									
<i>T. vavilovii D</i>	0.59	0.58	0.06*	0.02*	0.07*	0.004*	0.01*	0.03*	0								
<i>Ae. trivialis D</i>	0.67	0.70	0.07*	0.004*	0.09*	0.003*	0.01*	0.03*	0.01*	0							
<i>T. dicoccum D</i>	0.45	0.51	0.21	0.22	0.24	0.23	0.18	0.08*	0.14	0.25	0						
<i>T. dicoccoides N</i>	0.14*	0.32	0.50	0.58	0.49	0.52	0.56	0.41	0.50	0.57	0.39	0					
<i>T. turanicum D</i>	0.52	0.55	0.19	0.21	0.23	0.19	0.16	0.08*	0.14	0.22	0.05*	0.43	0				
<i>Ae. crassa x4 D</i>	0.54	0.60	0.02*	0.03*	0.09*	0.02*	0.02*	0.01*	0*	0.04*	0.15	0.46	0.14	0			
<i>T. aethiopicum D</i>	0.53	0.58	0.29	0.30	0.34	0.31	0.27	0.17*	0.23	0.35	0.12*	0.44	0.002*	0.20	0		
<i>T. durumK</i>	0.59	0.70	0.72	0.76	0.75	0.78	0.73	0.72	0.73	0.79	0.73	0.51	0.69	0.76	0.72	0	
<i>Ae. tauschii D</i>	0.32	0.31	0.25	0.28	0.18	0.22	0.27	0.14	0.20	0.25	0.15	0.27	0.13	0.18	0.12	0.52	0

^a различия не существенные при P = 0.05

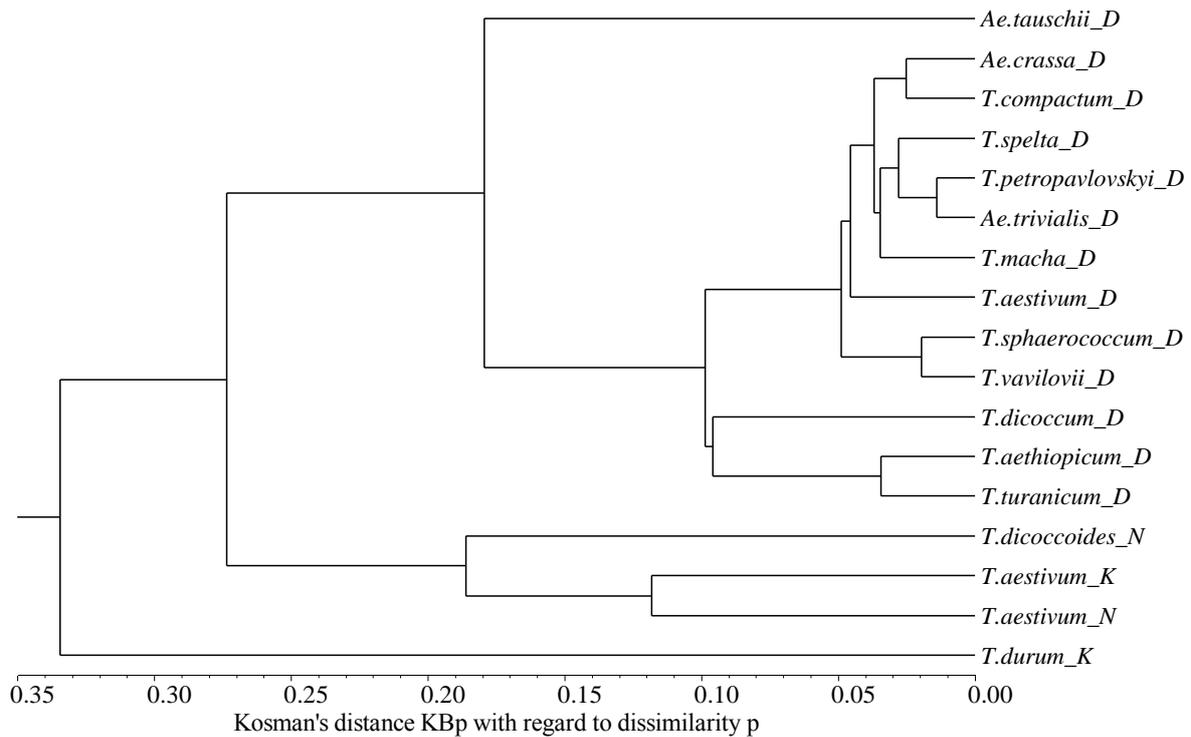


Рисунок 22 – UGMA дендрограмма генетического родства между образцами популяций *P. triticina*, полученными с видов *Triticum* в 2014 г. по микросателлитным локусам (Infinite Alleles Model)

С помощью двух методических подходов выявлено достаточно высокое генетическое разнообразие дагестанской популяции *P. triticina*: 41 SSR генотипов и 40 фенотипов вирулентности. По результатам анализа вирулентности практически на каждом виде наблюдали оригинальные фенотипы (табл. 39). При SSR-анализе их было значительно меньше (32 и 10 соответственно). Существенный полиморфизм по признаку вирулентности выявлен между изолятами, полученными с нескольких образцов одного вида, например с *T. spelta*. SSR маркеры оказались более нейтральными, на что указывает высокое сходство генотипического состава по SSR маркерам на разных образцах одного вида и в целом на гексаплоидных видах пшеницы и *Ae. trivialis*. Можно предположить, что это обусловлено генетической близостью видов-хозяев гриба (Митрофанова и др., 2009; Гончаров, 2012).

Проведенные исследования показали, что образцы видов *Triticum* и *Aegilops* селективно отбирают клоны патогена, что согласуется с данными других

исследователей (Берлянд-Кожевников и др., 1978; Михайлова, 2006). В связи с низкой представленностью коллекций патогена с тетраплоидных и диплоидных видов данные исследования были дополнены.

Анализ 2017 г.

Полиморфизм микросателлитных локусов изучили у 27 изолятов *P. triticina* (табл. 37), полученных с двух гексаплоидных видов (*T. aestivum*, *T. compactum*), шести тетраплоидных (*T. durum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. aethiopicum*, *T. polonicum*, *T. persicum*,) и четырех диплоидных (*T. monococcum*, *Ae. tauschii*, *Ae. sharonensis*, *Ae. caudata*).

С использованием 16 микросателлитных маркеров (PtSSR13, PtSSR50, PtSSR55, PtSSR61, PtSSR68, PtSSR91, PtSSR92, PtSSR151, PtSSR152, PtSSR158, PtSSR164, PtSSR173, PtSSR186, RB8, RB26, RB35) идентифицировано 25 полиморфных аллелей. Среднее число аллелей на локус (N_a) составляло $1,25 \pm 0,05$, число эффективных аллелей (N_e) $1,22 \pm 0,03$, % полиморфных локусов $25 \pm 2,5$ и индекс Шеннона (H) $0,16 \pm 0,02$. Уровень наблюдаемой гетерозиготности (H_o) во всех коллекциях изолятов был выше уровня ожидаемой (H_e), что подтверждается отрицательными значениями индекса фиксации (F).

Внутрипопуляционное генетическое разнообразие изученной коллекции изолятов *P. triticina* по микросателлитным локусам было ниже, чем по вирулентности (8 SSR-генотипов и 13 фенотипов вирулентности) (табл. 37).

Согласно индексу Нея (N) высоким сходством по микросателлитным локусам характеризовались изоляты патогена на мягкой пшеницы и *T. compactum* ($N = 0,004$), ближе к ним по сходству были изоляты, полученные с *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* (0.004–0.008), *T. monococcum* (0.003–0.02), *Ae. tauschii* (0.01–0.02) и *Ae. sharonensis* (0.02). В отдельную близкородственную группу выделились изоляты с *T. durum*, *T. polonicum* и *T. persicum* (0.004–0.02), и эта группа умеренно отличалась от всех других изученных (0.08–0.1). Изоляты с *Ae. caudata* характеризовались высокими различиями со всеми изученными (0.1–0.2). Аналогичные результаты получены по индексу F_{st} (рис. 23). Изоляты с твердой пшеницы достоверно отличались ($P > 0,05$) от изолятов с *T. compactum*, *T. aestivum*,

Ae. tauschii, *Ae. caudata*, *T. monococcum*; изоляты с *T. persicum* от изолятов с *T. aestivum*, *T. monococcum*, *T. dicoccum*; изоляты с *T. polonicum* от изолятов с *T. compactum*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides*, *T. monococcum*, *Ae. tauschii*, *Ae. caudata*; изоляты с *Ae. caudata* - от изолятов с *T. compactum*, *T. aestivum*, *T. monococcum*.

Считается, что наибольшим генетическим разнообразием характеризуются центры происхождения видов. В данном исследовании с использованием инфекционного материала, собранного в 2014 г. и 2017 г., подтверждено высокое генотипическое разнообразие дагестанской популяции возбудителя бурой ржавчины на видах *Triticum* sp. и *Aegilops* sp. по признаку вирулентности и по микросателлитным локусам. Изоляты с гексаплоидных и диплоидных видов *Triticum* и *Aegilops* характеризовались более высоким полиморфизмом по вирулентности, чем изоляты с тетраплоидных видов. В микросателлитном

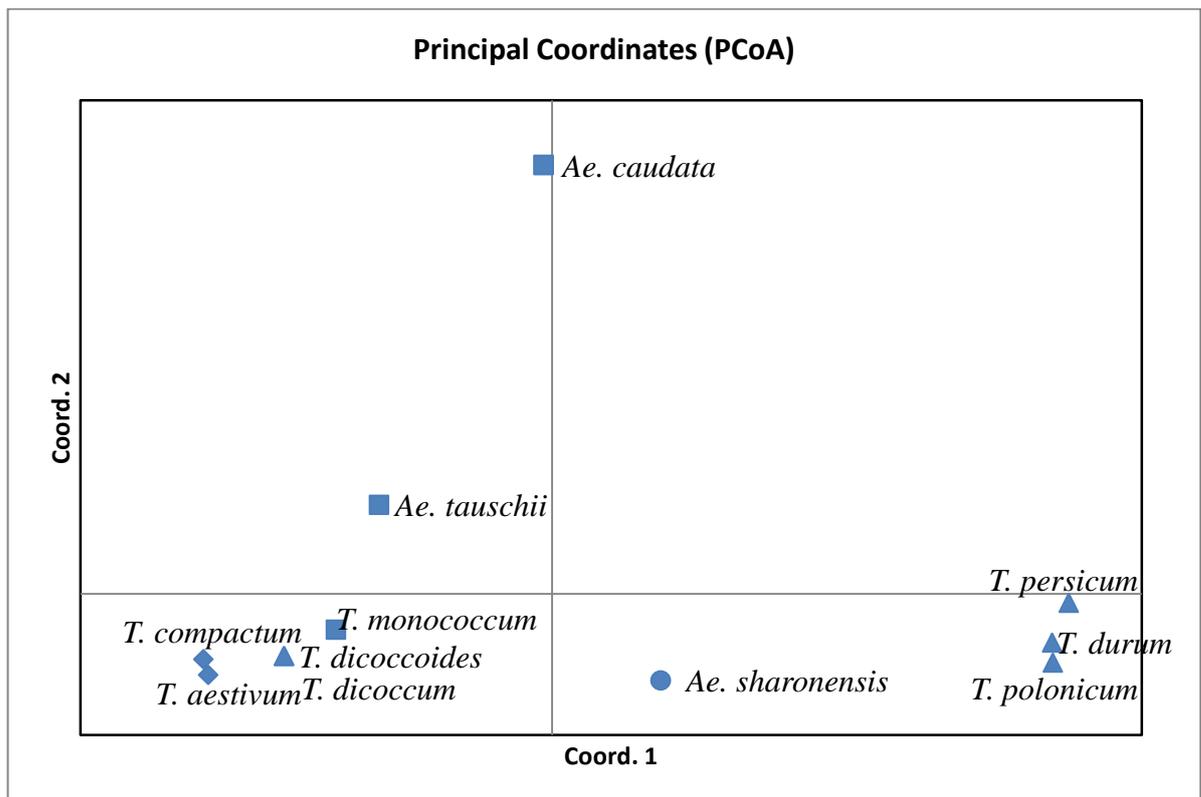


Рисунок 23 – Многомерная дендрограмма генетического сходства между коллекциями изолятов с видов *Triticum* и *Aegilops* по микросателлитным локусам (по индексу Fst)

анализе индексы, характеризующие внутривидовое генетическое разнообразие патогена, имели близкие значения для большинства изученных коллекций изолятов.

Показано, что диплоидные пшеницы в целом характеризуются высокой устойчивостью к бурой ржавчине, гексаплоидные – сильной восприимчивостью, а тетраплоидные занимают промежуточное положение, демонстрируя широкую вариабельность по устойчивости между разными видами (Берлянл-Кожевников и др., 1978). В данном исследовании все изоляты с тетраплоидных видов характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности и отличались от изолятов с гексаплоидных и диплоидных видов.

Существенная дифференциация по вирулентности и микросателлитным локусам отмечена между изолятами с диплоидных видов *Ae. caudata*, *Ae. tauschii*, *Ae. sharonensis* и *T. monococcum*. Эти виды имеют разные геномы, характеризуются как устойчивые к бурой ржавчине и широко используются в селекции для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы (Чижида и др., 2011).

Наличие дифференциации популяций патогена, выявленной по результатам анализа вирулентности и микросателлитного, указывает на существование нескольких генетически различающихся групп изолятов в пределах дагестанской популяции. Основным источником спор бурой ржавчины в окрестностях ДЭС ВИР – дикие злаки. Многочисленные споры, летящие с них, оседают на образцах пшеницы и эгилопсов, выращиваемых на ДЭС ВИР. Вначале отбираются изоляты, которые имеют вирулентность к соответствующим растениям – хозяевам. Дальнейший отбор изолятов патогена обуславливается процессом конкуренции, ведущим фактором для которой служит генотип (Берлянл-Кожевников и др., 1978; Дмитриев и др., 1976; Михайлова, 2006). Эти изменения затрагивают не только генетические механизмы вирулентности патогена, но и полиморфизм микросателлитных локусов. В мировой литературе такие сведения ранее были представлены только для изолятов с *T. durum*, *T. aestivum* и *Ae. speltoides* (Ordoñez et al., 2007; Mantovani et al., 2010).

5.3 ПОЛИМОРФИЗМ ДАГЕСТАНСКИХ ИЗОЛЯТОВ *PUSCINIA TRITICINA*, ВЫДЕЛЕННЫХ С ВИДОВ-РОДИЧЕЙ ПО SNP МАРКЕРАМ

Молекулярные подходы, применяемые для изучения популяций *P. triticina*, постоянно совершенствуются. В середине 2010 г. были подобраны SNP маркеры, которые позволяют оценить филогенетическое родство между изолятами с разных видов-хозяев и их дивергенцию. С использованием SNP маркеров была изучена микроэволюция гриба *P. triticina* на мягкой и твердой пшеницах и *Ae. speltoides* (Liu et al., 2014). Показано, что сопряжённая эволюция шла по вектору *Ae. speltoides* (донор генома В и цитоплазмы аллополиплоидных рядов пшеницы) – *T. durum* (эфиопские формы) – *T. aestivum*. Представляло интерес провести SNP анализ дагестанских изолятов *P. triticina*, полученных с разных видов *Aegilops* и *Triticum*, сравнить их полиморфизмы с представленными в Генбанке для изолятов с твердой и мягкой пшеницы из других стран.

Для SNP анализа использовали 24 изолята *P. triticina*. Среди них 12 дагестанских изолятов, охарактеризованных по вирулентности и полиморфизму микросателлитных локусов в 2017 г. (1 с *Ae. tauschii*, 2 с *Ae. sharonensis*, 1 с *T. monococcum*, 1 с *T. dicoccum*, 1 с *T. dicoccoides*, 1 с *T. polonicum*, 1 - *T. aephiopicum* 1 с *T. aestivum*), и 12, охарактеризованных в исследованиях 2014 г. (1 с *Ae. tauschii*, 1 с *T. boeiticum*, 1 с *T. aephiopicum*, 1 с *T. spelta*, 1 с *T. vavilovii*, 1 с *T. petropavlovskiyi*, 1 с *T. sphaerococcum*, 1 с *T. durum* (Казахстан), 1 с *T. dicoccoides*, 1 с *T. aestivum* (Новосибирск). Дополнительно в исследования включили два изолята с *T. aestivum* (Алтай) и три с *T. durum* (Дагестан), которые были отобраны из популяций патогена, изучаемых в 2017 г.

Для осуществления SNP анализа было выбрано три стабильно амплифицирующихся локуса *ctg1-3*, *ctg5-1*, *ctg84-1*. SNP анализ выявил 14 полиморфных сайтов при использовании маркера *ctg1-3*, 15 сайтов для *ctg5-1* и 3 сайта для *ctg84-1*. В исследованиях М. Liu с соавторами (2014) число сайтов составляло 26, 10 и 8 соответственно. Филогения изученных нами изолятов *P. triticina* и референсных из исследований М. Liu с соавторами представлена на

рисунке 24. Изоляты *P. triticina* разделились на 2 клады (достоверность 95%). Как и в исследованиях М. Liu, изоляты из Эфиопии с твердой пшеницы, информация о которых взята из Генбанка, существенно дифференцировались от всех изученных. Изоляты из Эфиопии выбраны нами в качестве базальной группы для остальных исследуемых изолятов. Было показано, что в историко-эволюционном контексте они рассматриваются в качестве более ранних по отношению к другим изученным с твердой и мягкой пшеницы. Большинство дагестанских изолятов с мягкой пшеницы формировали две слабо поддерживаемых клады, что свидетельствует о их низком уровне дивергенции и согласуется с результатами М. Liu с соавторами. При этом в отдельную кладу выделились изоляты с мягкой пшеницы из Новосибирска и 3 референсных из Канады, Венгрии, Азербайджана.

Такой уровень сходства для референсных сиквенсов ранее не был отмечен их авторами (данные были получены для большего числа изолятов и выполнено больше локусов), вероятно, несмотря на высокий уровень поддержки, эту группу можно расценивать как артефакт, и она, возможно, элиминируется при увеличении числа локусов и изолятов.

Адаптация и специфичность к растению-хозяину являются ключевым движущим фактором эволюции и дивергенции клонально размножающихся фитопатогенов, к которым относится бурая ржавчина (Liu et al., 2014). Несмотря на дифференциацию между дагестанскими изолятами по вирулентности и микросателлитным локусам определено высокое филогенетическое родство между ними по SNP полиморфизму.

Все дагестанские изоляты также были близки с большинством референсных изолятов с твердой и мягкой пшеницы из разных стран. При этом используемые в качестве референсных эфиопские изоляты с твердой пшеницы, как и в исследованиях М. Liu с соавторами (2014), существенно отличались от них. Считается, что Эфиопия является центром разнообразия для тетраплоидных пшениц, и адаптация возбудителя бурой ржавчины к ним произошла свыше тысячи лет назад.

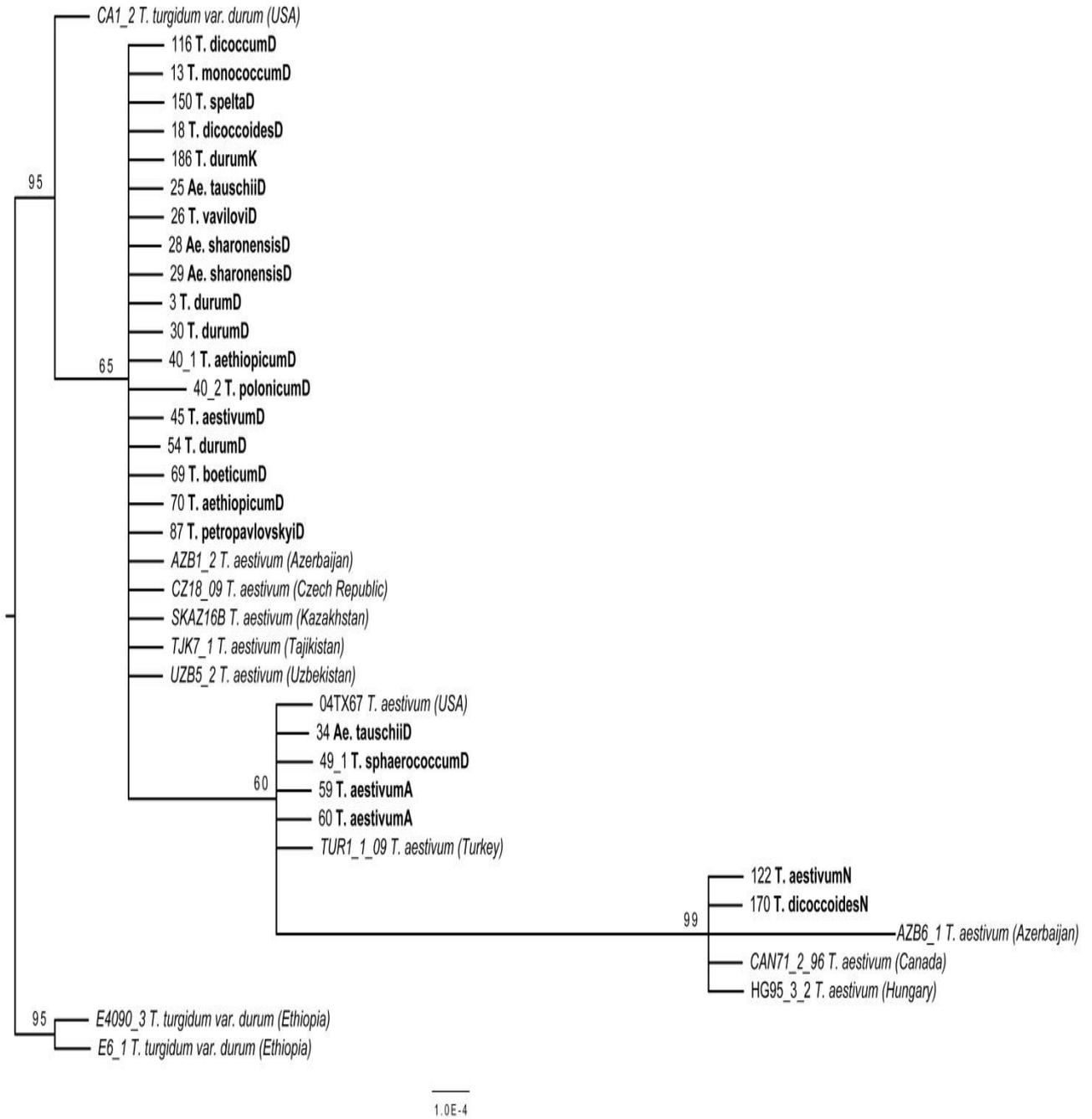


Рисунок 24. Филогенетическое древо изолятов *P. triticina* разного происхождения, построенное методом Байеса.

Числами указаны значения апостериорной вероятности. Курсивом выделены изоляты, исследованные в статье Liu et al. (2014) и выбранные в настоящей работе в качестве референсных групп; данные по остальным изолятам получены авторами (D – дербентские изоляты, А – алтайские, N – новосибирские).

Использование молекулярных маркеров в исследованиях дагестанской популяции *P. triticina*, развивающейся на мягкой пшенице и диких родичах, дополнило имеющиеся сведения о ее генетической изменчивости. SSR маркеры и вирулентность в равной степени показали информативность для характеристики внутривидовой изменчивости гриба.

ГЛАВА 6. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОССИЙСКИХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ВОЗБУДИТЕЛЮ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ

Анализ расового состава популяций неотделим от иммуногенетических исследований пшеницы. Изучение генетической основы устойчивости к бурой ржавчине у возделываемых сортов пшеницы позволяет уточнить причину возникающих изменений в структуре популяций патогена. Различия в составе коммерческих сортов, выращиваемых в разных регионах, предопределяют изменчивость популяций патогена.

Селекция на устойчивость пшеницы к бурой ржавчине в России проводится более полувека. Несмотря на столь длительный период изучения заболевание по-прежнему актуально в России. Одна из задач государственного сортоиспытания – объективная иммунологическая оценка новых сортов, в том числе и к бурой ржавчине. Система государственного сортоиспытания работает независимо от селекционных научно-исследовательских учреждений и дает окончательное заключение по изучаемому материалу. В качестве критерия устойчивости используется степень устойчивости сорта в полевых условиях относительно стандарта в условиях естественного инфекционного фона.

При этом для эффективной генетической защиты пшеницы важную роль играет разнообразие выращиваемых сортов по типам устойчивости и генетическому контролю. Вертикальная (или расоспецифическая) устойчивость является качественным признаком и обуславливается олигогенами. Основная ее функция – подавление первичной инфекции. Горизонтальная (или неспецифическая) устойчивость считается количественным признаком. Она проявляется в уменьшении репродуктивной способности патогена и является полигенной. Считается, что горизонтальная устойчивость сохраняется в течение более длительного времени, чем устойчивость вертикальная, поскольку популяция патогена имеет меньше шансов накопить мутации вирулентности,

преодолевающие полигенную устойчивость (Дьяков, 1998; Павлюшин и др., 2015).

Для выяснения возможного влияния растения-хозяина на изменчивость популяций патогена по вирулентности нами были проведены иммуногенетические исследования сортов пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений и рекомендуемых для возделывания в РФ (<http://reestr.gossort.com>). Эти исследования включали лабораторную и полевую оценку устойчивости сортов пшеницы к возбудителю бурой ржавчины и идентификацию у них *Lr*-генов с использованием фитопатологического теста и молекулярных маркеров.

В последнее десятилетие наблюдается очевидный прогресс в селекции и создании новых сортов мягкой пшеницы в России. Число озимых сортов, рекомендуемых для возделывания в РФ, в 2010-2017 гг. увеличилось в 3 раза, по сравнению с 1990 годами, а яровых – в 2 раза, (табл. 42).

Таблица 42. Динамика включения новых сортов озимой и яровой пшеницы в Государственный реестр селекционных достижений *

Годы	Озимая пшеница		Яровая пшеница	
	Всего в Реестре	в т.ч. новые сорта	Всего в Реестре	в т.ч. новые сорта
1996	82	5	112	10
2000	113	5	138	7
2004	134	15	157	10
2005	141	8	163	7
2006	151	16	165	8
2007	167	10	168	11
2008	174	15	183	13
2009	188	27	178	12
2010	194	17	177	9
2011	215	20	166	7
2012	223	14	186	13
2013	238	14	189	7
2014	254	17	192	10
2015	291	42	205	15
2016	304	13	211	10
2017	320	19	226	17

* Использована информация с сайта Госсортокомиссии (<http://gossort.com/index.html>).

В Государственном реестре селекционных достижений 2017 г. доля озимых сортов современной селекции, допущенных к районированию с 2011 г., составляла 44%, в 2006-2010 гг. – 26%, в 2000-2005 гг. – 17% и до 2000 г. – 13%; яровых 35%, 22%, 19% и 23% соответственно. Большинство этих сортов изучено в настоящей работе (Приложение Б, табл. Б1, Б2)

Основные регионы возделывания озимой пшеницы – Северо-Кавказский, Центрально-Черноземный и Центральный, в связи с чем свыше 80% озимых сортов в Госсортреестре рекомендуется для выращивания в этих зонах. Посевы яровой пшеницы доминируют в Поволжье, на Урале и Западной Сибири и 76% сортов рекомендуется для выращивания в этих регионах.

6.1 ХАРАКТЕРИСТИКА СОРТОВ, ВКЛЮЧЕННЫХ В ГОСУДАРСТВЕННЫЙ РЕЕСТР СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ, ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ВОЗБУДИТЕЛЮ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ

Иммуногенетическое изучение сортов пшеницы, рекомендуемых для выращивания в РФ, проводится нами с 1996 года. В период 1996-2006 гг. оно включало лабораторную оценку сортов пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине в фазе проростков. Результатом данной работы являлось выделение образцов с расоспецифической (вертикальной) устойчивостью к болезни. При анализе 61 сорта озимой пшеницы и 100 сортов яровой пшеницы, рекомендуемых к выращиванию в 1996 году, выявлено два озимых сорта (Даха и Половчанка), высокоустойчивых к бурой ржавчине, и пять яровых (Л503, Л505, Самсар, Прохоровка и Терция). Сорта Обрий, Федоровка, Херсонская 86, Саратовская 90, Колос Дона, Юна характеризовались умеренным уровнем устойчивости (тип реакции 2+-3-). Общая доля устойчивых к бурой ржавчине сортов в Госсортреестре в середине 1990-х годов не превышала 4% (табл. 26; приложение Б, табл. Б.1, Б.2).

В аналогичном анализе, проведенном в 2005 г., отмечено возрастание в районировании числа яровых сортов с расоспецифической устойчивостью к бурой

ржавчине (до 15%). К ним относились Белянка, Добрыня, Пирамида, Тулайковская 5, Тулайковская 10, Юлия, Тулеевская, Соната, Форас, Обская 14, Экада 6, Волгоуральская, Ершовская 32 (табл. 26; приложение Б, табл. Б.1, Б.2). Среди озимых выявлен один устойчивый сорт Сплав (тип реакции 0).

С 2006 г. иммунологические исследования новых сортов были дополнены молекулярно-генетическими методами идентификации *Lr*-генов и оценкой полевой устойчивости. При анализе 119 сортов озимой и 60 яровой мягкой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений в 2006-2011 гг., расспецифической устойчивостью к бурой ржавчине в фазе проростков характеризовались 3% озимых сортов (Немчиновская 24, Айвина, Богданка, Поэма) и 25% яровых (Тулайковская золотистая, Удача, Алтайская 530, Кинельская Нива, Тулайковская 100, Фаворит, Воевода, Кинельская отрада, Лебедушка, Новосибирская 44, Омская 37, Сibaковская юбилейная, Челябинка юбилейная, Алтайская 110, Мария 1, Челябинка степная) (табл. 26; приложение Б, табл. Б.1, Б.2). На искусственном инфекционном фоне в полевых условиях Северо-Запада свыше 40% озимых сортов характеризовались разным уровнем полевой устойчивости (поражение от 0 до 20%). Среди яровых, эффективной полевой устойчивостью преимущественно характеризовались сорта, выделенные как устойчивые при лабораторной оценке.

В 2012-2017 гг. в Государственный реестр селекционных достижений включено 118 сортов озимой и 59 яровой пшеницы. Около 6% озимых сортов и 22% яровых (Апасовка, Курьер, Новосибирская 18, Челябинка 75, КВС Аквилон, Сибирская 17, Зауралочка, Тулайковская 108, Канюк, Экада 113, Кинельская 2010, Тулайковская 110, Кинельская юбилейная, Челябинка ранняя) имели высокий уровень ювенильной устойчивости в фазе проростков. В результате полевых исследований свыше 50% озимых сортов и 40% яровых характеризовались высоким или умеренным уровнем устойчивости (табл. 26; приложение Б, табл. Б.1, Б.2).

Проведенный анализ показал существенное возрастание в районировании сортов яровой и озимой пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине (табл. 43).

Таблица 43. Результаты оценки ювенильной устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у сортов мягкой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 1995 г. и 2005 г.

Тип развития	Изучено сортов, шт	Сорта с высоким или умеренным уровнем ювенильной устойчивости	
		шт.	%
Сорта, рекомендуемые к выращиванию в РФ в 1995 г.			
Озимые	61	0	1%
Яровые	100	4 Ершовская 32, Самсар, Л503, Терция	4%
Сорта, рекомендуемые к выращиванию в РФ в 2005 г.			
Озимые	62	1 Сплав	1,6%
	121	17 Ершовская 32, Л503, Л505, Терция, Дуэт, Форa, Волгоуральская, Беянка, Добрыня, Самсар, Пулеевская, Тулайковская 5, Юлия, Соната, Тулайковская10, Обская 14	15%
Сорта, впервые включенные в Государственный реестр селекционных достижений в 2006-2011 гг.			
Озимые	119	4 Немчиновская 24, Айвина, Богданка, Поэма	3%
Яровые	60	16 Тулайковская золотистая, Удача, Алтайская 530, Кинельская Нива, Тулайковская 100, Фаворит, Воевода, Кинельская отрада, Лебедушка, Новосибирская 44, Омская 37, Сибакoвская юбилейная, Челябинская юбилейная, Алтайская 110, Мария 1, Челябинская степная	26%
Сорта, впервые включенные в Государственный реестр селекционных достижений в 2012-2017 гг.			
Озимые	118	8 Немчиновская 17, Княгиня Ольга, Баграт, Курс, Стан, Уруп, Антонина, Гурт	6%
Яровые	59	18 Апасовка, Курьер, Новосибирская 18, Челябинская 75, КВС Аквилон, Сибирская 17,21, Зауралочка, Тулайковская 108, Экада 113, Кинельская 2010, Тулайковская 110, Кинельская юбилейная, Челябинская ранняя, Канюк, Столыпинская, Ульяновская 105, Столыпинская	30%

6.2 ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ, РЕКОМЕНДУЕМЫХ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ В РФ

Высокий уровень генетической защиты пшеницы достигается разнообразием по генам устойчивости к бурой ржавчине. Для оценки степени разнообразия современных сортов мягкой пшеницы, рекомендуемых для выращивания в РФ, нами была проведена идентификация их *Lr*-генов с использованием фитопатологических и молекулярных методов. Для проведения фитопатологического теста использовали тест-клоны с определенными сочетаниями аллелей вирулентности/авирулентности (Глава 2, табл. 5), а также различные географические популяции, предварительно охарактеризованные по вирулентности. Фитопатологический скрининг позволил выделить сорта с высоким уровнем устойчивости (тип реакции 0,1,2 ко всем клонам и популяциям), моногенные сорта, защищенные генами *Lr9*, *Lr19* и *Lr26*, и сорта, устойчивые к отдельным популяциям (приложение Б, табл. Б.1, Б.2).

С использованием молекулярных маркеров была проведена идентификация высоко и частично эффективных в РФ генов *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr50*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr66*, генов устойчивости взрослых растений *Lr21*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr37* и малоэффективных генов *Lr1*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26*.

С использованием молекулярных маркеров J13 (Schachermayr et al., 1994) и SCS5 (Gupta et al., 2005) гена *Lr9* и маркеров Gb (Prins et al., 2001), SCS265, SCS253 (Gupta et al., 2006) гена *Lr19* выявлена широкая представленность этих генов у изученных российских сортов пшеницы. Список этих сортов представлен в таблице 44.

Анализ показал, что сорта с геном *Lr19* составляют 6% от общего числа яровых, включенных в Госреестр. Большинство из них рекомендуется для возделывания в регионах Поволжья. Первый сорт Л503 с геном *Lr19* был включен в Государственный реестр в 1993 г., и в последующий период число сортов с этим геном стало значительно увеличиваться. В середине 1990-х гг., когда посевные площади под этими сортами превысили 100 тыс. га, защитный эффект гена *Lr19*

Таблица 44. Сорты пшеницы, охарактеризованные в данных исследованиях как носители эффективных и частично эффективных *Lr*-генов, и регионы их допуска (согласно Государственному реестру селекционных достижений)

Название	Год допуска	Регион допуска	Название	Год допуска	Регион допуска
Сорта с геном <i>Lr9</i>			Сорта с геном <i>Lr24</i>		
Терция	1995	ЗС,ВС,У,СК	Канюк (+1AL/1RS, <i>Lr20</i>)	2016	Ц
Тулеевская	2002	ЗС, У	КВС Аквилон	2013	Ц, ЦЧР
Сплав	2002	СЗ	Сорта с геном <i>Lr19</i>		
Соната	2002	ЗС	Л 503 (+ <i>Lr10</i>)	1993	НВ,СВ,ЦЧР,У
Дуэт (+ <i>Lr10</i>)	2003	ЗС, У	Самсар	1994	СВ
Челяба 2 (+ <i>Lr10</i>)	2005	У	Л 505 (+ <i>Lr10</i>)	1996	НВ, У, ВВ
Памяти Рюба	2006	ЗС, У	Волгоуральская	2001	СВ
Удача	2006	ЗС	Добрыня	2002	НВ
Немчиновская 24	2006	Ц, ВВ	Юлия	2002	СВ
Александрина	2007	ЗС	Экада 6	2005	СВ
Кинельская отрада	2009	СВ	Кинельская 61 (+ <i>Lr10</i>)	2005	СВ
Новосибирская 44 (+ <i>Lr1, Lr10</i>)	2009	ЗС	Кинельская Нива	2007	СВ, У
Собаковская юбилейная (+ <i>Lr1, Lr10</i>)	2010	ЗС	Лебедушка (+ <i>Lr6Ag¹</i>)	2009	НВ
Челяба юбилейная	2010	ЗС	Омская 37 (+ <i>Lr26</i>)	2009	ЗС
Мария 1 (+ <i>Lr10</i>)	2011	ЗС	Омская 38 (+ <i>Lr26</i>)	2010	ЗС
Алтайская 110(+ <i>Lr10</i>)	2011	ЗС	Тулайковская 108 (+ <i>Lr?</i>)	2014	СВ, У
Челяба степная (+ <i>Lr1, Lr10</i>)	2011	У	Экада 113	2014	СВ, У
Сибирский альянс(+ <i>Lr1</i>)	2012	ЗС, ВС	Тулайковская 110(+ <i>Lr?</i>)	2015	СВ
Апасовка (+ <i>Lr10</i>)	2012	ЗС	Кинельская юбил.	2016	СВ, У
Новосибирская 18 (+ <i>Lr10</i>)	2012	ЗС, ВС	Ульяновская 105	2017	СВ, У
Сибирская 17	2013	ЗС	Сорта с геном <i>Lr6Ag^{1/2}</i>		
Немчиновская 17	2013	Ц	Тулайковская 5 (+ <i>Lr10, Lr34</i>)	2001	СВ, У
Зауралочка (+ <i>Lr10</i>)	2014	ЗС	Тулайковская 10	2003	Ц,ЦЧР,ВВ,СВ,У
Кинельская 2010	2014	СВ, У	Тулайковская золотистая	2006	СВ,НВ,У
Челяба ранняя(+ <i>Lr10</i>)	2016	У	Тулайковская 100	2007	СВ
Столыпинская(+ <i>Lr10</i>)	2017	ЗС	Сорта с геном <i>LrSp</i>		
Сорта с геном <i>Lr6Ag¹</i>			Челяба 75(+ <i>Lr1, Lr10</i>)	2012	У
Белянка	1999	НВ			
Фаворит	2007	ЦЧР,СВ,НВ,У			
Воевода	2008	НВ			

был преодолен. Продление срока «полезной жизни» гена *Lr19* может быть обеспечено его эффективными сочетаниями с некоторыми *Lr*-генами, например, с *Lr26* и *Lr37* (Сибикеев и др., 2011). Практическими примерами этого являются высокоустойчивые к бурой ржавчине сорта Омская 37, Омская 38 и перспективный Омская 41 (диссертант является его участником), несущие гены *Lr19* и *Lr26*, сорт Тулайковская 108 с геном *Lr19* и дополнительным не идентифицированным предположительно от сорта Тулайковская белозерная (Сюков, устная информация) и сорт Лебедушка с *Lr19* и дополнительным геном *Lr6Agi* от пырея среднего (*Agropyron intermedium*) (Сибикеев, Бадаева, Гультяева и др., 2017).

Яровые сорта с геном *Lr9* в Государственном реестре составляют 9 % от общего числа включенных (табл. 27). В основном они рекомендуются для выращивания в Западно-Сибирском и Уральском регионах, где их доля составляет, соответственно, 15 и 10 % от общего числа рекомендуемых для этих регионов.

Первый сорт Терция начали возделывать в Западной Сибири с середины 1990 г. До определенного времени считалось, что этот и другие устойчивые сибирские сорта защищены геном *Lrtr*, отличным от известных эффективных *Lr*-генов. С использованием гибридологического анализа и молекулярных маркеров нами было показано, что ген *Lrtr* идентичен гену *Lr9* (Тырышкин, Гультяева и др., 2006). В дальнейшем это было подтверждено фитопатологическим тестом, когда в Западной Сибири появились изоляты, вирулентные к гену *Lr9* (Мешкова и др., 2008). В настоящее время ген *Lr9* утратил свою эффективность в Западной Сибири и на Урале; тем не менее, эффективны его сочетания, например с генами *Lr26* и *Lr19*. Таким примером может служить сорт Силач, несущий сочетание генов *Lr26* и *Lr9* и высокоустойчивый к бурой ржавчине в условиях Южного Урала (диссертант имеет авторство в этом сорте). При этом сорта, защищенные только одним геном *Lr9*, характеризуются высоким поражением (Тюнин, Шрейдер, Гультяева и др., 2017). Озимые сорта – носители гена *Lr9*, выращиваются преимущественно в центральных регионах РФ и характеризуются

устойчивостью к бурой ржавчине. Появление изолятов, вирулентных к *Lr9* в европейских регионах в середине 2010 годов, указывает на возможную потерю устойчивости сортов с геном *Lr9* в европейских регионах.

С использованием маркеров *Sr24#50*, *Sr24#12* (Mago et al., 2005), *SCS73* (Cherukuri et al., 2003; Prabhu et al., 2004), *SCS1302*, *S1326*, *SCOAB-1* (Gupta et al., 2006) высокоэффективный в России ген *Lr24* идентифицирован нами у яровых сортов Канюк и КВС Аквилон. Эти сорта созданы за рубежом, но рекомендованы для возделывания в центрально-европейских регионах РФ. У сорта Канюк, с использованием маркера *STS638* (Neu et al., 2002), дополнительно идентифицирован ген *Lr20*, и с маркерами *SCM9* (Weng et al., 2007) и *iag 95* (Mago et al., 2005) - пшенично-ржаная транслокация 1AL/1RS. Эта транслокация обычно имеет широкое распространение в североамериканских сортах (McIntosh et al., 1995). Кроме сорта Канюк, она идентифицирована нами у районированных озимых сортов Богданка (+*Lr34*), Княгиня Ольга (+*Lr1*, *Lr34*) и Кохана (+*Lr1*, *Lr34*) (приложение Б, табл. Б.1, Б.2)

У высокоустойчивых яровых сортов Белянка, Фаворит, Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская 100, Тулайковская золотистая, Челябинка 75 и озимого сорта Поэма нами не идентифицировано известных эффективных *Lr*-генов (*Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr38*, *Lr41*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*). Эти сорта (кроме Челябинка 75 и Поэма) созданы с участием пырея среднего. Известен только один ген, перенесенный в мягкую пшеницу от данного вида, – *Lr38*. Однако с использованием молекулярного маркера *Lr38F/Lr38R* (Yan et al., 2008) ген *Lr38* не был идентифицирован у данных сортов, как и гены *Lr19*, *Lr24*, *Lr29*, переданные мягкой пшенице от *Agropyron elongatum*.

Сорта селекции НИИСХ ЮВ Белянка, Фаворит и Воевода имеют замещение 6D(6Agi), сорт Лебедушка - комбинацию замещение 6D (6Agi) и транслокацию T7DS·7DL-7Ae#1L. С использованием подобранных нами маркеров *j09/1/Φ2* и *j09/1/4a*, описание которых представлено в Главе 2 (раздел 2.4.7), наличие этой транслокации подтверждено у данных сортов (рис. 7).

Сорта Тулайковская 5, Тулайковская 10 и Тулайковская 100 селекции Самарского НИИСХ имеют замещение 6D(6Agi2) (Сибикеев и др., 2017; Salina et al., 2015), маркера которого, к сожалению, не было в наших исследованиях.

Сорт Челябинка 75 создан в ГНУ Челябинский НИИСХ с использованием комплексно устойчивых линий, полученных в ВИР с участием *Aegilops speltoides*, несущих гаметоцидный ген, сцепленный с *Lr*-геном (Одинцова др., 1991). Исходные линии, у которых доказано наличие гаметоцидного гена, были изучены в кандидатской работе диссертанта, выполняемой в 1989-1992 гг. (Гультяева, 1992). В каталоге генных символов (2017) представлено шесть *Lr*-генов (*Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51* и *Lr66*), перенесенных в мягкую пшеницу от *Ae. speltoides*. С использованием молекулярных маркеров у сорта Челябинка 75 нами не выявлено генов *Lr28*, *Lr35*, *Lr47* и *Lr51* (рис. 25). Устойчивость сорта Челябинка 75 (тип реакции 0) (рис. 25а) проявляется в ювенильной фазе и в фазе взрослых растений, вирулентные изоляты гриба не обнаружены. Ген *Lr35* экспрессируется только у взрослых растений пшеницы и характеризуется, преимущественно, как умеренно эффективный, что подтверждает неидентичность его гену сорта Челябинка 75. В фазе проростков линия *TcLr35* имеет восприимчивый тип реакции ко всем изолятам (рис. 25б).

Устойчивость образцов с генами *Lr36*, *Lr51* и *Lr66* проявляется по типу реакции от 0 до 1 балла с обязательным присутствием характерных некрозов (;) (Helguera et al., 2005; Marais et al., 2010). При этом сорт Челябинка 75 характеризуется типом реакции 0 при отсутствии некрозов и хлорозов (рис. 26). На основании этого у сорта Челябинка 75 можно предположить наличие нового высокоэффективного ювенильного чужеродного *Lr*-гена, которому присвоен символ *LrSp*. Наряду с этим геном у этого сорта нами идентифицированы малоэффективные гены *Lr10* и *Lr1*.

В настоящее время в ЧНИИСХ созданы и переданы на государственное сортоиспытание еще два сорта, несущие ген *LrSp*: Челябинка 80 и Памяти Одинцовой, в которых диссертант также имеет авторство. Создание новых промышленных сортов, защищенных чужеродными *Lr*-генами, отличными от

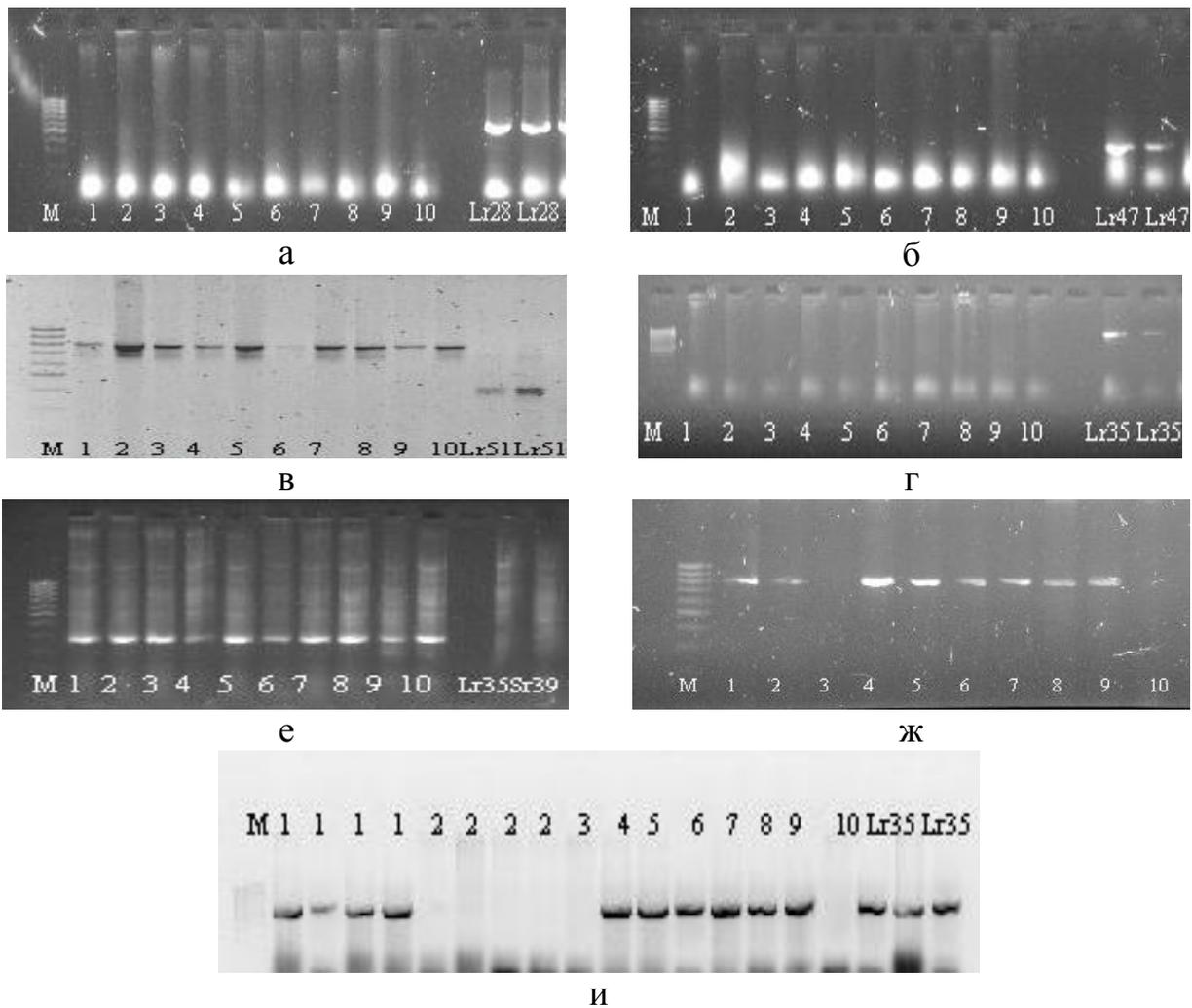


Рисунок 25 – Электрофореграммы ПЦР сорта Челябинска 75 с маркером SCS421 гена *Lr28* (а), маркером PS10 гена *Lr47* (б), маркером S30-13L/AGA7-759R гена *Lr51* (в) и маркерами BCD260F/35R (г), BE50070 (е), Sr39 \neq 22r (ж) гена *Lr35* и маркером S13-R16 гена *Lr66* (и)

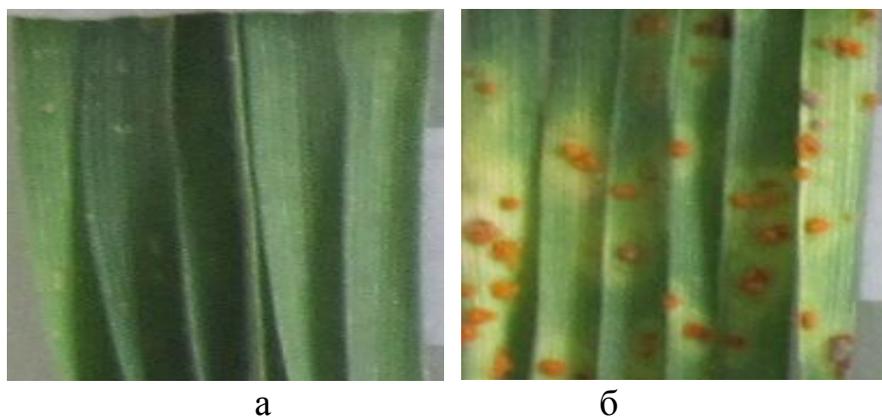


Рисунок 26 – Тип реакции к бурой ржавчине у сорта Челябинска 75 (а) и линии TcLr35 в фазе проростков

известных эффективных, демонстрирует значимые успехи российской селекции по переносу блока генов устойчивости к болезням и преодолению барьеров использования отдаленной гибридизации.

У умеренно устойчивого сорта яровой пшеницы Курьер мы не выявили высокоэффективных ювенильных генов. При этом у него определено несколько малоэффективных генов *Lr1*, *Lr10* и *Lr26*, сочетание которых, вероятно, обуславливает устойчивость у этого сорта.

В целом наш анализ показал, что доля яровых сортов с ювенильной устойчивостью, обусловленной высоко или частично эффективными олигогенами, в Госреестре составляет свыше 20%, причем четверть из них несут *Lr*-гены, неидентичные известным эффективным.

Ситуация с озимыми сортами несколько иная. Свыше половины изученных сортов, преимущественно рекомендованные для возделывания в Северо-Кавказском регионе, характеризовались разным уровнем устойчивости в полевых условиях в фазе взрослых растений. В стадии проростков их тип реакции к бурой ржавчине менялся в зависимости от используемых клонов или популяций гриба от устойчивости (R) до восприимчивости (S), что указывало на отсутствие у этих сортов высокоэффективных ювенильных *Lr*-генов (Приложение Б, таб. Б.1). Проведенный нами молекулярный скрининг не выявил у них известных эффективных генов возрастной устойчивости (*Lr35*, *Lr21*). Ген *Lr37* идентифицирован у озимого сорта селекции КНИИСХ Морозко (+*Lr1*) (Приложение Б, таб. Б.1). Маркер этого гена также выявлен у сорта зарубежной селекции Самурай, исключенного из реестра в 2017, но входящего в него в предыдущие годы. Источником этого гена у мягкой пшеницы является образец VPM1, полученный от скрещивания сорта Marne Despez с *Ae. ventricosa* и *T. persicum*. VPM1 массово использовался в селекции пшеницы в Западной Европе поскольку, кроме генов устойчивости к трем ржавчинам, он имеет эффективный ген устойчивости к церкоспореллезной корневой гнили *Pch2*, локализованный в хромосоме 7D, и ген устойчивости к злаковой цистообразующей нематоде *Cre5*, локализованный в коротком плече хромосомы 2A. До недавнего времени *Lr37*

являлся одним из высокоэффективных возрастных генов во всем мире (McIntosh et al., 1995). Вирулентность к нему впервые была описана в Австралии в 2002 г. В середине 2000-х годов ген утратил эффективность в Западной Европе в связи с массовым выращиванием сортов – его носителей (Serfling et al., 2011). Эффективность этого гена в условиях Северо-Западного региона описана в главе 5.

С использованием молекулярных маркеров у устойчивых в полевых условиях озимых сортов выявлено широкое распространение малоэффективных ювенильных генов *Lr1*, *Lr10*, *Lr26* и гена частичной устойчивости (partial resistance gene) *Lr34*, которые встречались по отдельности или в разных сочетаниях (Приложение Б; табл. Б.1, Б.2). Можно предположить, что устойчивость этих сортов во взрослых фазах развития обеспечивается комбинацией генов с преодоленной эффективностью. С использованием молекулярных маркеров у озимого сорта Юнона выявлены гены *Lr1*, *Lr34*; Стан, Коллега – *Lr10*, *Lr26*; Первица – *Lr1*, *Lr26*; Ластивка одеська, Куяльник, Жайвир, Багира, Анка – *Lr1*, *Lr10*, *Lr34*; Курс, Баграт, Антонина – *Lr1*, *Lr10*, *Lr26*; Айвина, Адель – *Lr10*, *Lr26*, *Lr34*; Ксения, Крыжина, Афина – *Lr1*, *Lr26*, *Lr34*. Определенно, не только эти гены обеспечивают повышение уровня устойчивости этих сортов, поскольку ряд генотипов, также несущих, например, гены *Lr34* и *Lr26*, при аналогичной оценке имели более высокую интенсивность поражения, но из-за отсутствия молекулярных маркеров невозможно определить, какие дополнительные *Lr*-гены и их комбинации обеспечивают данный эффект.

У высокоустойчивого сорта Поэма известные эффективные *Lr*-гены нами не выявлены. При этом у него определялся продукт амплификации с маркерами j09/1/Ф2 и j09/1/4а гена *Lr6Agil*. Сорт Поэма выделен из комбинации от скрещивания TAW 142429/80 с линией Эритроспермум 9129 во Владимирском НИИСХ. По информации оригинатора сорта С.Е. Скатовой (2011), образец TAW 142429/80 интродуцированный из ГДР через Мироновский НИИ селекции и семеноводства пшеницы им. В.Н. Ремесло, характеризовался умеренной восприимчивостью к бурой ржавчине. Происхождение его и родословная не

известны. Образец Эритроспермум 9129 – линия, выделенная из сорта Мироновская 808 после облучения ее семян гамма лучами. Однако она также характеризовалась восприимчивостью к бурой ржавчине. При этом сорт Поэма представлен как иммунный к болезни в регионах его выращивания (Каталог..., 2017). Таким образом, анализ родословной не позволяет уточнить результаты молекулярного скрининга.

Сводные результаты, полученные в данных исследованиях по распространению *Lr*-генов в российских сортах мягкой пшеницы, показаны в таблице 45.

Таблица 45. Распространение *Lr*-генов у сортов мягкой пшеницы, рекомендуемых для возделывания в РФ*

Сорта	Количество-во	% сортов с <i>Lr</i> -генами												
		<i>Lr9</i>	<i>Lr19</i>	<i>Lr24</i>	<i>LrAg</i>	<i>LrAgi</i>	<i>LrSp</i>	<i>Lr1</i>	<i>Lr10</i>	<i>Lr20</i>	<i>Lr26</i>	<i>Lr34</i>	<i>Lr37</i>	<i>IAL. IRS</i>
Озимые	294	1	0	0	0	0	0	16	16	0	12	39	0,3	1
Яровые	213	8,9	6,6	0,9	1,9	1,9	0,5	14,5	42,7	1,4	7,5	6,6	0	0,5
Сорта, рекомендованные для центрально-европейских регионов (Северо-Западный, Центральный, Центрально-Черноземный)														
Озимые	96	3	0	0	0	0	0	12	9	0	5	21	0	1
Яровые	42	0	5	5	2	2	0	12	31	9	7	5	0	2
Сорта, рекомендованные для Северо-Кавказского региона														
Озимые	183	0	0	0	0	0	0	21	18	0	16	46	0,5	1
Яровые	9	0	0	0	0	0	0	11	55	0	22	0	0	0
Сорта, рекомендованные для Поволжья (Нижневолжский, Средневолжский Волго-Вятский)														
Озимые	124	0	0	0	0	0	0	7	13	0	5	27	0	0
Яровые	78	5	14	0	5	4	0	9	37	0	6	8	0	0
Сорта, рекомендованные для Уральского региона														
Яровые	74	11	9	0	0	4	1	9	42	0	11	7	0	0
Сорта, рекомендованные для Западно-Сибирского региона														
Яровые	79	15	2	0	0	0	0	17	47	0	7	9	0	0
Сорта, рекомендованные для Восточно-Сибирского и Дальневосточного регионов														
Яровые	38	3	0	0	0	0	0	21	50	0	3	10	0	0

* Государственный реестр селекционных достижений, 2017 г.

(<http://gossort.com/index.html>).

Несмотря на сложность создания сортов, несущих различные комбинации расоспецифических *Lr*-генов, полностью или частично утративших эффективность, в настоящее время во всем мире этой работе уделяется большое внимание. Выращивание таких сортов позволяет усовершенствовать генетическую защиту пшеницы и стабилизировать популяции патогена за счет снижения его репродуктивной способности, а не полной элиминации.

При изучении мировой коллекции мягкой пшеницы А. Dakouri с соавторами (2013) показали, что образцы, несущие три и более ювенильных гена (*Lr1*, *Lr3*, *Lr10*, *Lr20*) имели более высокий уровень устойчивости в полевых условиях, чем несущие два и менее. Наличие у них дополнительно гена возрастной устойчивости *Lr34* еще более усиливало эффект ювенильных генов. В литературе имеются сведения об эффективном взаимодействии гена *Lr34* с генами устойчивости взрослых растений *Lr12* и *Lr13*. А. Serfing с соавторами (2011) показали значимое повышение уровня устойчивости у немецких сортов, несущих сочетания генов *Lr1*, *Lr13* и *Lr14* (сорт Madrid); *Lr1*, *Lr10*, *Lr26* и *Lr37* (сорт Travix); *Lr1*, *Lr10*, *Lr13* и *Lr26* (сорт Limes). Сорта, несущие сочетание генов *Lr10* и *Lr13*, меньше поражались, чем контрольные *Lr*-линии с этими генами по отдельности.

Результаты, полученные в наших исследованиях для озимых российских сортов, согласуются с выше представленными для зарубежных сортов пшеницы.

6.3 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПОДХОДЫ В ИДЕНТИФИКАЦИИ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ

Молекулярные маркеры в настоящее время широко используются в маркер-вспомогательной селекции (MAS marker-assisted selection) и иммуно-генетических исследованиях пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине. Использование маркеров позволяет выявлять линии, содержащие определенные гены или комбинации генов на ранних стадиях развития пшеницы, что в сочетании с фитопатологическими методами существенно сокращает время,

необходимое для создания новых сортов. Информативность применения ДНК-маркеров для определения аллельности генов устойчивости к листовой ржавчине неоспорима и значительно выше, чем у гибридологического анализа с применением тестерных линий (Леонова, 2013). Особенно это проявляется в случаях с чужеродными транслокациями, так как один и тот же *Lr*-ген может присутствовать в нескольких транслокациях с разной хромосомной локализацией. Так, *Lr9* может быть локализован в хромосомах 2DL, 4BS, 6BL, 7BS; *Lr19* – в 7AL, 7BL, 7DL; *Lr24* – в 1BS, 3DL (Friebe et al., 2000; Сибикеев и др. 2017).

Потребности практической селекции определили усиленное развитие исследований по созданию новых маркеров, в связи с чем список предлагаемых маркеров *Lr*-генов ежегодно пополняется. Особую значимость ДНК-маркеры приобрели при идентификации 1) высокоэффективных генов устойчивости, определение которых затруднено из-за отсутствия в популяции патогена вирулентных изолятов; 2) генов устойчивости взрослых растений и 3) малоэффективных генов, получивших широкое использование в стратегиях пирамидирования при создании сортов с неспецифической устойчивостью.

В маркер-вспомогательной селекции наибольшее распространение получили маркеры, выявляемые методом полимеразной цепной реакции (ПЦР), привлекательные качества которых – быстрота и относительная дешевизна их идентификации. По сути молекулярный маркер является индикатором части искомого гена, либо сцепленного с ним фрагмента ДНК. Эффективность маркера определяется степенью его сцепления с локусом идентифицируемого гена и высокой воспроизводимостью в различных генотипах. Прежде чем молекулярный маркер будет использован в практических целях для детекции признака, он должен пройти путь от выявления ассоциаций маркер–признак до валидации. Валидация означает тестирование способности ДНК-маркеров предсказывать фенотип на широком наборе сортов, изогенных линий, популяций, в различном генетическом окружении и в различных условиях окружающей среды (Леонова, 2013).

В своих исследованиях молекулярные маркеры для идентификации *Lr*-генов мы стали использовать одними из первых в России (с 2004 г.). Список молекулярных маркеров, сцепленных с генами устойчивости к бурой ржавчине и используемых в настоящей работе, представлен в Главе 2 в таблице 6. Перед применением каждого из маркеров для массового скрининга пшеницы была проведена валидация. Она включала оптимизацию условий проведения ПЦР и проверку их специфичности с использованием набора почти изогенных *Lr*-линий (50 линий), а также положительных и отрицательных контролей. Эта информация подробно представлена в методическом пособии диссертанта: Гулятьева Е.И. «Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркеров и характеристика эффективности *Lr*-генов», 2012, 72 с. и в статье Гулятьева Е.И., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Митрофанова О.П., Одинцова И.Г., Лайкова Л.И. Эффективность молекулярных маркеров для выявления генов *Lr35*, *Lr28* и *Lr47* у мягкой пшеницы (Генетика, 2014, Т.50, №2. С. 147-156).

Ниже мы помещаем основные результаты этой работы.

Высокую значимость для использования в селекции представляет группа высоко- и частично эффективных *Lr*-генов. К таким генам относятся *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*(=39), *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50* и *Lr51*. Основным методом определения генов этой группы ранее являлся гибридологический анализ, поскольку использование фитопатологического теста лимитируется отсутствием вирулентных клонов (для высокоэффективных *Lr*-генов). Создание молекулярных маркеров значительно облегчило скрининг и позволило провести идентификацию *Lr*-генов как по отдельности, так и в различных сочетаниях. Для большинства этих генов (за исключением *Lr42*, *Lr45*) подобраны ПЦР маркеры.

В литературе описано несколько ПЦР-маркеров для идентификации гена *Lr9*: STS-маркер J13 (Schachermayr et al., 1994), SCAR-маркер SCS5 (Gupta et al., 2005) и кодоминантный маркер LR9/ LR9-Res-2F-T/ LR9-Sus-2F-C (Vida et al., 2009). Маркер J13 при тестировании в наших исследованиях показал недостаточную стабильность результатов, которая существенно зависела от марки

используемой полимеразы. Аналогичная картина наблюдалась и при использовании маркера LR9/ LR9-Res-2F-T/ LR9-Sus-2F-C. Более эффективным для скрининга пшеницы в наших исследованиях был маркер SCS5 (Гультияева, 2012).

Для идентификации гена *Lr19* предложен STS-маркер Gb (Prins et al., 2001), SCAR маркеры SCS265 и SCS253 (Gupta et al., 2006), кодоминантный маркер BF145935 (Ayala-Navarrete et al., 2007) и ДНК-маркеры генов других признаков, локализованных в этой же пырейной транслокации, например, кодоминантные маркеры PSY-D1 и PSY-E1 гена Y, обуславливающего наличие желтого пигмента в эндосперме (Zhang, Dubcovsky, 2008; <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Sr25/index.htm>). В наших исследованиях наиболее информативными были маркеры Gb и SCS265 (Гультияева, 2012).

Транслокация с геном устойчивости *Lr24* передана мягкой пшенице от *Ag. elongatum* дважды: путем спонтанной транслокации в сорте Agent (3D/Ag#3) (Smith, 1968) и путем индукции гомеологического спаривания (Sears et al., 1973). Обе транслокации локализованы в длинном плече хромосомы 3D, но в первом случае передан более длинный фрагмент хромосомы (Smith, 1968). Сегмент хромосомы 3Ag также перенесен в короткое плечо хромосомы 1B. Источником этой транслокации является сорт Amigo (1BS–3Ag) (Jiang et al., 1994; Friebe V. et al., 2000). Для идентификации транслокации с геном *Lr24* предложено достаточное число молекулярных маркеров: STS-маркер J09 (Schachermayr et al., 1995), SCAR- маркер SC-H5 (Dedryver et al., 1996), STS-маркеры Sr24#50 и Sr24#12 (Mago et al., 2005), кодоминантный SSR-маркер bars71 (Mago et al., 2005), SCAR маркер SCS73719 (Cherukuri et al., 2003; Prabhu et al., 2004), SCAR-маркеры SCS1302, S132 и SCOAB-1 (Gupta et al., 2006). Все они протестированы в наших исследованиях. Показано, что маркеры J09 и SC-H5 позволяют идентифицировать ген *Lr24*, локализованный в более длинной транслокации, и, соответственно, они имеют ограниченную эффективность для скрининга пшеницы. Все другие маркеры являлись более универсальными для идентификации гена *Lr24*. При этом маркеры Sr24#12, SCS73, SCS1302, S1326 и SCOAB-1 характеризовались более

высокой эффективностью по сравнению с маркером Sr24#50. Определенная ограниченность в использовании выявлена также для кодоминантного SSR-маркера bars71.

В литературе описано несколько ПЦР-маркеров для выявления гена *Lr25*: SCAR-маркер гена *Lr25* (Procunier et al., 1995) и SSR-маркеры Xgwm251, Xgwm538 и Xgwm6 (Singh et al., 2011). В своих исследованиях мы использовали SCAR-маркер, и в большинстве случаев он характеризовался как высокоспецифичный.

Предложено несколько типов маркеров гена *Lr28*: STS-маркер (Naik et al., 1998), TPSCAR-маркер SCS421 гена *Lr28* (Cherukuri et al., 2005), SSR-маркеры: Xgwm160, wmc313 (Prabhu et al., 2003; Bipinraj et al., 2011), bars 327, bars 343 (Cakir et al., 2008). Нами изучены STS- и TPSCAR-маркеры. Показано, что STS-маркер не является специфичным и не рекомендуется для скрининга. Маркер SCS421 был более информативным, но при этом при его использовании наблюдались отдельные случаи ложноположительных результатов, особенно при анализе образцов пшеницы, несущих чужеродный генетический материал.

Для идентификации гена *Lr29* подобраны два SCAR-маркера: Lr29F18 и Lr29F24 (Procunier et al., 1995; Procunier <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/lr29/index.htm>). При использовании праймеров Lr29F18/R18 нам не удалось получить продукт амплификации у положительного контроля. Второй маркер Lr29F24 был более информативным и показал высокую специфичность при анализе тестерных – линий и широкого набора сортов пшеницы.

Для идентификации гена *Lr41* мы использовали SSR-маркер GDM35 (Pestsova et al., 2000; Brown-Guedira, Singh: <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr39/index.htm>). Результаты ПЦР с маркером GDM35 имели высокую воспроизводимость, но из-за незначительной разницы в размере продукта амплификации функциональной (190 п.о.) и нефункциональной аллелей гена (214-280) имелись сложности в оценке их молекулярного веса. При

использовании этого маркера требуется включение контроля на каждой дорожке геля.

Идентификацию гена *Lr47* мы проводили с использованием ПЦР-маркера S-гена *T. speltoides* (Helguera et al., 2000) и не выявили случаев ложноположительных результатов. Маркер показал себя как высокоспецифичный при анализе мягкой пшеницы и образцов других видов.

Для идентификации гена *Lr50* были использованы SSR-маркеры Xgwm382 Xgwm382 (Brown-Guedira, Singh, <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr50/index.htm>; Brown-Guedira et al., 2003). Результаты с маркером Xgwm382 в наших исследованиях имели большую воспроизводимость и лучшую визуализацию на электрофореграмме по сравнению с маркером Xgdm87.

Маркер S13 гена *Lr66* не имеет широкого распространения для скрининга пшеницы. Он подобран при изучении интрогрессивных линий пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине и несущих генетический материал *Ae. speltoides* (Marais et al., 2010). Для нас он представлял ценность при изучении селекционного материала ЧНИИСХ, также созданного с участием *Ae. speltoides*. Мы провели тестирование этого маркера на наборе изогенных Tc*Lr*-линий и выявили, что этот маркер выявляется у линии Tc*Lr35*. Отсутствие у нас положительного контроля с геном *Lr66* лимитировало проведение анализа нуклеотидной последовательности у данной линии и положительного контроля. Анализ материала ЧНИИСХ, в котором широко представлен ген *LrSp*, также показал наличие этого маркера, в связи с чем он может быть использован для МАС при выявлении образцов с геном *LrSp*.

Идентификация генов устойчивости взрослых растений (*Lr12*, *Lr13*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr37*, *Lr46*, *Lr48*, *Lr67*) является наиболее трудоемкой и сложной. Традиционная оценка в полевых условиях позволяет охарактеризовать уровень устойчивости сортов. Проведение фитопатологического теста и гибридологического анализа в полевых условиях с использованием тест-клонов гриба сопряжено с методическими трудностями из-за дополнительной миграции инокулюма гриба с соседних территорий. Для исключения этого фактора могут

быть использованы камеры искусственного климата или теплицы, однако это требует дополнительных затрат и времени. В связи с этим молекулярные маркеры приобрели особую значимость для идентификации генов этой группы. В литературе содержится обширная информация о наличии маркеров к возрастным генам, однако большинство недостаточно информативны для использования в МАС. В настоящее время для широкого скрининга пшеницы более эффективными являются маркеры возрастных генов *Lr34*, *Lr35* и *Lr37*. Результаты с использованием других маркеров возрастных генов (*Lr12*, *Lr13*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr46*, *Lr48*, *Lr49*) согласно нашему опыту работы могут рассматриваться как предварительные.

Ген *Lr21* не нашел применения в мировой селекции несмотря на то, что является одним из первых, интродуцированных в мягкую пшеницу от *Ae. tauschii*. Для идентификации гена *Lr21* предложено 2 ПЦР-маркера: D14 и Lr21F/R (Talbert et al., 1994; Fritz <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm>). Мы использовали маркер Lr21F/R и не выявили его в коммерческих сортах пшеницы. При этом он идентифицирован в материале амфидиплоидов, созданном с участием *Ae. tauschii*.

Ген *Lr34* относится к группе генов, обеспечивающих устойчивость как качественного, так и количественного проявления (т.е. частичную устойчивость или, иначе, устойчивость по типу медленного развития – *slow rusting*). В литературе представлены SSR, STS и CAPS маркеры гена *Lr34*. STS-маркер csLV34 (Lagudah et al., 2006) – наиболее используемый для идентификации данного гена во всем мире. В наших исследованиях при его применении выявлена высокая корреляция результатов молекулярного скрининга с анализом родословных. Другие ПЦР-маркеры L34DINT9F/L34plus и L34DINT9F/L34minus (Lagudah et al., 2009) также показали высокую информативность для идентификации гена *Lr34*. При этом SSR-маркеры Xgwm295 (Suenaga et al., 2003), Xgwm130 и Xbarc35, barc352-R (Schnurbusch et al., 2004) были абсолютно неинформативными и в большинстве случаев давали ложноположительные результаты.

В мировой литературе описано несколько маркеров гена *Lr35*: SCAR-маркер Sr39 F2/R3 (Gold et al., 1999), STS-маркер BCD260F1/35R2 (Seyfarth et al., 1999), STS-маркеры Sr39#22r, Sr39#50s, BE500705 (Mago et al., 2009). Маркеры Sr39#22r и Sr39#50s при их верификации в наших исследованиях амплифицировались у *Ae. speltoides*, *T. timopheevii*, *Ae. tauschii*, тритикале и образцов мягкой пшеницы, содержащих генетический материал этих видов, например, у сорта Памяти Майстренко, полученного с участием синтетического гексаплоида *T. timopheevii* × *Ae. tauschii* (Лайкова и др., 2013), линии KS90WRC010 с геном *Lr41* от *Ae. tauschii* интрогрессивных линий И.Г. Одинцовой, созданных с использованием *Ae. speltoides*. Маркер BE500705 (отсутствия гена) также был недостаточно специфичным. Он не обнаружен у образцов *Ae. tauschii* и *T. boeoticum*. Полученные нами результаты согласуются с литературными сведениями для маркеров Sr39#50 и BE500705, при использовании которых наблюдались отдельные случаи ложной идентификации (Mago et al., 2009; Niu et al., 2011; Mago, Dundas, <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Sr39/index.htm>). Для маркера Sr39#50s это объясняется недостаточно тесным его сцеплением с локусом *Lr35/Sr39* (частота рекомбинации 10%). Однако ложноположительные результаты получены нами и для маркера Sr39#22r, характеризуемого в литературе как более специфичный при идентификации генов *Sr39/Lr35* (Mago et al., 2009; Niu et al., 2011).

В литературе описано несколько маркеров для идентификации гена *Lr37*, при этом только для двух информация является не конфиденциальной: CAPS-маркер URIC-LN2 и STS-маркер Ventriup/LN2 (Helguera et al., 2003). В наших исследованиях STS-маркер Ventriup/LN2 был высокоинформативным для идентификации гена *Lr37*. Результаты ПЦР с данными праймерами были стабильно воспроизводимыми, но при этом требовалась оптимизация условий ПЦР при использовании полимеразы разных производителей.

Для идентификации гена *Lr46* предложено несколько маркеров. При тестировании маркеров XSTS1BL2, XSTS1BL9, XSTS1BL17 и BARC80 нам не удалось получить продукт амплификации у положительного контроля, при этом

маркерный компонент, указывающий на наличие гена *Lr46*, был определен у ряда других *Lr*-линий.

При работе с маркерами WMC43 (Thomas et al., 2010; <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr32/index.htm>) и GWM296 (Hiebert et al., 2007) гена *Lr32* для определения размера продуктов амплификации требуется использование секвенатора, что существенно снижает возможность их использования для широкого скрининга пшеницы. В наших исследованиях они были использованы ограниченно при анализе материала амфидиплоидов.

Гены устойчивости, эффективность которых была преодолена патогеном из-за массового распространения сортов – их носителей, в настоящее время нашли широкое применение в селекционных программах. Как было показано выше, их сочетание в генотипе значительно повышает уровень его полевой устойчивости. Как и в случае с генами возрастной устойчивости, идентификация генов данной группы с использованием фитопатологического теста сопряжена с методическими трудностями из-за отсутствия нужных изолятов гриба. В связи с этим молекулярные маркеры представляют особую значимость для идентификации этих генов. Несмотря на то что в литературе имеется обширная информация по данному вопросу, наиболее широко используемыми и приемлимыми для скрининга пшеницы являются маркеры генов *Lr1*, *Lr3a*, *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*.

Для идентификации гена *Lr1* предложено несколько маркеров: STS-маркер (Feuillet et al., 1995), SNP-маркер (Tyrka et al., 2004) и CAPS-маркер WR003 (Qiu et al., 2007). STS-маркер в наших исследованиях, как и других авторов (Tyrka et al., 2004; Урабанович и др., 2006) характеризовался как неэффективный. М. Турка с соавторами (2003) выявили точечную мутацию в нуклеотидной последовательности, тесно связанную с геном *Lr1*, и на основе STS-маркера разработали SNP-маркер. В результате секвенирования продуктов амплификации с праймером *Lr1_98F* выявляются четыре генотипа (Т, С+Т, С и “0”). Авторами было показано, что встречаемость аллеля Т тесно связана с наличием гена *Lr1*. Использование данного маркера требует проведения этапа секвенирования, что значительно удорожает процесс идентификации. В связи с этим, мы использовали

данный маркер для идентификации гена *Lr1* у ограниченного набора сортов пшеницы. Наиболее информативным и приемлимым для широкого скрининга пшеницы является маркер WR003, который в наших исследованиях и других авторов характеризуется как высокоспецифичный. При этом его проявление очень зависимо от используемой полимеразы, в связи с чем перед каждым его использованием требуется существенная оптимизация условий ПЦР.

Маркер гена Xmwg798 (Herrera-Foessel et al., 2007) гена *Lr3a* не получил широкого распространения в скрининге пшеницы. При его тестировании нами на изогенных *Lr*-линиях он выявляется у линий со всеми аллелями *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*.

Широкое распространение для скрининга пшеницы имеют маркеры гена *Lr10*: *Lrk10-6*, *Lrk10-D* и *F1.2245/Lr10-6/r2* (Schachermayr et al., 1997). При этом в наших исследованиях наиболее информативным был маркер *F1.2245/Lr10-6/r2*. Для отдельных образцов отмечено отсутствие корреляции результатов при использовании трех маркеров одновременно.

Для идентификации гена *Lr20* предложен STS-маркер STS638 (Neu et al., 2002). Его эффективность мы оценили при скрининге линий Тэтчер, селекционных линий и сортов мягкой пшеницы. Фрагмент амплификации маркера был отмечен у линии *TcLr20* и сортов с этим геном, что указывала на его высокую специфичность. Однако использование данного маркера чаще всего требует существенной оптимизации условий ПЦР.

Ген *Lr26* имеет наибольшую значимость при идентификации малоэффективных генов устойчивости к бурой ржавчине, поскольку дополнительно 1BL.1RS транслокация несёт гены, повышающие урожайность и качество зерна, а также засухоустойчивость, обеспечиваемую за счёт увеличения массы корней (Kim et al., 2004). Для идентификации данной транслокации предложены ПЦР-маркеры *iag 95* и *P6M12-P* (Mago et al., 2002; 2005) и универсальный ПЦР-маркер *scm9*, позволяющий выявлять две ржаные транслокации 1BL.1RS и 1AL.1RS (Weng et al., 2007). В наших исследованиях

наиболее информативными были маркеры iag 95 и scm9. Маркер Р6М12-Р в наших исследованиях характеризовался как невоспроизводимый.

В маркер-вспомогательной селекции (marker-assisted selection – MAS) наибольшее распространение получили маркеры, выявляемые методом полимеразной цепной реакции (ПЦР), привлекательные качества которых – быстрота и относительная дешевизна их идентификации. Современная селекция предусматривает обязательное включение молекулярного скрининга для идентификации генов. Однако только комплексное использование фитопатологических и молекулярных подходов позволяет с высокой достоверностью охарактеризовать генетическую детерминацию устойчивости у изучаемого материала.

ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ ВЫРАЩИВАЕМЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *PUSCINIA TRITICINA* ПО ВИРУЛЕНТНОСТИ

Для сохранения и увеличения сроков "жизни" устойчивых сортов необходимо знать, как быстро меняется вирулентность патогена. Изучение частот вирулентности к известным *Lr* генам позволяет выявить эффективные гены и определить сходство образцов популяций из разных регионов или в разных точках одного региона. В связи с этим наряду с изучением структуры популяций по фенотипическому составу актуально изучение динамики частот вирулентности патогена.

В данной главе проанализирована многолетняя динамика (2001-2017 гг.) вирулентности возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Центрально-Европейских регионах, Поволжье, на Северном Кавказе, в Западной Сибири и на Урале. С использованием индекса Нея (N), характеризующего расстояния между популяциями по частотам вирулентности, оценена генетическая дифференциация изученных образцов *P. triticina*.

7.1 ДИНАМИКА ВИРУЛЕНТНОСТИ *PUSCINIA TRITICINA* В ЦЕНТРАЛЬНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Большинство сортов, возделываемых в Северо-Западном, Центральном и Центрально-Черноземом регионах РФ, характеризуется разной степенью восприимчивости к бурой ржавчине (Приложение Б, табл. Б.1, Б.2). Наряду с ними в центрально-европейских областях выращиваются озимые сорта с геном *Lr9* (Немчиновская 17 и Немчиновская 24) и яровые с геном *Lr19* (Л503 и др.).

Динамика вирулентности патогена в Северо-Западном, Центральном и Центрально-Черноземном регионах в 2001-2017 гг. представлена в таблицах 46 и 47. Высокой эффективностью во всех центрально-европейских регионах

Таблица 46. Частоты вирулентности *Puccinia triticina* в центрально-европейских регионах РФ в 2001-2009 гг. (%)

Линия с геном <i>Lr</i> -	2001			2002			2003			2004	2005		2006		2007			2008			2009			Ср.			
	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	ЦЧР	СЗ	ЦЧР	СЗ	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР				
9, 29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
41,42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	16	8	0	0	0	0	0	0	0	9	4	13	3	15	0			3,0	
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	2	7	4	12	0	0	0			1,4	
28	0	0	0	0	0	0	0	14	0	8	2	15	0	0	1	0	0	14	18	8	0	0	0			3,5	
25	0	0	0	0	0	0	0	6	0	42	29	45	32	0	13	1	7	6	6	3	21	15	7			10,1	
1	74	58	47	16	81	39	32	92	78	58	39	95	36	50	85	52	96	81	79	74	41	67	100		63,9		
2a	74	27	23	14	81	43	24	80	78	50	22	90	41	50	71	96	96	78	59	71	24	41	61		56,3		
2b	100	100	80	95	100	100	96	100	100	100	41	100	57	50	89	97	100	85	73	83	47	44	82		83,4		
15	100	100	40	98	61	48	60	92	100	92	47	65	71	50	76	80	84	95	88	93	50	78	86		76,3		
20	48	46	40	73	100	85	52	88	94	100	49	100	91	100	89	99	87	83	79	82	59	100	100		80,2		
23	68	0	80	64	74	74	88	88	94	42	37	-	18	50	65	84	58	94	76	89	61	100	86		64,8		
26	3	0	47	18	94	39	84	24	78	58	39	95	38	50	55	100	96	59	64	74	30	70	7		53,1		
2c	100	100	100	96	100	100	96	100	100	100	63	100	57	100	98	100	100	100	85	99	97	93	100		95,0		
44	100	100	13	95	90	61	72	96	89	100	21	85	95	100	96	94	91	87	96	88	75	74	18		79,8		
3a	100	100	100	100	100	85	100	100	100	92	80	85	59	100	100	100	100	100	100	97	65	100	100		94,0		
3bg	100	100	100	100	100	85	100	100	100	100	82	95	64	100	100	97	96	99	100	97	65	100	100		94,8		
3ka	100	100	100	100	48	85	100	100	100	100	69	95	80	100	100	96	93	100	100	94	62	100	100		92,3		
10	90	100	100	100	100	100	92	100	100	100	94	95	100	100	100	100	100	100	100	100	97	100	100		98,6		
11	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	94	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	99,7		
14a	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	99	100	100	100	100	100	100	100	100	100,0		
14b	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	88	98	100	100	100	97	96	100		99,1		
16	100	100	100	100	100	100	88	100	72	100	92	90	100	100	94	97	95	100	100	99	100	100	100	100	96,8		

Продолжение таблицы 46.

Линия с геном <i>Lr</i> -	2001			2002			2003			2004	2005		2006		2007			2008			2009			Ср.	
	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	ЦЧР	СЗ	ЦЧР	СЗ	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР		
<i>17</i>	100	100	100	100	100	100	84	100	100	100	76	100	91	100	100	100	100	100	100	100	100	65	100	100	96,3
<i>18</i>	100	100	100	100	100	100	92	100	89	92	96	100	100	100	96	97	100	99	100	97	97	100	100	98,0	
<i>21</i>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	98	100	100	50	100	99	100	99	100	100	100	100	100	100	97,7
<i>30</i>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	99	97	100	71	100	100	98,6	
<i>Lr52(W)</i>	100	100	100	100	100	100	64	-	78	75	-	90	93	50	92	91	89	91	84	84	78	78	93	79,6	
n	31	24	15	56	31	61	25	25	18	12	49	20	56	2	139	69	55	69	33	72	33	27	28	Σ950	

Таблица 47. Частоты вирулентности *Puccinia triticina* в центрально-европейских регионах РФ в 2010-2017 гг. (%)

Линия с геном <i>Lr</i> -	2010		2011	2012		2013			2014		2015		2016		2017	Ср.
	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	ЦЧР	СЗ	Ц	ЦЧР	СЗ	ЦЧР	СЗ	Ц	СЗ	ЦЧР	Ц	
28,29,41,42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45,47	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51,53,57	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0,1
24	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0,7
19	0	0	37	0	6	0	18	4	0	47	0	0	0	8	0	8,0
1	100	100	81	88	80	72	95	96	100	100	100	100	100	100	100	94,1
2a	0	0	12	0	14	8	9	66	21	94	6	4	46	50	100	28,7
2b	0	0	62	0	14	19	9	98	38	94	29	57	100	50	100	44,7
2c	53	0	100	0	29	28	9	98	68	100	29	57	100	50	100	54,7
15	100	100	81	82	74	63	100	64	47	97	6	57	63	100	100	75,6
20	47	0	44	100	94	85	95	84	63	81	100	100	100	100	50	76,2
26	100	100	94	88	86	48	56	45	78	44	47	9	92	25	100	67,5
44	82	83	100	59	71	53	91	100	63	100	63	91	83	100	100	82,6
3a	100	100	100	94	100	86	91	98	97	100	100	100	100	100	100	97,7
3bg	100	100	100	94	100	88	100	98	99	100	100	100	100	100	100	98,6
3ka	100	100	100	94	100	88	100	100	100	100	100	100	100	100	100	98,8
10,11,14a,17, 52(W)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100,0
14b	100	100	100	100	100	100	68	100	100	100	100	100	100	100	100	97,9
16	100	100	100	100	94	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	99,6
18	100	100	100	100	97	100	23	92	100	100	100	100	100	100	100	94,1
30	100	100	100	94	100	100	100	98	100	100	100	100	100	100	100	99,5
48, 49	-	-	-	-	-	100	100	100	67	100	100	100	100	100	100	96,7
64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	83	58	100	81
67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100	100	100
n	17	6	16	17	35	153	22	134	79	36	24	23	24	12	8	∑606

характеризовались гены *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57*. Вирулентность к *TcLr9* отсутствовала в популяциях до 2010 г. и впервые обнаружена в 2013 г.

Вирулентность к *TcLr19* была определена в образцах популяций патогена из ЦЧР и не выявлена в других регионах. Чаще всего вирулентные изоляты выделяли с сортов, имеющих с ген *Lr19*. Частоты вирулентности к *TcLr24* были стабильно низкими в течение всего периода изучения. Вирулентность к *TcLr28* отмечена в период до 2010 г. и не выявлена в 2011-2017 гг.

Отмечено существенное варьирование в частотах вирулентности к линиям Thatcher с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr26* (от 0 до 100%) (табл. 28, 29). При этом средние значения частот вирулентности к *Lr2b*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr26* в периоды 2001-2009 гг. и 2010-2017 гг. были близкими по значениям. В 2010 гг. отмечено возрастание частот вирулентности к *TcLr1* (94,1%) по сравнению с предыдущим десятилетием (63,9%) и снижение к *TcLr2a* (28,7% и 56,3% соответственно). Это может быть обусловлено широким использованием в источниках инфекционного материала сортов Московская 39, Московская 35 и других с геном *Lr1*. Для всех других *TcLr*-линий частоты вирулентности были стабильно высокими во все годы исследований.

7.2 ДИНАМИКА ВИРУЛЕНТНОСТИ *PUSCINIA TRITICINA* В ПОВОЛЖЬЕ

Сортимент яровой пшеницы, выращиваемой в Поволжье, существенно варьирует по устойчивости от высокоустойчивых до сильно восприимчивых. Сорта яровой мягкой пшеницы с генами *Lr6Agⁱ1* и *Lr6Agⁱ2* от *Ag. intermedium* сохраняют устойчивость до настоящего времени, а изоляты бурой ржавчины на них не выявлены (Крупнов и др., 2010; Зубов, 2011; Сюков, 2017) (Приложение Б, табл. Б.2). Поражение сортов с геном *Lr19* существенно варьирует, но развитие болезни на них, как правило, ниже, чем на

универсально восприимчивых сортах. Широкое распространение у восприимчивых сортов яровой пшеницы, выращиваемых в Поволжье, имеют малоэффективные гены *Lr10* и *Lr26* (Приложение Б, табл. Б.1, Б.2).

Высокой эффективностью во всех регионах Поволжья характеризовались гены *Lr29*, *Lr 41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57* (табл. 48). Изоляты, вирулентные к линиям Thatcher с геном *Lr9*, в наших исследованиях впервые отмечены в 2013 г. в образце популяции из Самарской области. Изоляты, вирулентные к линиям Tc*Lr24* и Tc*Lr28*, единично встречались до 2010 г. и не выявлены в последующий период. Вирулентность к Tc*Lr19* стабильно отмечали при анализе вирулентности. Частота вирулентности к Tc*Lr19* была выше в 2001-2010 г, чем в последующий период (за исключением волго-вятской популяции 2013 г.).

Отмечено существенное варьирование частот вирулентности на линиях с генами *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr20*, *Lr26* и *Lr44*. К другим используемым в анализе Tc*Lr*-линиям они были стабильно высокими во все годы исследований (80-100%).

Полученные сведения по вирулентности волжских популяций согласуются с результатами других исследователей (Дружин, 2010; Зубов, 2011; Маркелова, 2007, 2011; Жемчужина и др., 2012).

7.3 ДИНАМИКА ВИРУЛЕНТНОСТИ *PUSCINIA TRITICINA* В СЕВЕРОКАВКАЗСКОМ РЕГИОНЕ

До 2005 г. большинство сортов пшеницы, выращиваемых в Северокавказском регионе, характеризовалось разной степенью восприимчивости к возбудителю бурой ржавчины. Этому способствовали огромные площади, занятые моносортом, и интенсивный уровень выращивания пшеницы. Многие современные сорта озимой пшеницы, включенные в Государственный реестр селекции, характеризуются разным уровнем полевой устойчивости (Приложение Б, табл. Б1).

Таблица 48. Частоты вирулентности *Puccinia triticina* в Поволжье в 2001-2017 гг. (%)

Линия с геном <i>Lr</i>	2001		2002			2003		2004			2007		2008		2009		Ср.
	ВВ	СВ	ВВ	СВ	НВ	ВВ	СВ	ВВ	СВ	НВ	ВВ	НВ	ВВ	СВ	ВВ	СВ	
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41,42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0		0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	45	4	0	3,2
28	0	0	0	0	0	0	0	18	8	0	0	0	8	7	0	0	2,6
25	0	0	0	0	3	0	0	13	24	0	0	0	3	0	5	0	3,0
50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	0	0	0	0	0	42	25	13	36	50	0	0	23	38	8	2	14,8
1	86	44	100	89	100	92	100	100	84	100	100	100	67	53	55	100	85,6
2a	86	44	100	89	100	92	75	100	84	100	100	100	53	57	22	97	81,2
2b	100	100	100	100	100	92	100	88	88	100	100	100	70	91	100	98	95,4
2c	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	92	100	100	99	99,4
15	100	100	100	100	100	100	100	88	76	100	100	100	90	95	50	97	93,5
16	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	90	100	100	100	100	99,4
20	79	89	100	100	100	100	100	100	96	100	100	100	79	78	98	78	93,6
23	93	100	100	100	100	100	25	38	68	100	0	65	80	96	77	77	76,2
26	36	11	100	0	100	50	100	13	36	0	0	80	28	15	5	46	38,8
44	100	100	100	78	94	100	100	63	48	100	100	80	83	85	22	55	81,8
3a	100	0	100	100	100	100	100	88	96	100	100	100	96	100	100	100	92,5
3bg	100	0	100	100	100	100	100	88	92	100	100	100	96	100	100	100	92,3
3ka	100	0	100	100	100	100	100	100	92	100	100	100	98	99	100	100	93,1
10	100	0	100	100	25	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	89,1
11	100	100	100	100	100	100	100	88	100	100	100	100	100	100	100	100	99,3
14a	100	100	100	100	100	100	100	100	00	100	100	100	99	100	100	100	99,9
14b	100	100	100	100	100	100	100	100	00	100	100	100	99	100	100	100	99,9
17	100	100	100	100	100	100	100	100	96	100	100	100	100	100	100	100	99,8
18	100	100	100	100	97	100	100	100	96	100	100	100	100	99	100	100	99,5
21	100	100	100	100	100	100	100	100	00	100	100	100	100	99	100	100	99,9
30	100	0	100	100	100	100	100	100	84	100	100	100	99	99	100	100	92,6
48,49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
52(W)	100	100	100	100	100	92	100	100	56	100	100	90	83	-	71	79	91,4
64,67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
n	14	9	6	27	32	12	4	8	25	2	2	21	165	74	110	99	Σ610

Продолжение таблицы 48.

Линия с геном <i>Lr</i>	2010	2011		2012	2013		2015	2016		2017	Ср.
	ВВ	ВВ	НВ	ВВ	ВВ	НВ	СВ	ВВ	СВ	НВ	
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41,42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45,47	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0
51,53,57	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0,4
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50	-	-	-	-	-	-	-	0	0	7	0,7
19	0	33	0	11	67	7	3	0	2	0	12,3
1	100	65	60	71	100	100	100	100	80	100	87,6
2a	0	61	60	39	97	70	70	100	13	100	61
2b	0	93	100	39	97	77	82	100	13	100	70,1
2c	33	100	100	68	100	90	100	100	13	100	80,4
15	100	70	60	71	100	93	58	100	13	100	76,5
16	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	90
20	100	58	60	79	33	52	100	82	100	100	76,4
23	67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,7
26	0	32	100	54	33	39	21	0	0	100	37,9
44	83	79	50	71	100	51	100	100	100	50	78,4
3a	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
3bg	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
3ka	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
10	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
11	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
14a	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
14b	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
17	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
18	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
21	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
30	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
48,49	-	-	-	-	100	100	100	100	100	100	100
52(W)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
64,67		-	-	-	-	-	-	100	100	100	100
n	6	57	20	28	30	71	33	87	46	14	∑392

Продолжение таблицы 49.

Линия с геном <i>Lr</i>	2001		2002		2003	2004			2005			2007		2008		2009	Ср. СК	Ср. Д	2010	2011			2013	2014		2016		2017		Ср. СК	Ср. Д	
	СК	Д	СК	Д	СК	СК	СК	Д	СК	Д	СК	Д	СК	СК	Д	СК	СК	Д	СК	СК	Д	СК	СК	Д	СК	Д	СК	Д	СК	Д		
18	100	100	100	100	100	98	97	83	100	100	94	100	100	98,8	96,6	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
10,14a	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
21	100	100	100	100	100	97	100	100	100	100	100	100	100	99,7	100	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
30	100	90	84	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	98,2	98,0	100	100		100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
48, 49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
52(W)	94	100	100	100	100	63	81	100	80	100	62	100	62	80,2	100	80	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	96,7	100	
64, 67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100	100	100	100		
n	31	22	32	21	30	60	32	6	45	17	81	32	37	Σ348	Σ98	36	15	30	47	20	14	55	43	5	6	Σ178	Σ93					

У этих сортов не выявлены *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* и другие эффективные в России гены, при этом определена широкая представленность малоэффективных генов *Lr1*, *Lr3a*, *Lr10*, *Lr26* и *Lr34*, встречающихся по отдельности и в разных сочетаниях (Приложение Б, табл.Б.1).

Как и в анализе фенотипического состава популяций северокавказские образцы популяций из Дагестана (Д) и других районов (СК) анализировали отдельно. Высокой эффективностью в популяциях СК и Д характеризовались гены *Lr9*, *Lr 41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57*. Изоляты, вирулентные к линиям Thatcher с генами *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, встречались в популяции СК до 2010 г. и отсутствовали в последующий период (табл. 49).

Существенное варьирование в частотах вирулентности отмечено на линиях с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23* и *Lr26*. При этом средние значения частот вирулентности в 2001-2010 гг. и 2011-2017 гг. были на близком уровне, за исключением вирулентности к линии *TcLr1* (увеличение частот вирулентности в обеих северокавказских популяциях) и к линии *TcLr2a* (увеличение в субпопуляции СК).

Существенное варьирование по частотам вирулентности отмечено на линиях *TcLr26* и *TcLr20*. Частоты вирулентности к другим изученным *TcLr*-линиям были стабильно высокими в обеих популяциях.

По сравнению с другими региональными популяциями *P. triticina* северокавказские (СК и Д) характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности.

7.3.1 МНОГОЛЕТНИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДАГЕСТАНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Исследования дагестанской популяции *P. triticina* имеют долгую историю (Михайлова 1973; Дмитриев, 1975; Дмитриев et al., 1976; Берлянд-Кожевников и др., 1978; Михайлова и др., 1997). До 1971 г. ее состав 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 (Тырышкин, Михайлова, 1989), а с 2000 г. – международный набор линий-дифференциаторов (TcLr-линии, Long, Kolmer, 1989). Общими для всех лет исследований при анализе дагестанской популяции были сорта или линии с генами устойчивости *Lr1*, *Lr2a*, *Lr3a*, *TcLr10*, *TcLr14*, *TcLr16*, *TcLr17*, *TcLr18* и *Lr26*, что позволяет оценить динамику вирулентности дагестанской популяции патогена в ретроспективе.

В период исследований дагестанской популяции в 1970–1995 гг. она характеризовалась высокой стабильностью фенотипического состава. Лишь дважды (в 1975 и 1991 гг.) фенотипический состав отличался от традиционно определяемого в данной популяции.

Анализ, проведенный нами в 2001–2017 гг., показал, что как и в предыдущий период, высокую частоту в дагестанской популяции имели изоляты, вирулентные к линиям *TcLr3a*, *TcLr10*, *TcLr14a*, *TcLr16*, *TcLr18* (от 70 до 100%). Вирулентность к *TcLr17* варьировала от 32 до 100% в 1970–1982 гг. и составляла 100% в 1983–2017 гг.

Во все годы исследований изменения дагестанской популяции преимущественно затрагивали частоту встречаемости клонов, вирулентных к линиям *TcLr1*, *TcLr2a* и *TcLr26* (рис. 27). 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 и оставалась относительно

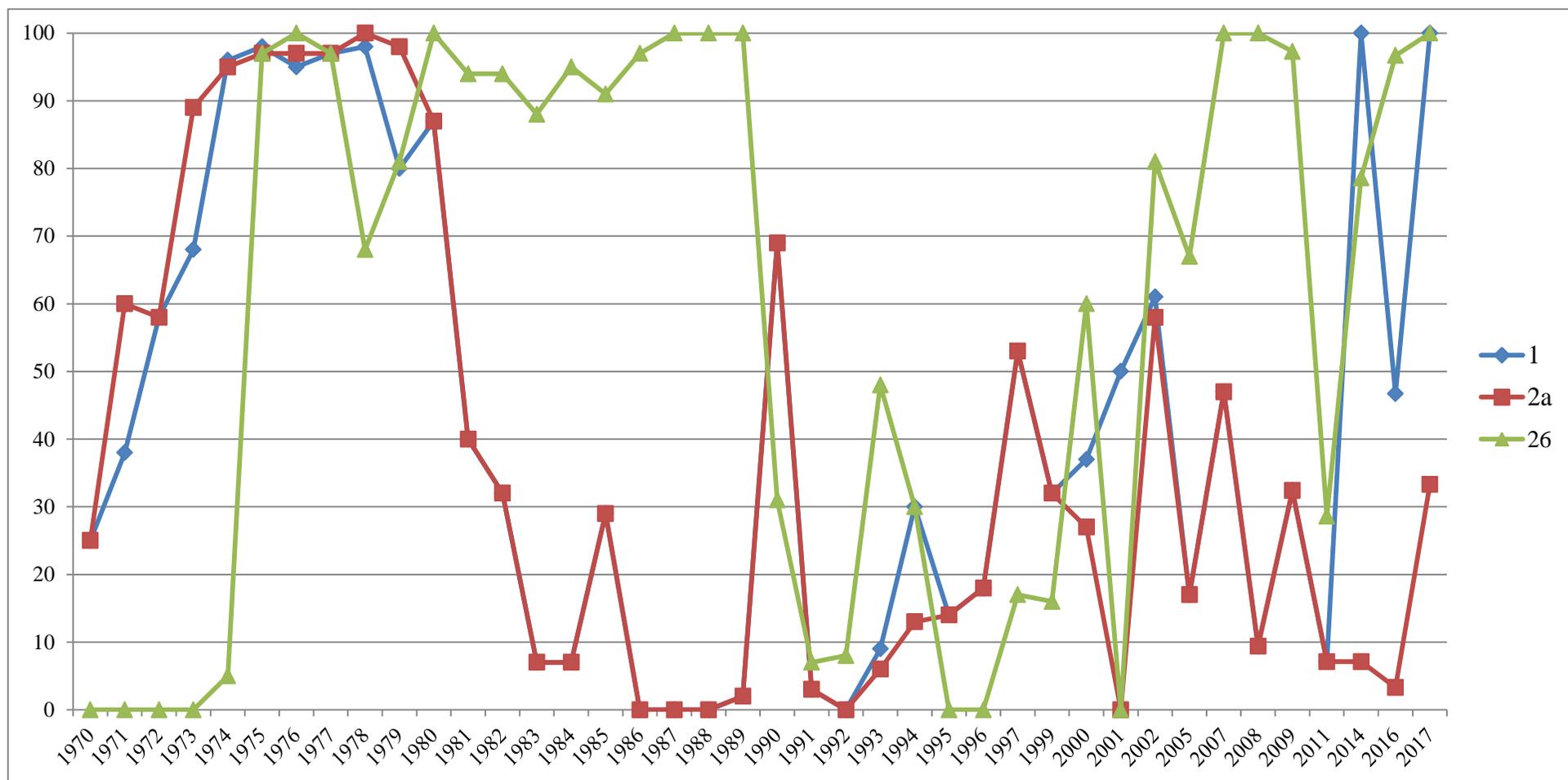


Рисунок 27 – Частота клонов, вирулентных к линиям TcLr1, TcLr2a и TcLr26, в дагестанской популяции *Puccinia triticina* в 1970–2017 гг.

стабильной до 2011 г. С 2011 г. наблюдается резкое изменение популяции и отсутствие ассоциации аллелей *p1p2a* или *P1P2a*. Ранее в анализе все изоляты, авирулентные (вирулентные) к *TcLr1*, были также авирулентны (вирулентны) к *TcLr2a*.

Таким образом, динамика дагестанской популяции по вирулентности к *Lr1* и *Lr2a* была сходна с другими российскими.

Вирулентность к гену *Lr26* нарастала скачкообразно с 2001 г. по 2010 г. и спонтанно варьировала в последующий период.

Ретроспективный анализ вирулентности дербентской популяции, паразитирующей на мягкой пшенице, показал, что основная ее изменчивость была связана с варьированием частот вирулентности к линиям с малоэффективными генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr15*, *Lr20* и *Lr26*.

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. Это может быть обусловлено отсутствием генного потока между популяциями *P. triticina* в данных регионах, а также высоким генетическим разнообразием изучаемых на ДОС ВИР образцов пшеницы, лимитирующих направленный отбор.

7.4 ДИНАМИКА ВИРУЛЕНТНОСТИ *PUSCINIA TRITICINA* В УРАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

Большинство сортов яровой пшеницы, выращиваемых в Уральском регионе до 2005 гг., характеризовалось восприимчивостью к возбудителю бурой ржавчины, и у них выявлено широкое распространение малоэффективных генов *Lr10*, *Lr26* и *Lr1* (Приложение Б, табл. Б.1). Сорта яровой пшеницы с геном *Lr9* начали возделывать в регионе в начале 2000-х гг., их число в последующий период существенно выросло. Наряду с этими сортами с 2012 г. в регионе стали возделывать высокоустойчивый к бурой ржавчине сорт пшеницы Челябинска 75 с геном *LrSp*. Этот сорт сохраняет иммунитет к бурой

ржавчине в условиях Урала по настоящее время. Также в регионе выращиваются устойчивые сорта с генами *Lr19* и *Lr6Agⁱ2*.

Установлено, что высокой эффективностью в Уральском регионе во все годы исследований характеризовались гены *Lr29*, *Lr 41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57* (табл. 50). Изоляты, вирулентные к линиям *TcLr24* и *TcLr28*, встречались до 2010 г. и не выявлены в последующий период.

Ген *Lr9* сохранял свою эффективность до 2010 гг. В наших исследованиях вирулентность к *Lr9* в образцах уральских популяций выявлена в 2014 г. Другими исследователями она отмечена значительно раньше (Мешкова и др., 2008). Это связано с тем, что инфекционные образцы с Урала в нашем анализе в 2012-2013 гг. отсутствовали.

Вирулентность к *Lr19* отмечалась на протяжении всего периода изучения. Частоты вирулентности были выше до 2010 г. (11,2%), чем в последующий (0,8%).

Существенное варьирование в частотах вирулентности выявлено на линиях с генами *Lr23*, *Lr26* и *Lr44*. Средние значения частот вирулентности для линии *TcLr44* в 2001-2010 гг. и 2011-2017 гг. оставались на равном уровне (76,2%), а для линии *TcLr26* снизились (45,8% и 23,6%). Частоты вирулентности к *TcLr2a* и *TcLr15* были высокими в большинстве лет исследований за исключением 2017 года.

Частоты вирулентности ко всем другим *TcLr*-линиям были стабильно высокими (80-100%) во все годы исследований.

7.5 ДИНАМИКА ВИРУЛЕНТНОСТИ *PUSCINIA TRITICINA* В ЗАПАДНО-СИБИРСКОМ РЕГИОНЕ

Сортимент яровой пшеницы, возделываемой в Западной Сибири до 2000 г., характеризовался высокой степенью восприимчивости к бурой ржавчине. Первый высокоустойчивый сорт Терция с геном *Lr9* начали выращивать в середине 1990-х годов. В последующий период наблюдается постепенное

Таблица 50. Частоты вирулентности *Puccinia triticina* в Уральском регионе в 2001-2017 гг. (%)

Линия с геном <i>Lr</i>	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Ср.	2011	2014	2015	2016	2017	Ср.
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41,42	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45,47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	0	0
51,53,57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	14	0	1,6	0	0	0	0	0	0
19	0	0	18	26	30	0	7	20	0	11,2	0	1	1	0	2	0,8
28	13	0	0	0	0	0	0	21	0	3,8	0	0	0	0	0	0
50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	0	0,5
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	48	83	39	51	44,2
25	0	0	0	5	10	50	1	15	0	9,0	-	-	-	-	-	-
23	100	84	71	63	100	0	51	69	70	67,6	-	-	-	-	-	-
26	6	74	69	47	80	0	64	42	30	45,8	20	15	10	28	45	23,6
44	100	79	77	37	80	100	86	86	41	76,2	67	80	80	80	74	76,2
2a	56	79	82	100	80	100	98	79	98	85,8	93	88	93	91	55	84
15	100	100	94	95	100	50	92	96	98	91,7	93	90	100	91	55	85,8
1	56	79	86	100	80	50	97	81	99	80,9	100	92	99	100	100	98,2
2b	100	95	88	89	100	100	95	88	98	94,8	93	98	93	100	64	89,6
2c	100	100	96	89	100	100	99	90	98	96,9	93	100	100	100	64	91,4
16	100	100	92	95	100	100	98	99	100	98,2	100	98	97	100	45	88
17	100	100	49	100	100	100	99	100	100	94,2	100	96	100	100	100	99,2
20	100	100	94	100	100	100	93	98	93	97,6	100	58	100	96	51	81
3a	100	100	94	100	60	100	99	91	100	93,8	100	100	100	100	100	100
3bg	100	100	90	100	100	100	100	91	100	97,9	100	100	100	100	100	100
3ka	100	100	90	100	100	100	99	100	100	98,8	100	100	100	100	100	100
10	100	100	100	89	100	100	100	100	100	98,8	100	100	100	100	100	100

Продолжение таблицы 50.

Линия с геном <i>Lr</i>	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Ср.	2011	2014	2015	2016	2017	Ср.
<i>11</i>	100	100	100	95	100	100	100	100	100	99,4	100	97	100	100	100	99,4
<i>14a</i>	100	100	100	100	100	100	98	100	100	99,8	100	100	100	100	100	100
<i>14b</i>	100	100	100	100	100	100	99	99	100	99,8	100	88	97	100	100	97,0
<i>18</i>	100	100	73	100	100	100	97	100	100	96,7	100	76	100	100	100	95,2
<i>21</i>	100	100	100	100	90	50	97	100	100	93,0	-	-	-	-	-	-
<i>30</i>	100	100	100	100	100	100	100	99	100	99,9	100	100	100	100	100	100
<i>48, 49</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100	100	100
<i>52(W)</i>	100	100	76	74	100	100	80	88	79	88,6	100	100	100	100	100	100
<i>64, 67</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100
n	16	19	49	19	10	2	92	89	84	∑380	15	77	169	155	55	∑471

возрастание в производстве сортов, гомогенных по *Lr9* (Приложение Б, табл. Б.2.). Также в регионе выращиваются устойчивые сорта с геном *Lr6Agⁱ2* и сочетанием генов *Lr19* и *Lr26*. У восприимчивых сортов выявлена широкая представленность генов *Lr1*, *Lr10* и *Lr26* (Приложение Б, табл. Б.2).

Высокой эффективностью в Западной Сибири во все годы исследований характеризовались гены *Lr29*, *Lr 41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57* (таблица 34). Изоляты, вирулентные к линиям Thatcher с генами *Lr24* и *Lr28*, встречались до 2010 г. Вирулентность к *TcLr19*, как и в Уральском регионе, была выше в 2001-2009 гг. (4,1%), чем в 2010-2017 гг. (1%).

Изоляты, вирулентные к *TcLr9*, в наших исследованиях впервые отмечены в 2010 г. и стабильно выявлялись в последующий период. Частота их была выше при доминировании в инфекционном материале сортов с этим геном.

На линии с геном *Lr26* выявлено существенное варьирование частот вирулентности. Как и в Уральском регионе, они были выше в 2009-2010 гг. (68,1%), чем в 2010-2017 гг. (40,9%) (табл. 34). Частоты вирулентности ко всем другим *TcLr*-линиям во все годы исследований были стабильно высокими (80-100%).

Основные изменения западносибирской популяции, как и уральской, были связаны с вирулентностью к линиям *TcLr9*, *TcLr19* и *TcLr26*. Полученные нами результаты анализа вирулентности для западносибирской субпопуляции согласуются с результатами других исследователей (Мешкова и др, 2008,2012; Коренюк, 2015; Сочалова, Лихенко, 2016; Сочалова, Пискарев, 2018).

Таблица 34. Частоты вирулентности *Puccinia triticina* в Западно-Сибирском регионе в 2001-2017 гг. (%)

Линия с геном <i>Lr</i>	2001	2002	2003	2004	2006	2007	2008	2009	Ср.	2010	2012	2013	2014	2015	2016	2017	Ср.
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41,42,50	-	-	-	-		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45,47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0
51,53,57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		0	0	0
28	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	4	0	9	1,6	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	10	0	0	14	9	4,1	3	0	0	2	2	0	0	1
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	27	9	72	25	15	15	26,9
25	12	0	0	8	33	11	0	0	8	-	-	-	-	-	-	-	-
26	47	100	75	23	100	72	81	47	68,1	41	100	0	23	27	26	69	40,9
23	100	80	87	64	100	46	47	88	76,5	50	-	-	-	-	-	-	7,1
1	100	73	87	95	100	96	100	91	92,8	100	100	100	95	100	100	100	99,3
2a	100	73	75	95	100	98	100	91	91,5	100	100	100	89	92	100	90	95,9
2b	100	100	100	95	100	98	100	97	98,8	100	100	100	94	100	100	90	97,7
2c	100	100	100	90	100	98	100	100	98,5	100	100	100	100	100	100	90	98,6
3a	100	100	100	97	100	98	100	100	99,4	100	100	100	100	98	100	100	99,7
3bg	100	100	100	100	100	98	100	100	99,8	100	100	100	100	98	100	100	99,7
3ka	100	100	100	100	100	96	100	100	99,5	100	100	100	99	98	100	100	99,6
10	100	100	100	95	100	96	100	100	98,9	100	100	100	100	100	100	100	100
11	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	98	100	100	100	99,7
14a	100	100	100	100	100	100	100	97	99,6	100	100	100	100	100	100	100	100,0
14b	100	100	100	100	100	96	100	97	99,1	100	100	100	97	99	100	100	99,4
15	100	100	87	92	83	80	100	97	92,4	100	100	100	92	96	100	90	96,9
16	100	100	87	95	100	96	100	100	97,3	100	100	100	99	99	100	75	96,1

Продолжение таблицы 34.

Линия с геном <i>Lr</i>	2001	2002	2003	2004	2006	2007	2008	2009	Ср.	2010	2012	2013	2014	2015	2016	2017	Ср.
<i>17</i>	100	100	100	95	100	98	100	100	99,1	100	100	100	93	100	100	100	99,0
<i>18</i>	100	100	87	92	100	96	100	100	96,9	100	100	100	86	94	100	100	97,1
<i>20</i>	100	100	100	97	100	87	100	100	98	86	100	100	45	95	100	92	88,3
<i>21</i>	100	100	100	100	100	98	100	100	99,8	100	-	-	-	-	-	-	14,3
<i>30</i>	100	100	100	95	100	93	100	100	98,5	100	100	100	99	100	100	100	99,9
<i>44</i>	100	93	87	69	100	50	100	63	82,8	83	100	100	100	100	100	100	100
<i>48,49</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100	100	100	100
<i>52(W)</i>	100	100	87	77	67	80	69	66	80,8	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>64,67</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	100
n	17	12	8	39	12	46	36	32	Σ202	36	11	150	132	262	66	68	Σ725

7.6 ДИНАМИКА ВИРУЛЕНТНОСТИ *PUSCINIA TRITICINA* В РОССИИ В 2001-2017 ГГ.

Анализ вирулентности возбудителя бурой ржавчины в регионах РФ показал высокую эффективность ювенильных *Lr*-генов: *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57*. Вирулентность к генам *Lr24* и *Lr28*, которую в большинстве изученных регионов отмечали до 2010 гг., не выявлена в последующий период. Это может быть связано с использованием «загрязненных» *Lr*-линий, которые в 2010 г. были протестированы с использованием ПЦР-маркеров и для дальнейших исследований отобран генетически чистый материал. Высокоэффективные гены могут служить потенциалом для селекции ржавчиноустойчивых сортов в России.

Существенное варьирование частот вирулентности отмечено на линиях с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr9*, *Lr19*, *Lr15*, *Lr20* и *Lr26*.

Динамика вирулентности к линии *TcLr9* в регионах РФ представлена на рисунке 28. Вирулентность к *Lr9* в основном отмечается в западно-азиатских регионах РФ, где широко выращиваются сорта, защищенные геном *Lr9*, и эффективность данного гена утрачена.

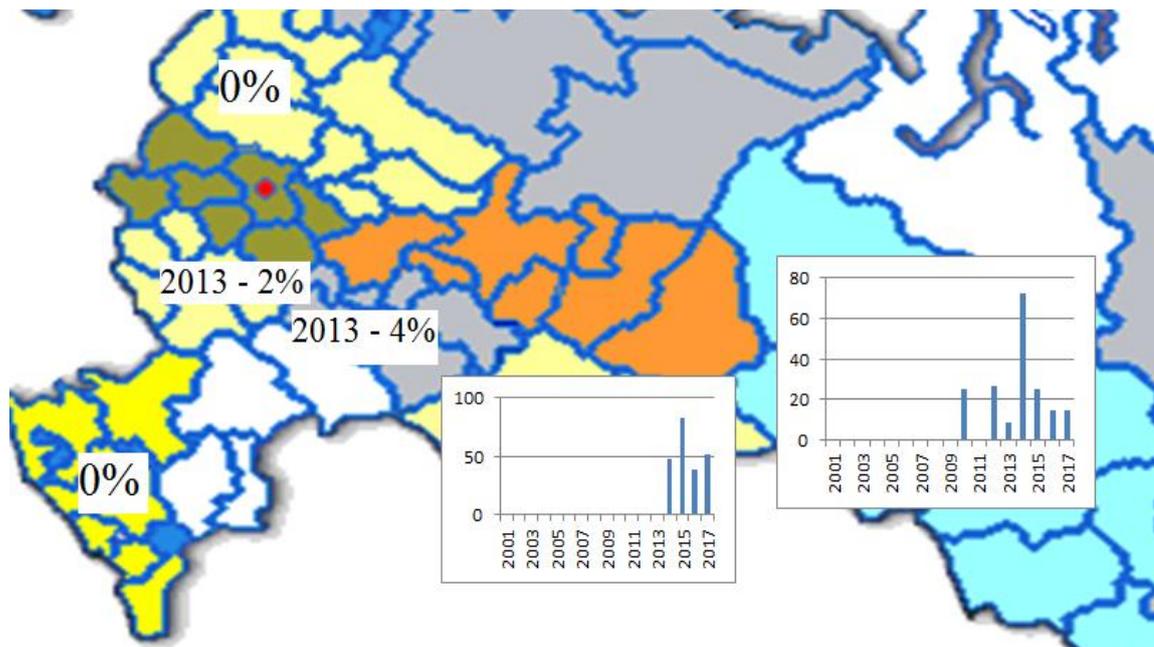


Рисунок 28 – Динамика вирулентности *Puccinia triticina* к *Lr9* в регионах РФ

Появление изолятов вирулентных *Lr9*, в европейских регионах указывает на расширение ареала вирулентности к этому гену. При этом ген сохраняет эффективность в Северокавказском и Северо-Западном регионах.

Изоляты, вирулентные к *Lr19*, отмечены во многих изученных регионах. Частота их была выше в Поволжье и существенно варьировала по годам в ЦЧР, на Урале и в Западной Сибири (рис.29). Во всех этих регионах выращиваются сорта с геном *Lr19*, которые преимущественно сконцентрированы в регионах Поволжья и также в ЦЧР, на Урале и в Западной Сибири.

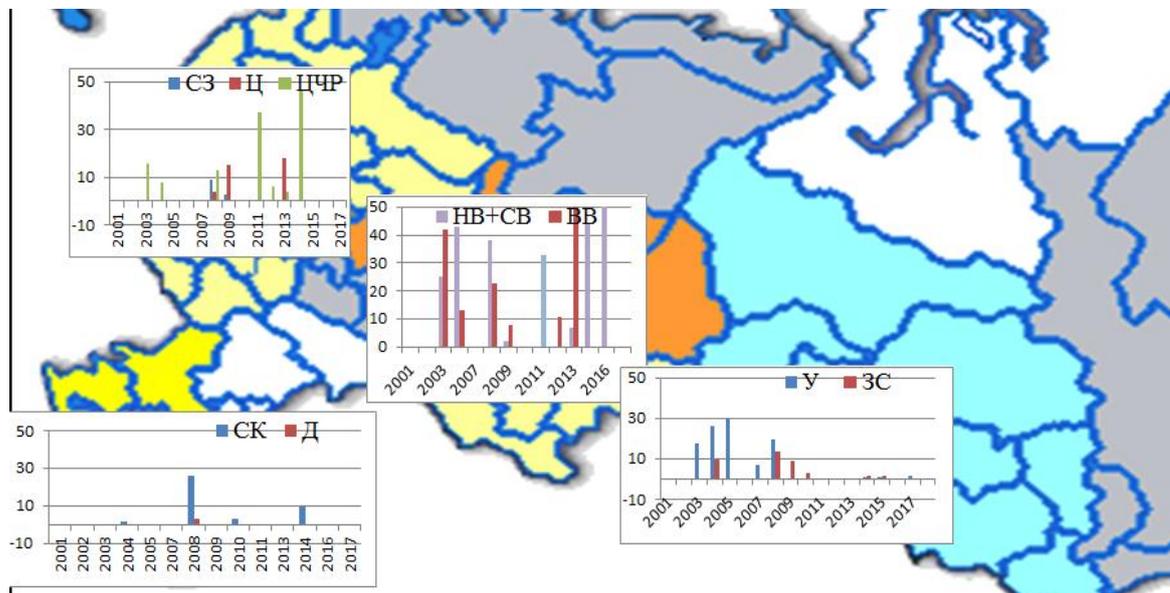
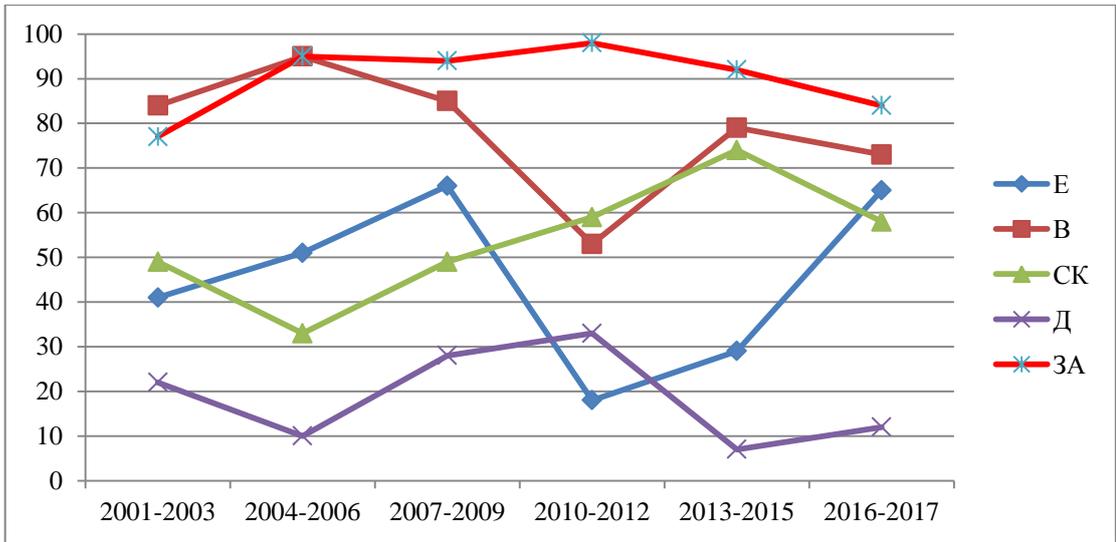


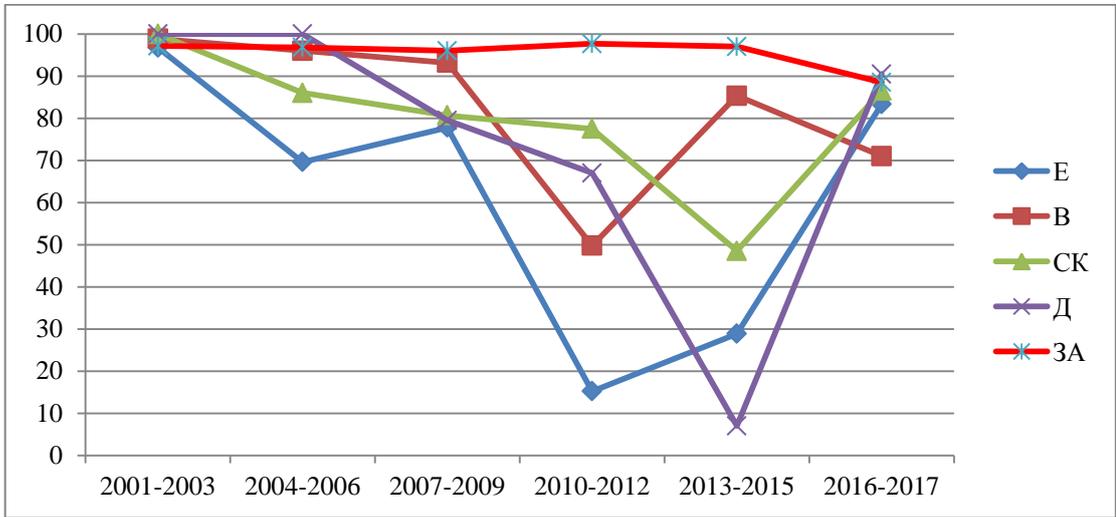
Рисунок 29 – Динамика вирулентности *Puccinia triticina* к *Lr19* в регионах РФ

Следует отметить, что все изоляты, вирулентные к *Lr9* или *Lr19*, характеризуются авирулентностью к *Lr26*. Таким образом, сочетание этих генов может быть эффективно в защите пшеницы от бурой ржавчины. Подтверждением этому являются устойчивые сорта Омская 37, Омская 38, Омская 41, несущие гены *Lr19+Lr26*, и сорт Силач с генами *Lr9+Lr26*.

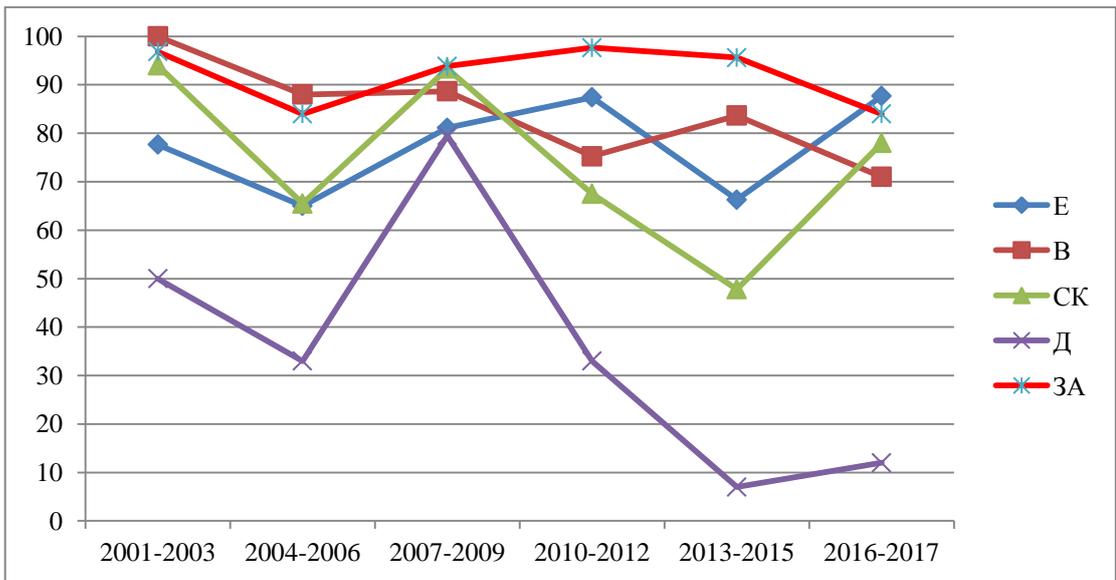
Частоты вирулентности к генам *Lr2a*, *Lr2b* и *Lr15* были ниже в центрально-европейских и Северокавказском регионах, и значительно выше в Западной Сибири и на Урале (рис. 30а-в).



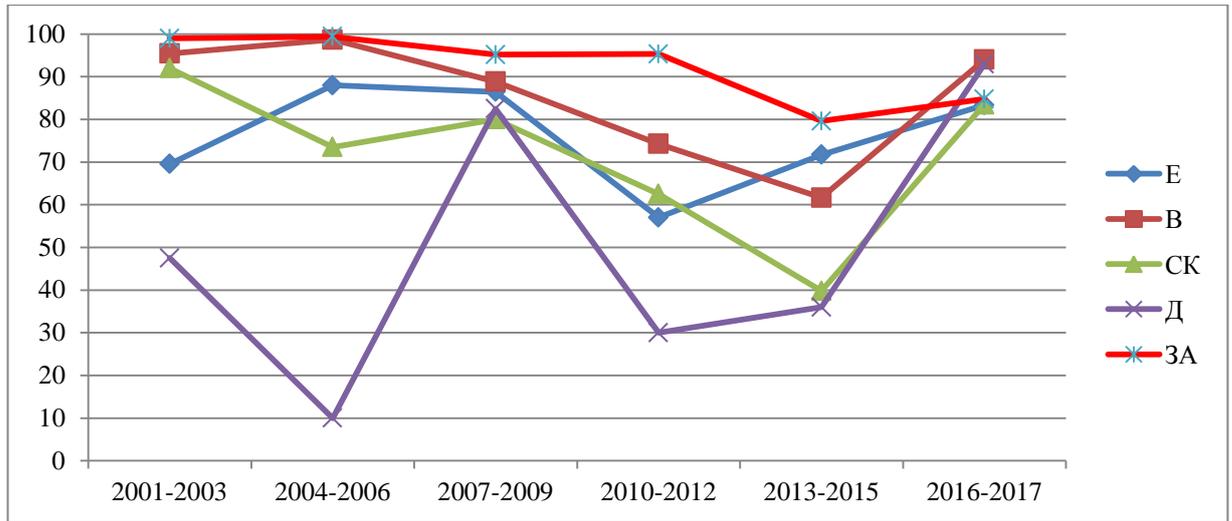
а



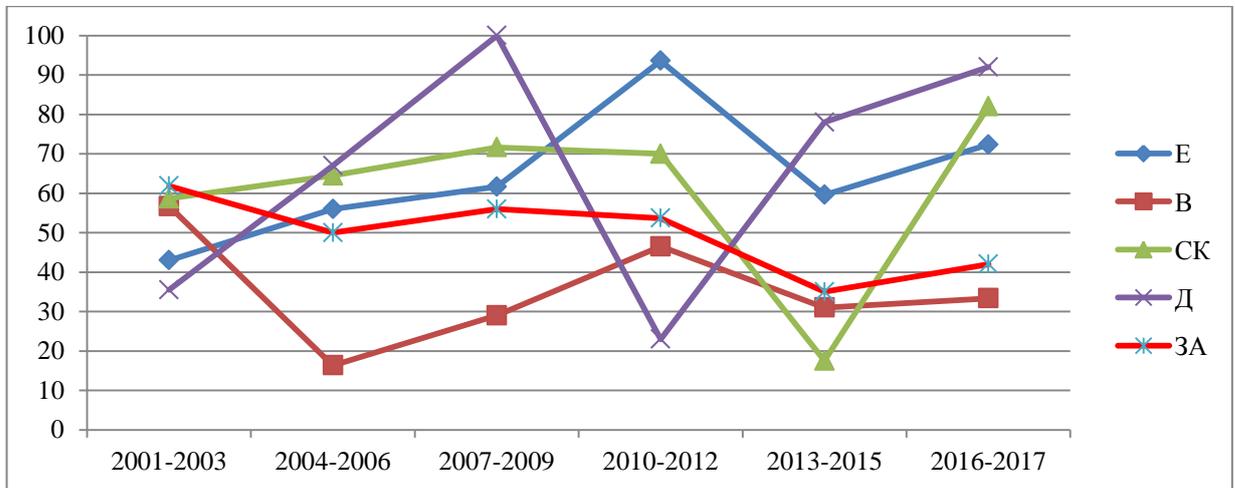
б



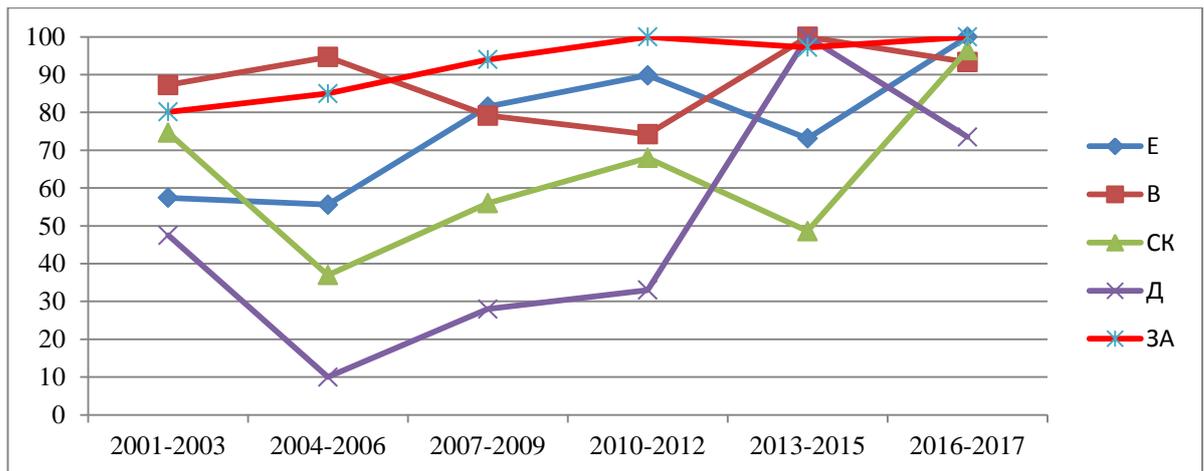
В



Г



Д



е

Рисунок 30 – Динамика вирулентности популяций *Puccinia triticina* к *Lr2a* (а), *Lr2b* (б), *Lr15* (в), *Lr20* (г), *Lr26* (д) и *Lr1* (е) в 2001-2017 гг.

В изученный период времени в центрально-европейских и северокавказских регионах наблюдается тенденция возрастания частот вирулентности к *Lr1* (рис. 30е). Скорее всего это связано с повсеместным возделыванием сортов, защищенных геном *Lr1*. По информации, присланной из регионов, сорт Московская 39 и другие, несущие ген *Lr1*, доминируют в выращиваемом сортименте, и их часто присылают в качестве источников инфекционного материала.

Частоты вирулентности ко всем другим линиям с *Lr*-генами были высокими во все годы исследований и составляли 85-100%. Среди этих генов в российских сортах широкую представленность имеют гены *Lr3* и *Lr10*. Отсутствие молекулярных маркеров к другим *Lr*-генам не позволяет оценить их представленность в российских сортах пшеницы.

Известно, что передача устойчивости к бурой ржавчине российским сортам мягкой пшеницы проводилась от разных доноров. В середине прошлого столетия во многих селекцентрах России широко использовались сорта Rieti, Kichener, Kanred и Klein 33, Neuzucht, Selkirk, Lee, Timshtein, RedRiver 68, Norman, Sonora 64, Lerma Rojo, Mentana, Maria Escobar, Supremo 211. От них в российских сортах получили широкое распространение гены *Lr1*, *Lr2*, *Lr3*, *Lr10*, *Lr14b*, *Lr17*, *Lr16*, *Lr23* (Жемчужина и др., 1992). В 60-70-е годы массовое использование в гибридизации сортов Аврора и Кавказ обусловило распространение пшенично-ржаной транслокации с генами *Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, *Pm8*, а сорта Безостая 1 - гена *Lr34*. Анализ российских сортов по устойчивости к бурой ржавчине, проведенный в ВИЗР, подтвердил широкое распространение у районированных сортов генов *Lr1*, *Lr3*, *Lr10*, *L26* и *Lr34*.

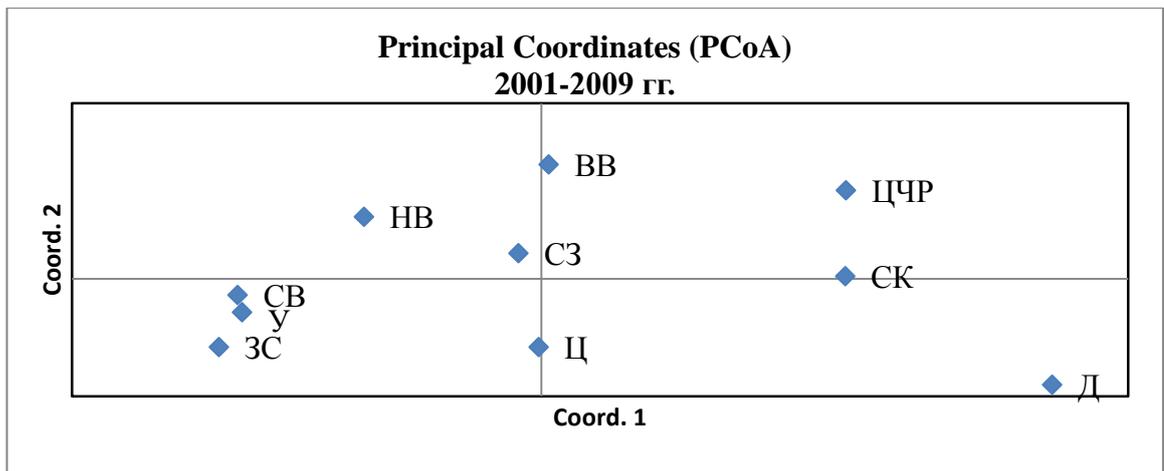
В период 80-90-х годов для повышения устойчивости создаваемых сортов в России начали использовать чужеродные гены *Lr9* и *Lr19* (Маркелова, 2007). Сорта с этими генами преимущественно сконцентрированы в определенных регионах. Взаимодействие популяций патогена и растения-хозяина предопределило селекционный отбор и появление вирулентных патогенов.

При этом вирулентность в изученных популяциях патогена определена не только для генов, которые имеются у растения-хозяина, но и для остальных («лишних»), не используемых в селекции.

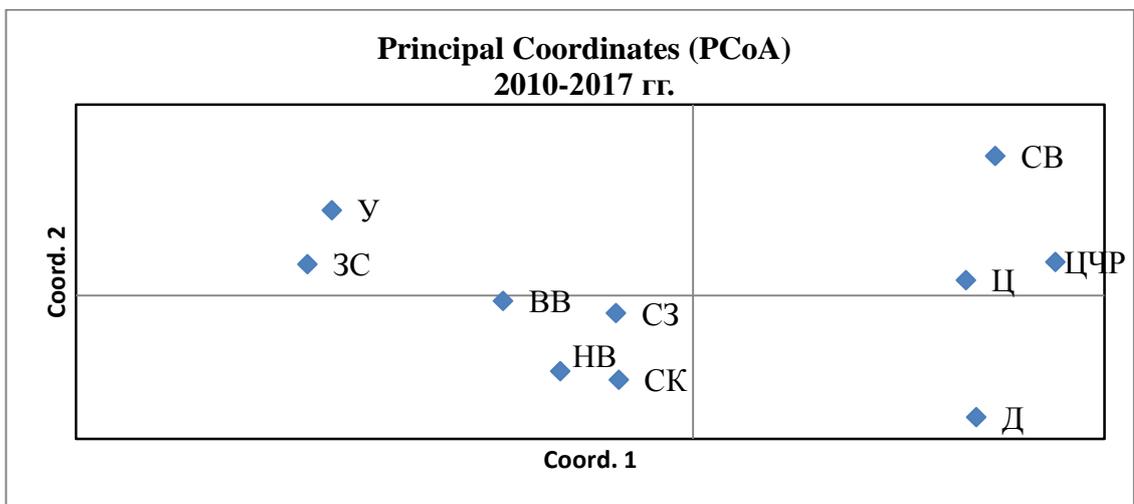
По мнению С. Person, наиболее жизнеспособными являются изоляты, гетерозиготные по «лишним» генам вирулентности. В этом случае в популяции патогена наблюдается явление сбалансированного полиморфизма, с той или иной частотой в популяции в результате рекомбинации обнаруживаются клоны, вирулентные и авирулентные к любому генотипу растения-хозяина. Таким образом, «лишние» рецессивные аллели вирулентности не элиминируются из генофонда популяции, они сохраняются в гетерозиготах и вновь обретают селективную ценность при появлении в круге хозяев растений с соответствующим геном устойчивости. Это подтверждено гибридологическим анализом вирулентности ржавчинных грибов, при котором выявлен высокий уровень гетерозиготности по генам вирулентности (цит. по Михайловой, 2006).

Также имеется мнение, что наличие «лишних» генов вирулентности ведет к снижению жизнеспособности, а, соответственно, и конкурентоспособности паразита (Ван Дер Планк, 1972; Flor, 1953) или, другой вариант, что лишние гены вирулентности при паразитировании на восприимчивых растениях не снижают жизнеспособности (Watson, Luigi, 1968; Martens et al., 1970).

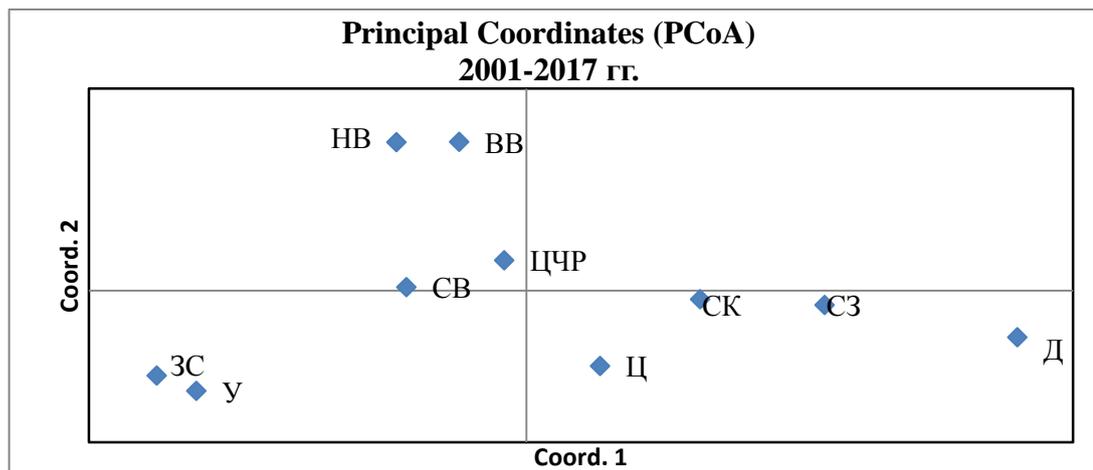
Дифференциация популяций *P. triticina* по индексу Нея (N), оценивающему генетические расстояния по частотам вирулентности, представлена на многомерной диаграмме (рис. 31). В отдельную группу на ней выделились образцы популяций из Дагестана, а также с Урала и Западной Сибири, что согласовывалось с дифференциацией по индексу Роджерса и Fst. Субпопуляции из Поволжья были ближе по сходству с западноазиатскими в 2001-2009 гг. и к другим европейским – в 2010-2017 гг. (рис. 31 а,б). Степень сходства между другими региональными субпопуляциями незначительно варьировало до и после 2010 годов.



а



б



в

Рисунок 31 – Многомерная диаграмма генетического сходства региональных российских популяций *Puccinia triticina* по вирулентности в 2001-2009 гг. (а), в 2010-2017 гг. (б) и в 2001-2017 гг. (в) (по индексу Нея)

Сводные результаты дифференциации популяций *P. triticina* в 2001-2017 гг. представлены на рисунке 32. На многомерной диаграмме дагестанские и азиатские образцы популяций *P. triticina* существенно дифференцировались между собой ($R=0.073$) и от других изученных. Северокавказские образцы популяций были ближе по сходству с европейскими ($N=0.004$), чем с дагестанскими ($N=0.13$). Волжские образцы *P. triticina* имели близкую степень различий с западноазиатскими ($N=0.012$) и европейскими ($N=0.009$).

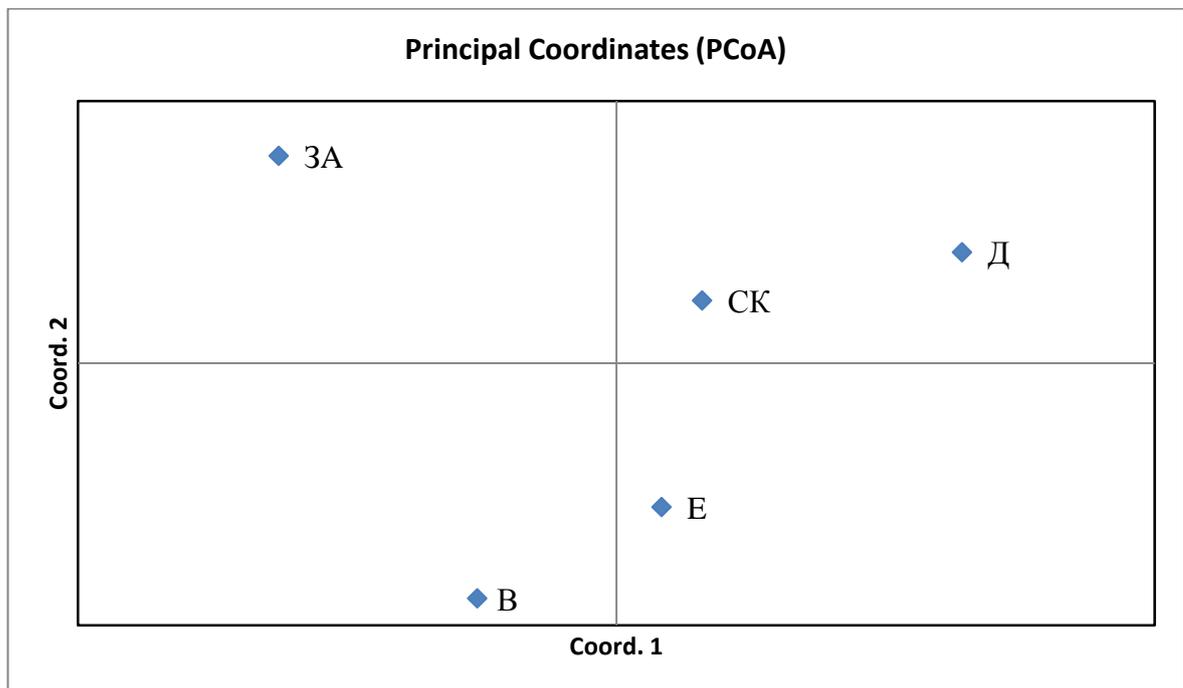
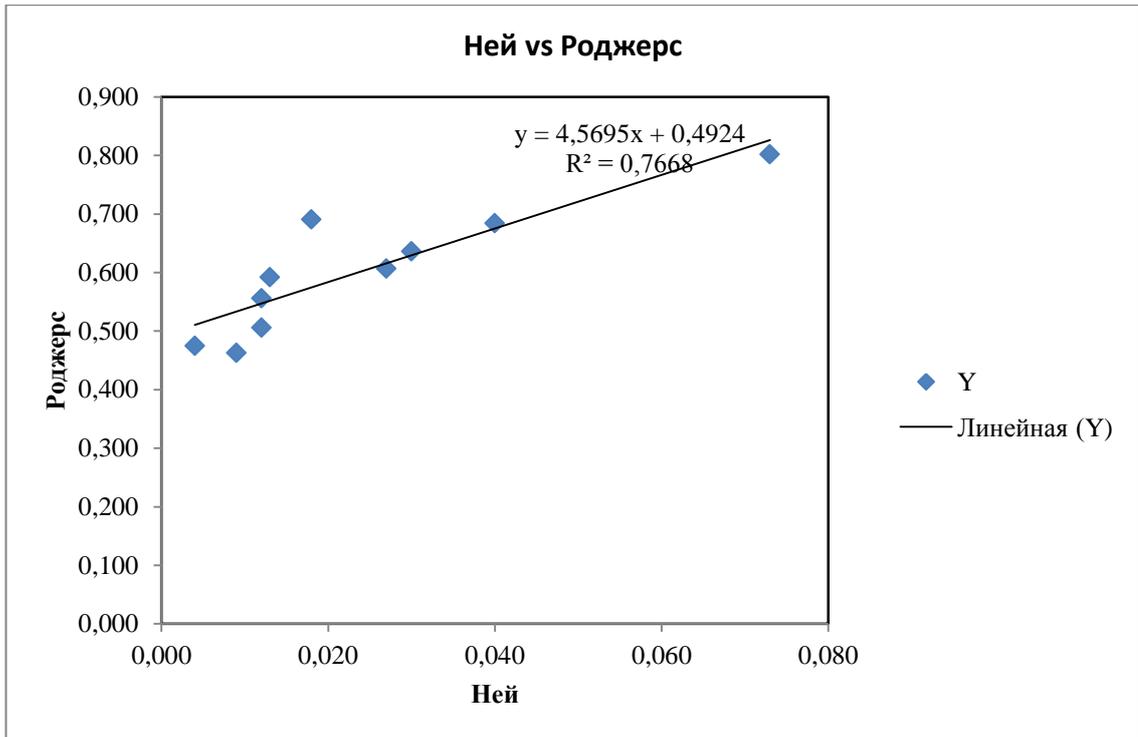
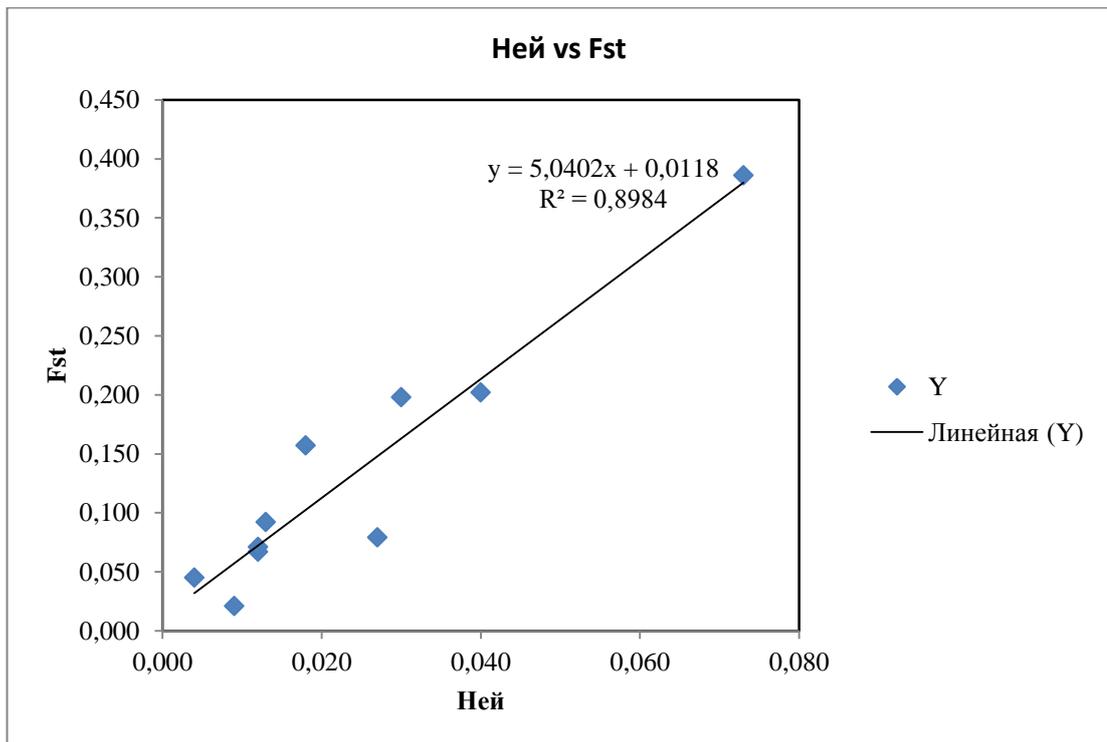


Рисунок 32 – Многомерная диаграмма генетического сходства между популяциями *Puccinia triticina* в РФ в 2001-2017 гг. (по индексу Нея)

Согласно тесту Мантеля выявлена высокая корреляция результатов дифференциации популяций по индексу Нея с полученными по индексам Роджерса ($r=0.88$) (рис. 33а) и F_{st} ($r=0,95$) (рис. 33б).



а



б

Рисунок 33 – Корреляция результатов между результатами дифференциации популяций *Puccinian triticina* по индексам Ней и Роджерса (а), Ней и Fst (б) (тест Мантеля в GenAlex)

5.7 МОНИТОРИНГ ЭФФЕКТИВНОСТИ *Lr*-ГЕНОВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Многолетнее изучение эффективности *Lr*-генов в полевых условиях Северо-Западного региона показало, что линии с генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr43*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57* оставались свободными от инфекции на протяжении всего периода исследований (табл. 52).

На линиях с генами *Lr23*, *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr37*, *Lr38*, *Lr39*, *Lr40*, *Lr48*, *Lr49*, *Lr50* степень поражения варьировала от 0 до 10%, что позволяет отнести их к группе среднеустойчивых..

На линиях с генами *Lr11*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr18*, *Lr27+31*, *Lr32*, *Lr44*, *Lr52* (=W), *Lr46* и *Lr64* отмечено существенное варьирование по степени поражения (от 0 до 80%).

Все остальные изученные линии относились к группе сильновосприимчивых, а пораженность их варьировала от 50 до 100%.

Многолетний анализ не выявил существенных изменений патогена по вирулентности в полевых условиях Северо-Западного региона в период 2004-2017 гг.

В условиях Северо-Западного региона, где заболевание чаще всего проявляется в фазы колошения - цветения пшеницы, на наш взгляд, главную роль должны играть сорта с неспецифической устойчивостью. Использование генов "возрастной" устойчивости, обеспечивающих защиту на более поздних периодах развития ржавчины, может быть также рекомендовано для селекции ржавчиноустойчивых сортов в данном регионе.

Таблица 52. Мониторинг эффективности *Lr*-генов в условиях Северо-Запада России (%)

Линия с геном <i>Lr</i>	2004	2005	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
RL6010 Tc <i>Lr</i> 9	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
RL6040 Tc <i>Lr</i> 19	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
RL6064 Tc <i>Lr</i> 24	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
RL6084 Tc <i>Lr</i> 25	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	-	0R	-	-	-
RL6080 Tc <i>Lr</i> 29	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
KS90WGRC10 <i>Lr</i> 41(=39)	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
KS91WGRC11 <i>Lr</i> 42	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
KS91WGRC16 <i>Lr</i> 43+24	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
KS90WGRC10 <i>Lr</i> 41(=39)	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
KS91WGRC11 <i>Lr</i> 42	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
KS91WGRC16 <i>Lr</i> 43+24	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
RL6144 <i>Lr</i> 45	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
Pavon 76 <i>Lr</i> 47	-	-	-	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
Непара*6/ <i>Ae. spelt. Lr</i> 51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0R	0R	0R	0R
98M71 <i>Lr</i> 53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0R	0R	0R	0R
TA5602 <i>Lrg</i> 57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0R	0R	0R	0R
CS 2A12M <i>Lr</i> 28	15MR	3MR	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R
RL 6012 Tc <i>Lr</i> 23	1MR	1-3MR	0R	10MR	0R	0R	1-5MR	1MR	0R	1MR	0R	0R	0R
RL5711 Tc <i>Lr</i> 35	-	-	-	-	1-3S	0R	1S	1S	0R	0-1S	0R	0R	0-1S
ER84018 <i>Lr</i> 36	-	0R	-	-	0	0R	0R,30S	0R	0R	0R	0R	0R	-
RL6081 Tc <i>Lr</i> 37	1MS	0R	1S	0R	н.я. 5S/ в.я. 0R	1-5S	0R	0R	10MS	0-5S	0R	0R	0R
RL6097 Tc <i>Lr</i> 38	0R	0R	0R	-	н.я.20S/ в.я. 0R	5MS	10S	10S	10S	0R	0R	0R	0-1S
KS86WGRC02 <i>Lr</i> 39	-	-	-	5S	0R	0R	1-5%	1-5S	50S	1-5S	0R	5S	30S
KS89WGRC07 <i>Lr</i> 40(=21)	-	-	-	5-10S	0R	0R	1-5%	0R	1-5S	1-5S	0R	5-10S	1-5S

Продолжение таблицы 52.

Линия с геном <i>Lr</i>	2004	2005	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
CSP44 <i>Lr48</i>	-	-	-	1-3S	0R	0R	1-5S	1-5S	5-10S	0-5S	0-5S	5S	0R
VL404№8677 <i>Lr49</i>	-	-	-	0R	0R	0R	1-5S	0R	0R	0-1S	0R	0R	0R
KS96WGRC36 <i>Lr50</i>	-	-	-	1-5S	0R	0R	0R	0R	0R	0R	0R	1MR	0R
RL6053 <i>TcLr11</i>	80S	80-100S	5-10S	70-80S	100S	50S	30R	70-90S	100S	0-1S	10-15S	10S	10S
RL6011 <i>TcLr12</i>	90S	5-20MS	10S	30S	20-30S	10-20S	5-30R	5 – 30S	10-15S	5MR	20-30S	30S	80S
RL6001 <i>TcLr13</i>	70S	15MS	5S	30S	н.я.100S/ в.я.10-30S	20-30S	10R	10S	10S	5-10S	30-50S	30S	80S
RL6009 <i>TcLr18</i>	30S	30MS	50-70S	70-80S	80S	50S	15-30S	5-15S	1 MR	10-30S	100S	40S	1S
Gatcher <i>TcLr27+31</i>	20MS	30MS	0R	5S	0R	5-10S	0R	50-80S	80S	-	-	15S	1-5S
RL6086 <i>TcLr32</i>	30MS	5-15MS	20S	50S	100S	30-50S	50-70S	0R	10S	5-10S	0R	5-10S	1-10MR
RL6147 <i>TcLr44</i>	20MS	5MS	1-5S	30-50S	30-50S	5-15S	5-10S	5-10S	30-40S	5MR		1S	0R
RL6107 <i>TcLr52 (=W)</i>	5MS	30-50MS	1S	30S	-	30S	0R	0R	10-20S	10S	15S	5S	50S
Pavon <i>Lr46</i>	-	-	-	30S	30-50S	20S	1-5S	1-5S	10S	60-80S	5S	50S	50S
RL6149 <i>TcLr64</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20-30S	5S	1S	0R
RL6003 <i>TcLr1</i>	70S	80-100S	30-40S	80-100S	70-80S	30-50S	50-80S	50-80S	80-100S	80-100S	100S	100S	100S
RL6016 <i>TcLr2a</i>	70S	80-100S	20-35S	70-80S	100S	50-70S	70-90S	70-90S	100S	80-100S	100S	100S	100S
RL6019 <i>TcLr2b</i>	70S	80-100S	20-30S	70-80S	80S	50-70S	70-90S	50-70S	100S	80-100S	100S	100S	100S
RL6047 <i>TcLr2c</i>	70S	80-100S	20S	60-70S	100S	50-70S	70-90S	90-100S	100S	80-100S	70-80S	100S	100S
RL6002 <i>TcLr3a</i>	90S	80-100S	30-40S	70S	70-100S	50S	70-90S	50-70S	100S	80-100S	100S	100S	100S
RL6042 <i>TcLr3bg</i>	90S	80-100S	20-30S	70-80S	30-50S	50-70S	70-90S	50-70S	100S	80-100S	100S	100S	100S
RL6007 <i>TcLr3ka</i>	70S	80-100S	20-30S	70-80S	30-50S	30-50S	50-70S	30-50S	100S	80-100S	100S	100S	100S
RL6004 <i>TcLr10</i>	90S	80-100S	50-70S	70-80S	100S	100S	100R	80-100S	100S	100S	100S	100S	100S
RL6013 <i>TcLr14a</i>	100S	80-100S	70S	80-70S	100S	70-90S	70-90S	70-90S	100S	100S	100S	70S	50S
RL6006 <i>TcLr14b</i>	60S	80S	30S	30-50S	80-100S	70-90S	20S	15S	60-70S	80-100S	5-10S	15S	50S
RL6052 <i>TcLr15</i>	80S	80-100S	30-40S	70-100S	80-100S	50S	50S	50S	100S	100S	100S	100	100S
RL6005 <i>TcLr16</i>	70S	80-100S	50-70S	70-80S	80-100S	30S	30-50S	-	100S	70-80S	100S	100S	100S

Продолжение таблицы 52.

Линия с геном <i>Lr</i>	2004	2005	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
RL6008 <i>TcLr17</i>	70S	80-100S	50-70S	20MS	100S	50S	50S	50-90S	100S	50S	50S	100S	100S
RL6092 <i>TcLr20</i>	30MS	80-100S	50-70S	50-60S	100S	70S	10S	10-50S	100S	80-100S	100S	100S	100R
RL 5406 <i>TcLr21</i>	5MS	10-15MS	5S	20-30S	-	1-5S	5S	1-5S	20-30S	10-20S	5S	5-10S	1-5S
RL5404 <i>TcLr22a</i>	10MS	1-3MR	20S	30-40S	н.я.50S / в.я.10S	н.я.20S/ в.я.5S	1S	1-5S	15S	5S	0R	1S	1MR
RL6078 <i>TcLr26</i>	15MS	50-80S	50S	70S	80-100S	50S	30-50S	20-50S	100S	80S	100S	100S	100S
RL6049 <i>TcLr30</i>	100S	80-100S	30S	80S	100S	30-50S	30-50S	30-50S	100S	80-100S	100S	100S	15S
RL6057 <i>TcLr33</i>	70S	70-80S	30S	70S	80-100S	30-50S	30-50S	30-50S	100S	80S	50-70S	30S	80S
RL6058 <i>TcLr34</i>	20S	50S	20S	40-50S	80-100S	30-50S	1-5S	1-5R	100S	30S	50S	20S	80S
RL6051 <i>TcLrB</i>	90S	30-40MS	50-70S	70-80S	80-100%	70S	70-90S	70-90S	100S	70S	-	90S	100S
RL6077 <i>TcLr67</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100S	80S	100S	100S
Thatcher	100S	100S	70S	80- 100S	100S	50-70S	90-100S	60-90S	100S	80-100S	100S	80-90S	100S

S – тип реакции 3-4; MR –тип реакции 1-2; MS – гетерогенный тип реакции 2-3, X

н.я. – нижний ярус листьев, в.я. – верхний ярус листьев.

ГЛАВА 8. ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В РОССИЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ *PUSCINIA TRITICINA* (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

Бурая ржавчина до недавнего времени считалась наиболее значимым заболеванием для пшеницы по сравнению с другими видами (стеблевой и желтой) (<http://www.agroatlas.ru/ru/>). Начиная с 2005 г. фитосанитарная ситуация с этим заболеванием изменилась. В ряде регионов России (Западная Сибирь, Северный Кавказ, Поволжье) и сопредельных странах стала нарастать вредоносность стеблевой ржавчины. Стеблевая ржавчина появлялась одновременно с бурой, постепенно ее вытесняла и к концу вегетации пшеницы доминировала на большинстве площадей (Рсалиев, 2008; Шаманин и др., 2011; Белан и др., 2017). Снижение запасов инфекционного начала бурой ржавчины, на наш взгляд, могло отразиться на составе популяций.

В данной работе с привлечением анализа вирулентности и нейтральных (независимых от растения-хозяина) молекулярных маркеров проведено исследование полиморфизма популяций биотрофного гриба *P. triticina* в урединиальной стадии при его развитии на мягкой пшенице и видах-родичах. Результаты изучения молекулярного полиморфизма в комплексе с анализом вирулентности позволили выявлять особенности микроэволюционных процессов в популяциях фитопатогенного гриба *P. triticina*, в частности уточнить структуру и механизмы ее формирования, ареалы популяций и вероятность миграции спор между ними.

Для определения ареалов популяций аэрогенного патогена *P. triticina* необходимо было проведение масштабных исследований, охватывающих как можно более обширную территорию в течение одного вегетационного сезона. В связи с этим мы пользовались образцами популяций, присылаемыми из областных станций защиты растений (в настоящее время ФГБУ Россельхозцентр) и научно-исследовательских учреждений. Это позволило обеспечить широкую по географическому происхождению репрезентативность изучаемого инфекционного

материала *P. triticina* (урединообразцов), полученных из основного ареала возделывания озимой и яровой пшеницы (растения-хозяина).

Возбудитель бурой ржавчины пшеницы характеризуется слабой внутривидовой изменчивостью по морфологическим признакам. Вирулентность является одним из значимых характеризующих его признаков. Показатели частот патогена по вирулентности и фенотипам используют во всем мире для мониторинга структуры популяций. Только перманентные многолетние исследования популяций патогена позволяют охарактеризовать происходящие в них микроэволюционные процессы, поскольку существенные различия в структуре популяций могут наблюдаться в отдельные годы из-за высокой зависимости анализа вирулентности от влияния растения-хозяина. Доминирование в нем инфекционных образцов с ГСУ и селекционных учреждений существенно повышает внутривидовое разнообразие патогена и, соответственно, степень различий между этими и другими образцами *P. triticina*, собранными на производственных посевах.

В ВИЗР популяционно-генетические исследования *P. triticina* проводятся с 1980 г. С использованием оригинального набора дифференциаторов Л.А. Михайлова в 1980-1995 гг. определила закономерности в распределении фенотипов гриба на территории РФ и сопредельных стран. Это позволило ей выделить в той или иной мере изолированные популяции *P. triticina*: кавказскую, европейскую, азиатскую. Образцы популяций из Поволжья характеризовались высоким сходством, как с прочими европейскими образцами, так и с азиатскими. Было сделано предположение, что Поволжье служит пограничной зоной, где наблюдается совмещение азиатской и европейской популяций гриба (Михайлова, 1996).

В проведенном нами анализе структуры популяций *P. triticina* по признаку вирулентности не отмечено существенных изменений в ареалах популяций возбудителя бурой ржавчины на территории РФ в 2001-2017 гг., по сравнению с предыдущим периодом. Достоверная дифференциация выявлена между дагестанскими, азиатскими и центрально-европейскими группами популяций *P.*

tritricina. Как и ранее, образцы северокавказской популяции *P. tritricina*, собранные в Краснодарском, Ставропольском краях отличались от дагестанских. Степень сходства волжских образцов популяций с азиатскими и европейскими варьировала по годам исследований. Согласно сводным результатам за 17 лет волжская популяция была ближе по сходству с центрально-европейскими, чем с азиатскими (рис. 8, 32), что указывало на ее принадлежность к европейской группе популяций.

Несмотря на отмеченную стабильность ареалов популяций *P. tritricina* наблюдали радикальные изменения в их внутривидовой структуре.

Значительное влияние на изменчивость патогена по вирулентности оказывали гены *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr9*, *Lr19*, *Lr15*, *Lr20* и *Lr26* (от 0 до 100%). Причем для генов *Lr20* и *Lr26*, как и до 2000 г. (Михайлова, 1996), частоты вирулентности варьировали спонтанно по годам и регионам, а для генов *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b* и *Lr15* выявлена определенная динамика.

Фенотипы группы F-, авирулентные к *Lr1* и *Lr2a*, как и ранее (Михайлова, 1996), доминировали в дагестанской популяции и некоторых центрально-европейских. В образцах *P. tritricina* из западноазиатских регионов РФ частота их была существенно ниже. До 2010 г. наблюдалась ассоциация авирулентности (вирулентности) к Tc*Lr1* с авирулентностью (вирулентностью) к Tc*Lr2a* для большинства изученных изолятов. В 2008-2011 гг. отмечается резкое снижение частот данных фенотипов. На смену им во всех регионах приходят фенотипы групп P- и M-, вирулентные к *Lr1* и авирулентные к *Lr2a*. Распределение этих фенотипов в регионах РФ было сходным с выявленными ранее для фенотипов группы F-. Более высокие их частоты выявлены в дагестанской и центрально-европейских образцах популяций, а низкие - в западносибирских.

Фенотипы FGTTT, TGTTS, TGTTT и другие, вирулентные к *Lr19*, встречались во всех популяциях, кроме дагестанской. Представленность их была выше до 2010 г., чем в последующий период. Наибольшее распространение во все годы исследований эти фенотипы имели в Поволжье и других регионах, где выращивались сорта с этим геном.

В исследованиях НИИСХ ЮВ показано, что патотип (pp19), вирулентный к гену *Lr19*, практически не проявляется в годы с экстремально высокими температурами в период патологического процесса как, например, в 1998 и 2009 годы, когда в период заражения температура воздуха держалась выше 26-28°C (Дружин, 2010). В наших исследованиях в экстремально жаркие 2009-2010 гг. данные фенотипы были отмечены как в волжских популяциях (табл. 12-14), так и азиатских (уральских и западносибирских) (табл. 20-21).

Во все годы исследований азиатские образцы популяций характеризовались более широким спектром вирулентности по сравнению с другими региональными популяциями *P. triticina*. С 2010 гг. в Западной Сибири и на Урале наблюдается появление и нарастание фенотипов, вирулентных к *Lr9* (TQ-, PQ- и др.), что усилило отличие данных популяций от других российских. В дальнейший период аналогичные фенотипы отмечены в единичных количествах в ЦЧР и Поволжье, что указывает на расширение ареала изолятов вирулентных, к *Lr9*.

Следует отметить, что все изоляты, вирулентные к *Lr9* или *Lr19*, характеризуются авирулентностью к *Lr26*. Вероятно данные комбинации являются «запретными» для патогена, и они будут эффективны в защите пшеницы от бурой ржавчины.

В проведенных нами исследованиях практически ежегодно отмечали высокое варьирование фенотипического состава во всех региональных популяциях. Эти сведения согласуются с полученными результатами Л.А. Михайловой (1996) для европейских и волжских популяций, но расходятся для дагестанских и азиатских, в составе которых ранее наблюдали высокую стабильность. В наших исследованиях фенотипический состав популяций возбудителя и его изменчивость существенно зависели от анализируемого инфекционного материала (используемых в качестве источников инфекции сортов пшеницы). Образцы популяций с ГСУ и селекционных полей имели более высокое фенотипическое разнообразие, чем с производственных посевов. С одной стороны, это позволяло шире оценить «скрытое» фенотипическое

разнообразии данных популяций, но с другой стороны существенно завышало показатели разнообразия и дифференциации популяций.

Методически корректно использовать в анализе вирулентности инфекционный материал, собранный с единого набора сортов во всех регионах, но практически на столь обширной территории это мало осуществимо. В данном случае, снизить ошибку в анализе структуры и ареалов патогена позволяет проведение ежегодного мониторинга. Сводные результаты многолетнего анализа в некоторой степени «сглаживают» эти различия.

Наличие общих фенотипов в географически отдаленных популяциях указывает на возможную миграцию патогена и взаимообмен. В наших исследованиях ежегодно практически во всех популяциях отмечали общие фенотипы. Эти результаты существенно расходятся с полученными ранее.

Л.А. Михайлова (1996) при анализе популяций *P. triticina* в 1980-1995 гг. наблюдала отсутствие или низкое число сходных фенотипов в образцах спор из западно-европейской и азиатской территорий СНГ. На основании этого была выдвинута гипотеза о слабой миграции спор патогена из Европейских регионов в Западно-Азиатские (Михайлова, 1996).

Если попытаться провести аналогию этой гипотезы с полученными нами результатами анализа вирулентности, можно предположить наличие существенной двусторонней миграции спор по всей территории РФ. Однако сделать это утверждение только на основании анализа фенотипической структуры патогена по вирулентности, на наш взгляд, ошибочно. Результативность данного анализа напрямую зависит от генотипического состава растения-хозяина, т. е. разнообразия сортов пшеницы, выращиваемых в регионах. Возделывание в разных регионах сортов пшеницы с идентичными *Lr*-генами, может обеспечить независимую изменчивость патогена. Таким примером в наших исследованиях является вирулентность патогена к *Lr9*. В Западной Сибири и на Урале, где наблюдаются высокие частоты к данному гену, бурая ржавчина появляется намного позднее (конец июля-август) чем в ЦЧР и Поволжье (июнь), в связи с

чем, миграция спор патогена с западно-азиатской территории в европейскую маловероятна.

Использование для оценки полиморфизма популяций возбудителя бурой ржавчины селективных молекулярных маркеров позволяет исключить влияние растения-хозяина. RAPD-анализ образцов популяций *P. triticina*, собранных в 2007 г. в трех областях Северо-Западного региона, позволил уточнить структуру патогена на данной территории. При этом противоречивые результаты получены в RAPD-анализе региональных российских популяций *P. triticina*, собранных в 2007 г.

Микросателлитные маркеры были более информативны в популяционных исследованиях *P. triticina*. Дифференциация изученных региональных популяций по SSR маркерам коррелировала с основными ареалами, выявленными в анализе вирулентности. В отличие от RAPD- анализа, в котором было определено высокое число сходных фенотипов, в SSR-анализе лишь единичные общие генотипы идентифицированы у изолятов из географически отдаленных регионов, что подтверждало изоляцию данных популяций.

Географическим барьером для распространения спор из Европы в Азию являются Уральские горы, а физическим – направление воздушных потоков (Михайлова, 2006). По мнению Л.А. Михайловой и Б.Г. Рейтера (1984), в Западной Сибири существуют собственные независимые от европейских первичные источники инфекции. Сохранению местной инфекции гриба может также способствовать произрастание в регионе промежуточного растения-хозяина *Isopyrum fumarioides*. Наряду с эндогенной инфекцией показана возможность воздушного заноса спор в Западную Сибирь из южных или юго-западных районов европейской части России, а также западных районов Казахстана (Рейтер, 1984; Лебедев, 1997; Санин, 2012). Наличие единичных общих SSR генотипов в европейских и азиатских популяциях в наших исследованиях подтверждают данную информацию.

Результаты проведенного нами микросателлитного анализа несколько расходятся с выполненными в этот же период времени в Cereal Diseases

Laboratory (США) (Kolmer et al., 2015). В этих исследованиях были охарактеризованы по вирулентности и полиморфизму микросателлитных локусов коллекции изолятов патогена, полученные из четырех регионов РФ: Центрального (Курская, Липецкая, Тамбовская, Московская, Тульская обл.), Северокавказского (Краснодарский край), Западно-Сибирского (Новосибирская, Омская обл.), Нижневолжского (Саратовская обл.) и Волго-Вятского (Кировская обл.) в 2006-2010 гг. Данные авторы не выявили дифференциации между европейскими и азиатскими популяциями, но показали существование двух групп изолятов *P. triticina*, распространенных по всей территории России. Эти результаты частично согласовывались с полученным нами (RAPD-анализ) в 2007 г. и частично – с анализом по признаку вирулентности, в котором общие фенотипы выявляли во многих регионах РФ. Однако они существенно расходились с микросателлитным анализом, где определены достоверные различия между региональными популяциями *P. triticina*.

При проведении SSR-анализа в лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР и в Cereal Diseases Laboratory (Kolmer et al., 2015) были использованы сходные исследовательские подходы (единый набор микросателлитных маркеров и протоколы проведения ПЦР) (Duan et al., 2003; Szabo, Kolmer, 2007). Для осуществления фрагментного анализа в ВИЗР был использован генетический анализатор ABI Prism 3500 («Applied Biosystems», США, «Hitachi», Япония). Размеры SSR-лелелей определяли в программе GeneMapper 4.1. В Cereal Diseases Laboratory для этих целей использовался прибор 4200 DNA Analyzer или 4300 DNA Analyzer («LI-COR», США). Поэтому наблюдались некоторые различия в методиках подготовки и реализации экспериментов в зависимости от особенностей используемого оборудования. Также имели место небольшие различия в типах использованных флуоресцентных красителей и маркеров длин, что практически не влияет на качество и сопоставимость результатов, полученных разными лабораториями.

Различия в результатах дифференциации российских популяций возбудителя бурой ржавчины могли быть обусловлены разной представленностью

изученных коллекций изолятов по происхождению и времени сбора. В исследованиях ВИЗР использован инфекционный материал более широкого географического происхождения (9 регионов). В нем доминировали изоляты, полученные из популяций собранных в 2011-2014 гг. (75%), а в исследованиях Cereal Diseases Laboratory - в 2006-2010 гг.

В целом оба типа маркеров (вирулентности и микросателлитные) показали высокую результативность для оценки генетической variability *P. triticina* и могут быть использованы для популяционных исследований. При этом выбор маркера должен зависеть от цели заявленных исследований. Для практической селекции и мониторинга появления новых агрессивных рас основная информация может быть получена только с использованием маркеров вирулентности. Применение молекулярных маркеров более актуально в фундаментальных исследованиях генетического разнообразия и микроэволюционных процессах у облигатных фитопатогенов.

Одним из таких исследований являлась оценка комплексного полиморфизма патогена на разных видах-хозяевах. Такая работа ранее была проведена только для популяций *P. triticina* на мягкой (*T. aestivum*) и твердой (*T. durum*) пшеницах и *Ae. speltoides* (Ordoñez, Kolmer, 2007).

Южный Дагестан относится к Переднеазиатскому генцентру происхождения пшениц и их совместной эволюции с паразитами, в том числе с возбудителем бурой ржавчины. Высказано мнение (Берлянд-Кожевников и др., 1978), что основной (материнской) популяцией *P. triticina* в этом регионе является совокупность клонов патогена, обитающих в течение года на пырее и других многолетних злаках и лишь сезонно распространяющаяся на эфемерные злаки и пшеницу. Промежуточные растения-хозяева (*Thalictrum* spp., *Anchuga* spp.) также произрастают в условиях Дагестана, но показано, что они не имеют большого значения в жизненном цикле гриба (Михайлова, 1973; Берлянд-Кожевников и др., 1978). Полученные нами сведения о высокой гетерозиготности изолятов по SSR-маркерам в дагестанской популяции согласуются с данным предположением.

Считается, что наибольшим генетическим разнообразием характеризуются центры происхождения видов. В данном исследовании с использованием инфекционного материала, собранного в 2014 г. и 2017 г., подтверждено высокое генотипическое разнообразие дагестанской популяции возбудителя бурой ржавчины на видах *Triticum* sp. и *Aegilops* sp. по признаку вирулентности и по микросателлитным локусам. Изоляты с гексаплоидных и диплоидных видов *Triticum* и *Aegilops* характеризовались более высоким полиморфизмом по вирулентности, чем изоляты с тетраплоидных видов.

Показано, что диплоидные пшеницы в целом характеризуются высокой устойчивостью к бурой ржавчине, гексаплоидные – сильной восприимчивостью, а тетраплоидные занимают промежуточное положение, имея широкую вариабельность по устойчивости между разными видами (Берлянл-Кожевников и др., 1978). В данном исследовании все изоляты с тетраплоидных видов характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности и отличались от изолятов с гексаплоидных и диплоидных видов как по вирулентности, так и по микросателлитным маркерам.

Существенная дифференциация по вирулентности и микросателлитным локусам отмечена между изолятами с диплоидных видов *Ae. caudata*, *Ae. tauschii*, *Ae. sharonensis* и *T. monoccum*. Эти виды имеют разные геномы, характеризуются как устойчивые к бурой ржавчине и широко используются в селекции для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы (Чикида и др., 2011).

Исследование генетической изменчивости дагестанских изолятов *P. triticina* по вирулентности и микросателлитным маркерам выявили довольно сильную дифференциацию паразита на растениях-хозяевах, что указывает на существование нескольких генетически различающихся групп изолятов внутри дагестанской популяции. Изменчивость, основанная на действии отбора против определенных аллельных комбинаций при образовании группировок на различных злаках, является основополагающей при формировании состава популяций гриба по вирулентности. Однако эти изменения затрагивают не только

генетические механизмы вирулентности патогена, но и полиморфизм микросателлитных локусов. В мировой литературе такие сведения ранее были представлены только для изолятов с *T. durum*, *T. aestivum* и *Ae. speltoides* (Ordoñez et al., 2007; Mantovani et al., 2010).

Оценка филогенетического родства между изолятами с разных видов-хозяев, проведенная с использованием SNP-маркеров, показала низкую степень дивергенции их между собой и с референсными изолятами с твердой и мягкой пшеницы из разных стран, информация для которых взята из Генбанка. Эти сведения согласуются с представленными М. Liu и соавторами (2014).

Использование молекулярных маркеров в исследованиях дагестанской популяции *P. triticina*, развивающейся на мягкой пшенице и диких родичах, позволило дополнить имеющиеся сведения о микроэволюции патогена в данном регионе.

Комплексные исследования патогена и генетического разнообразия устойчивости растения-хозяина (сортов пшеницы) позволяют уточнить причину возможных изменений в популяциях гриба. В последнее десятилетие очевидный прогресс отмечен не только в селекции и создании новых сортов мягкой пшеницы в России в целом (<http://gossort.com/index.html>), но и наблюдается динамика внедрения в производство устойчивых к бурой ржавчине сортов пшеницы (табл. 26).

Проведенный анализ показал, что доля яровых сортов с ювенильной устойчивостью, обусловленной высоко- или частично эффективными олигогенами, в Госреестре составляет свыше 20%, причем четверть из них несут *Lr*-гены, неидентичные известным эффективным. Большинство устойчивых к бурой ржавчине озимых сортов характеризуются разным уровнем устойчивости в полевых условиях в фазах взрослых растений, которая обуславливается разными сочетаниями малоэффективных *Lr*-генов.

Показано, что в сортах яровой пшеницы имеют широкое распространение ранее эффективные гены *Lr19* и *Lr9*. Большинство сортов с геном *Lr19* сконцентрировано в регионах Поволжья (14% от общего числа, рекомендуемых

для региона), а с геном *Lr9* - на Урале и в Западной Сибири (11% и 15% соответственно). Наблюдается динамика нарастания числа сортов с геном *Lr9* в Государственном реестре в 2009-2017 гг. по сравнению с предыдущим периодом (табл. 27). При этом обратная динамика (снижения) наблюдается для сортов с геном *Lr19* в регионах Поволжья. Кроме того, у новых рекомендуемых к возделыванию сортов пшеницы выявлены сочетания гена *Lr19* с другими *Lr*-генами, что обеспечивает высокий уровень их устойчивости и способствует продлению «срока полезной жизни» для гена *Lr19*.

Высокоэффективные в РФ гены *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr47* в российских сортах не выявлены, соответственно они могут служить потенциалом для селекции на устойчивость к бурой ржавчине. При этом впервые в РФ в районирование включены сорта зарубежной селекции (КВС Аквилон и Канюк) с геном *Lr24*. Высокое распространение в волжских сортах имеют эффективные гены, неидентичные известным эффективным, например *Lr6Agⁱ1* и *Lr6Agⁱ2* от пырея промежуточного. В Уральском регионе для выращивания рекомендуется сорт Челябин 75 с геном *LrSp* от *Aegilops speltoides*. В настоящее время посевные площади, занятые данными сортами, относительно невелики, однако при их расширении следует усилить мониторинг устойчивости из-за ее возможного преодоления патогеном.

У большинства устойчивых в полевых условиях озимых сортов выявлено наличие малоэффективных ювенильных генов и гена частичной устойчивости *Lr34*. Созданию сортов, несущих различные комбинации расоспецифических *Lr*-генов, полностью или частично утративших эффективность, в настоящее время во всем мире уделяется большое внимание (Serfing et al., 2011; Dakouri et al., 2013). Показано, что выращивание таких сортов способствует стабилизации ситуации с бурой ржавчиной за счет отсутствия направленного естественного отбора в популяциях патогена.

С использованием молекулярных маркеров мы проводим ежегодный скрининг обширного селекционного материала. В результате отобраны перспективные генотипы пшеницы, несущие эффективные сочетания *Lr*-генов. По

результатам этих исследований диссертант включен в авторский состав следующих устойчивых к бурой ржавчине сортов яровой пшеницы: Силач, Памяти Одинцовой, Челябин 80 (оригинатор ЧНИИСХ), а также участников сортов Сигма, Сигма 2, Омская 41, Омская 42 (оригинатор СФНЦА РАН (ранее СибНИИСХ) (Приложение 3).

Перманентный анализ популяций в течение длительного периода позволил охарактеризовать структуру популяций возбудителя бурой ржавчины на мягкой пшенице и выявить дискретные изменения, произошедшие в ней. Изучение генетики устойчивости растений-хозяев (сортов пшеницы), возделываемых в разных регионах РФ, позволило объяснить причины произошедших в популяциях патогена изменений. Результаты популяционных исследований и представленности *Lr*-генов в сортах пшеницы следует учитывать в региональных селекционных программах и при размещении новых генетически защищенных сортов. При создании новых генотипов следует наряду с донорами эффективных *Lr*-генов использовать сочетания малоэффективных генов, способствующие повышению устойчивости. Наличие молекулярных маркеров, подобранных для использования в маркер-вспомогательной селекции, существенно облегчает эту задачу.

ВЫВОДЫ

1) В результате многолетнего (2001-2017 гг.) мониторинга вирулентности популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы в семи регионах РФ: Северо-Западном, Центральном, Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском, Нижневолжском, Средневолжском, Волго-Вятском, Уральском и Западно-Сибирском охарактеризован фенотипический состав и структура распределения фенотипов патогена. Выявлены изменения фенотипического состава популяций *P. triticina* во всех регионах РФ в 2010-2017 гг., по сравнению с предыдущим десятилетием. Общим в изменчивости для всех региональных популяций явилась замена фенотипов группы F- (авирулентность к *Lr1* и *Lr2a*) на фенотипы групп P- и M- (вирулентность к *Lr1* и авирулентность к *Lr2a*). В азиатской популяции отмечено появление и нарастание численности новых фенотипов TQ-, TL-, характеризующиеся вирулентностью к гену *Lr9*.

2) Установлена дифференциация популяций *P. triticina* по признаку вирулентности на три группы: европейская, азиатская и кавказская. Высокой стабильностью ареала характеризовались азиатская и кавказская популяции, некоторое изменение ареала отмечено для европейской популяции.

3) Впервые в России с использованием молекулярных маркеров охарактеризован полиморфизм популяций *P. triticina* из разных географических регионов. С использованием микросателлитных маркеров подтверждена дифференциация российских популяций *P. triticina* на европейскую, азиатскую и кавказскую группы. Установлен интенсивный генный поток между кавказской и европейской популяциями *P. triticina*, и слабый между азиатской и европейской.

4) Определено высокое генотипическое разнообразие дагестанской популяции *P. triticina* по микросателлитным локусам и высокое по сравнению с другими российскими популяциями число уникальных генотипов (75%).

5) В дагестанской популяции *P. triticina* выявлено несколько контрастных групп изолятов, различающихся по вирулентности и микросателлитным локусам. В отдельную группу выделены изоляты с

тетраплоидных видов *T. aethiopicum*, *T. turanicum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. polonicum*, *T. persicum*. Они характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности (9,4-10,1) и были авирулентны к линиям TcLr2a, TcLr2b, TcLr2c, TcLr15, TcLr17. Изоляты с гексаплоидных видов *T. spelta*, *T. sphaerococcum*, *T. vavilovii*, *T. petropavlovskiyi*, *T. macha*, *Ae. trivialis*, *T. compactum*, *T. aestivum* имели большее число аллелей вирулентности (12,7-14,3) и характеризовались высоким сходством. Существенная дифференциация установлена между коллекциями патогена на диплоидных видах-хозяевах. Изоляты с видов *T. tauschii* и *T. monococcum* были более вирулентны (14,6-15) по сравнению с *Ae. sharonensis* и *Ae. caudata* (10).

6) Охарактеризована ювенильная и полевая устойчивость у 294 сортов озимой и 213 яровой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений. Установлено, что более 20% яровых сортов обладают ювенильной устойчивостью. С использованием молекулярных маркеров выявлено широкое распространение генов *Lr19* и *Lr9* у сортов яровой пшеницы (8,9% и 6,6% соответственно). Определено, что четверть из них несут *Lr*-гены, неидентичные известным эффективным. У 20% озимых сортов полевая устойчивость к бурой ржавчине варьировала от высокой до умеренной. У большинства устойчивых в полевых условиях озимых сортов выявлены разные сочетания малоэффективных генов и гена частичной устойчивости *Lr34*.

7) Все изоляты, вирулентные к *Lr9* и *Lr19*, характеризовались авирулентностью к *Lr26*. Сочетание этих генов рекомендуется для использования в селекционном процессе. Высокой эффективностью во всех регионах РФ характеризовались гены *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и *Lr57*.

8) На основании комплексного подхода с использованием фитопатологических и молекулярных методов охарактеризованы микроэволюционные процессы. Выявлены изменения внутривидовой структуры патогена, обусловленные расширением генетического разнообразия выращиваемых сортов пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине. Основным фактором микроэволюции популяций *P. tritricina* на территории РФ является

изменчивость, обусловленная действием растения-хозяина. Слабая степень изоляции подтверждена между европейской и кавказской популяциями и высокая - между азиатской и европейской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдуллаев, К.М. Состав популяции *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* на тритикале и пшенице / К.М. Абдуллаев, Л.А. Михайлова, И.Г. Одинцова // Генофонд культурных растений для селекции в условиях орошаемого земледелия Южного Дагестана (Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетики и селекции). – 1985. – Т. 98. – С.24–28.

Аблова, И.Б. Принципы и методы селекции пшеницы на устойчивость к болезням в КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко / И.Б. Аблова, Л.А. Беспалова, Ф.А. Колесников и др. // Зерновое хозяйство России. – 2016. – №5. – С.32–36.

Афонин, А.Н. Агроэкологический Атлас России и сопредельных государств: сельскохозяйственные растения, их вредители, болезни и сорняки. [DVD–версия]. А.Н. Афонин, С.Л. Гринн, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролов. 2008 – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru>).

Агабаева, А.Ч. Патогенные свойства возбудителя листовой ржавчины пшеницы (*Puccinia triticina* Eriks.) в Казахстане / А.Ч. Агабаева, Ш.С. Рсалиев // Новости науки Казахстана. Научно–технический сборник. – 2013. – Вып.1(115). – С.66–75.

Алексеева, Т.П. Характеристика агрессивности рас, составляющих северокавказскую популяцию *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. / Т.П. Алексеева, Л.А. Смирнова // Биологические науки. – 1984. – №5. – С. 90–94.

Алексеева, Т.П. Характеристика вирулентности северокавказской популяции *Puccinia recondita* Rob. Ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss. et Hen. / Т.П. Алексеева, Л.А. Смирнова // Биологические науки. – 1986. – №7. – С. 102–108.

Аманов, А. Популяционное изучение возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Средней Азии и Южном Казахстане и создание устойчивости селекционного материала в условиях полива: автореферат дис... канд. биол. наук: 06.01.05, 06.01.11 / Аманов Амир – Л., 1984. – 20 с.

Анпилогова, Л.К. Состояние генофонда вирулентности ржавчинных грибов и эффективность генов устойчивости пшеницы на Северном Кавказе / Л.К.

Анпилогова // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность. Тезисы докладов Всероссийского съезда по защите растений. С. Петербург, декабрь 1995 г. – СПб, 1995. – С153.

Афанасенко, О.С. Проблемы рационального использования генетических ресурсов устойчивости растений к болезням / О.С. Афанасенко // Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений: СПб:РАСХН, Отделение защиты растений, ГНУ ВНИИЗР, 2010. – С.3–10.

Бабаянц, Л.Т. Расовый состав бурой и стеблевой ржавчины пшеницы на юго–западе степи Украины / Л.Т. Бабаянц //Сборник докладов Европейской и Средиземноморской конференции о ржавчине хлебных злаков. Чехословакия, Прага, 1972. – С.23–25.

Бабаянц, Л.Т. Изменение расового состава *Puccinia recondita* f.sp. *tritici* на юге Украины в 1997–1999 гг. / Л.Т. Бабаянц, А.А. Васильев, О.В. Бабаянц // Микология и фитопатология. – 2001. – Т.35(4). – С. 74–81.

Барменков, А.С. Географическое распространение рас *Puccinia triticina* Erikss. f. sp. *tritici* по Союзу ССР / А.С. Барменков // Итоги научно–исследовательских работ Всесоюзного института защиты растений за 1936. Ч.1. Вредители и болезни зерновых культур и ползащитных полос. – Л.,1937. – С.150–152.

Барменков, А.С. Географическое распространение физиологических рас бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Erikss.) по СССР / А.С. Барменков // В кн. Ржавчина зерновых культур (работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур). Под ред. Н.А. Наумова, А.К. Зубарева. – М.: Сельхозгиз, 1938. – С.180–197.

Белан, И.А. Создание сортов мягкой пшеницы, устойчивых к грибным заболеваниям, для условий Западной Сибири и Урала / И.А. Белан, Л.П. Россеева, Л.В. Мешкова и др. // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2017. – № 1(147). – С. 5–14.

Бережнова, Г. И. Расовый состав и генофонд вирулентности возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Средней Азии и Северном Казахстане / Г.И. Бережнова, В.А. Мостовой, С.А. Шарипов, Р.И. Труфанов // Узбекский ботанический журнал. – 1988. – №2. – С.45–47.

Бережнова, Г.И. Оценка сходства популяций возбудителя бурой ржавчины на пшенице в Западном и Северном Казахстане / Г.И. Бережнова, Е.В. Якубова, В.А. Мостовой, В.П. Турапин // Вестник с.х. науки Казахстана. – Алма-Ата, 1990. – №9. – С.32–33.

Берлянд–Кожевников, В.М. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (Генетическое разнообразие популяций гриба и растения–хозяина) / В.М. Берлянд–Кожевников, А.П. Дмитриев, Е.Б. Будашкина и др. – Новосибирск: Наука, 1978. – 442 с.

Беспалова, Л.А. Применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко / Л.А.Беспалова, А.В. Васильев, И.Б. Аблова и др.// Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т.16(1). – С.37–43.

Беспалова, Л.А. Сорты пшеницы и тритикале / Л.А. Беспалова, А.А. Романенко, Ф.А. Колесников и др. – Краснодар, 2017. – 168 с.

Богуславский, Р. Л. Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции / Р.Л. Богуславский, О.В. Голик. – Харьков, 2004. – 236 с.

Борисенко, А.Н. Расы бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Eri. в Киргизии, Казахстане, Западной Сибири и Южном Урале: автореферат дис... канд. биол. наук: 06.01.05 / А.Н. Борисенко. – М.,1970. –18 с.

Брызгалова, В.А. К вопросу о температурных условиях прорастания спор *Puccinia triticina* Erikss. в Восточной Сибири / В.А. Брызгалова // Итоги научно–исследовательских работ Всесоюзного института защиты растений за 1936. Ч.1. Вредители и болезни зерновых культур и ползащитных полос. – Л.,1937. – С.166–167.

Брызгалова, В.А. О новом промежуточном хозяине бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Eriks. / В.А. Брызгалова // Сборник по защите растений Восточной Сибири. – Иркутск, 1937. – №5. – С.75–88.

Брызгалова, В.А. О новом промежуточном хозяине бурой ржавчины пшеницы / В.А. Брызгалова // Итоги научно–исследовательских работ Всесоюзного института защиты растений за 1936. Ч.1. Вредители и болезни зерновых культур и ползащитных полос. – Л.,1937. – С.146–148.

Бударина, Н.А. Об источниках заражения пшеницы бурой ржавчиной в Крыму / Н.А. Бударина // Труды Крымской государственной комплексной с.х. опытной станции. – Крымиздат., 1955. – Т.1. – С. 193–196.

Булат, С.А. Идентификация грибов и анализ их генетической изменчивости методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с геноспецифичными и неспецифичными праймерами / С.А. Булат, Н.В. Мироненко // Генетика. – 1996. – Т.32(2). – С.165-183.

Булат, С.А. Способ идентификации видов организмов / С.А. Булат, Н.В. Мироненко, О.К. Кабоев и др. Российский патент No.1833644, приоритет 20.11.1989.

Булойчик, А.А. Изменение частоты встречаемости генов вирулентности в белорусской популяции *Puccinia triticina* Erikss. в 1980, 1984 и 1994 гг. / А.А. Булойчик, Е.А. Волуевич // Микология и фитопатология. – 1997. – Т.31(5). – С.55–59.

Борисенко А.Н. Расы бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Eг. в Киргизии, Казахстане, Западной Сибири и Южном Урале Борисенко А.Н. Расы бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Eг. в Киргизии, Казахстане, Западной Сибири и Южном Урале // Микология и фитопатология. – 1997. – Т.31 (5). – С. 55–59.

Булойчик, А.А. Частота встречаемости генов вирулентности в белорусских популяциях *Puccinia triticina* Erikss/ А.А. Булойчик, В.С. Борзяк, Е.А. Волуевич // Молекулярная и прикладная генетика. – 2010. – Т.11. – С.68–73

Бухгейм, А.Н., Лисицина М.И. К вопросу о биотипах бурой листовой ржавчины пшеницы в Центральном районе Европейской части Союза ССР / А.Н. Бухгейм, М.И. Лисицина. – Москва, 1934. – 16 с.

Вавилов, Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (Применительно к запросам селекции) / Н.И. Вавилов // В кн. «Теоретические основы селекции растений». – М.:Л., 1935. – Т. 1. – С. 893–900.

Вавилов, Н.И. Селекция устойчивых сортов как основной метод борьбы со ржавчиной / Н.И. Вавилов // В кн. Ржавчина зерновых культур (работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур), под ред. Н.А. Наумова, А.К. Зубарева.– М.: Сельхозгиз, 1938. – С.3–20.

Ван Дер Планк, Я. Устойчивость растений к болезням / Я. Ван Дер Планк. – М.: «Колос», 1972. – 253 с.

Васильева, Л.Н. О биологии ржавчинных грибов зерновых культур в Приморском крае / Л.Н. Васильева // Сообщения Дальневосточного филиала Академии наук СССР. – Владивосток, 1951. – С.15–19.

Васильчук, Н.С. Перспективы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчинным болезням / Н.С. Васильчук, А.Ф. Дружкин, С.Н. Сибикеев // Вестник Саратовского ГАУ им. Н.И. Вавилова. – 2011. – №2. – С.3–8.

Веденеева, М.Л. Динамика популяции патогена и селекция ржавчиноустойчивых сортов пшеницы в Поволжье / М.Л. Веденеева, Т.С. Маркелова // Генетика, физиология и селекция зерновых культур на Юго–Востоке. Сборник научных трудов. – Саратов, 1987. – С.62–68.

Веденеева, М.Л. Структура популяции бурой ржавчины пшеницы в Поволжье и эффективность селекции на иммунитет / М.Л. Веденеева, Т.С. Маркелова // Проблемы и пути преодоления засухи в Поволжье. – Саратов, 2000.– Ч.1. – С. 325–331.

Веденеева, М.Л. Мониторинг популяции бурой ржавчины в Поволжье в связи с селекцией на иммунитет / М.Л. Веденеева., Т.С. Маркелова // Первая Всероссийская конференция по иммунитету растений к болезням и вредителям. Научные материалы. – СПб., 2002. – С.73–74

Волкова, Г.В. Структура и изменчивость популяций возбудителей бурой и желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе и обоснование приемов управления внутривидовыми процессами: автореф. дис... д-ра. биол. наук: 06.01.11/ Волкова Галина Владимировна. – СПб, 2006. – 39 с.

Волкова, Г.В. Влияние пестицидной защиты посевов пшеницы на состояние вирулентности ржавчинных грибов / Г.В. Волкова, Т.П. Алексеева // Первая Всероссийская конференция по иммунитету растений к болезням и вредителям. Научные материалы. – СПб., 2002. – С.75–76.

Волкова, Г.В. Характеристика популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы по вирулентности в пяти агроклиматических зонах Северного Кавказа / Г.В. Волкова, Л.К. Анпилогова, П.А. Полушин и др. // Доклады РАСХН. – 2011. – №4. – С.31–34.

Волкова, Г.В. Расовый состав возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе / Г.В. Волкова, В.Д. Надыкта // Вестник Российской академии с.х. наук. – 2005. – №2. – С.53–55.

Волуевич, Е.А. Изменение частоты встречаемости генов вирулентности в белорусской популяции бурой ржавчины за последние 15 лет / Е.А. Волуевич, А.А. Булойчик // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность. Тезисы докладов Всероссийского съезда по защите растений. С. Петербург, декабрь 1995 г. – СПб, 1995. – С. 173–174.

Волуевич, Е.А. Генетические основы устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *Russinia triticea* Erikss в условиях БССР: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Волуевич Елена Александровна. – Минск, 1985. – 20 с.

Волуевич, Е.А. Генетические подходы в селекции мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине (обзорная статья) / Е.А. Волуевич // Молекулярная и прикладная генетика. – 2013. – Т.14. – С.36–45.

Волуевич, Е.А. Плейотропные эффекты генов устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к биотрофным грибным патогенам / Е.А. Волуевич // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. – 2016. – № 2. – С. 115–125.

Воронкова, А.А. Итоги многолетнего изучения (1936–1958 гг.) поражения пшеницы бурой ржавчиной в условиях Кубани / А.А. Воронкова // Тезисы докладов III Всесоюзного совещания по иммунитету растений к болезням и вредителям. Степень изученности и практического использования иммунитета хлебных злаков к главнейшим болезням и вредителям. – Кишинев, 1959. – С. 54–57.

Воронкова, А.А. Особенности расового состава и причины сильной эпифитотии бурой ржавчины пшеницы / А.А. Воронкова, Л.И. Сидорина // Вестник с.-х. науки. – 1974. – №1. – С. 25–28.

Воронкова, А.А. Результаты изучения генетики иммунитета пшеницы к ржавчине / А.А. Воронкова // Иммунитет сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. М.; Колос, 1975. – С. 225–232.

Гандилян, П.А. Новый вид тетраплоидной пшеницы – *Triticum erebuni* Gandil. / П.А. Гандилян // Науч.–техн. бюл. ВНИИ растениеводства. – 1984. – Вып. 142. – С.77–78.

Гешеле, Э.Э. Биотипический состав бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss. в Одесском районе / Э.Э. Гешеле // Защита растений. Сборник. – 1936. – №10. – С.21–27.

Гончаров, Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей / Н.П. Гончаров. – Новосибирск: Академическое издание «ГЕО», 2012. – 523 с

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию Том 1. Сорта растений. – 2017. – Режим доступа: <http://www.gossort.com/>

Гульятеева, Е.И. Структура российских популяций гриба *Puccinia triticina* Erikss. / Е. И. Гульятеева, Е.Л. Шайдаюк, И.А. Казарцев, М.К. Аристова // Вестник защиты растений.– 2015. – Т.3. – №85. – С.5–10.

Гульятеева, Е.И. Вирулентность и структура популяций *Puccinia triticina* в Российской Федерации в 2007 году / Е.И. Гульятеева, О.А. Баранова, А.П. Дмитриев // Вестник защиты растений. – 2009. – №4.– С.333–338.

Гультяева, Е.И. Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК–маркеров и характеристика эффективности *Lr*–генов / Е.И. Гультяева. – Санкт–Петербург, 2012. – 72 с.

Гультяева, Е.И. Наследование устойчивости сортов и линий пшеницы к ржавчинам: автореф. дис...канд. биол. наук: 06.01.11 / Гультяева Елена Ивановна. – СПб-Пушкин, 1992. – 20 с.

Гультяева, Е.И. Структура популяций *Puccinia triticina* по вирулентности и ДНК-маркерам в Северо-Западном регионе РФ в 2007 году / Е.И. Гультяева, Е. Косман, А.П. Дмитриев, О.А. Баранова // Микология и фитопатология. – 2011. – Т.45. – №1. – С.70–81.

Гультяева, Е.И. Генетическая дифференциация *Puccinia triticina* Erikss. по микросателлитным локусам на территории России / Е.И. Гультяева, М.К. Аристова, Е.Л. Шайдаюк и др. // Генетика. – 2017. – №9. – С.1053–1060.

Гультяева, Е.И. Тенденции изменчивости популяций *Puccinia triticina* под влиянием выращиваемых сортов пшеницы и эффективность *Lr*-генов в основных зернопроизводящих регионах РФ / Е.И. Гультяева, О.А. Баранова // Технология создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений: СПб:РАСХН, Отделение защиты растений, ГНУ ВНИИЗР. – 2010. – С.26–48.

Гультяева, Е.И. Селекция на устойчивость к бурой ржавчине в России / Е.И. Гультяева, А.С. Садовая // Защита и карантин растений. – 2014. – №10. – С.24–26.

Гультяева, Е.И. Молекулярно–генетические подходы в изучении популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы / Е.И. Гультяева, И.А. Казарцев // Вестник защиты растений. – 2018. – №2(96). – С.5–12.

Гультяева, Е.И. Молекулярно–генетический полиморфизм *Puccinia triticina* в Южном Дагестане – центре совместной эволюции возбудителя бурой ржавчины и пшеницы / Е.И. Гультяева, И.А. Казарцев, Е.Л. Шайдаюк // Генетика, 2018 (в печати).

Гульятеева, Е.И. Эффективность молекулярных маркеров для выявления генов *Lr35*, *Lr28* и *Lr47* у мягкой пшеницы / Е.И. Гульятеева, А.С. Орина., Ф.Б. Ганнибал и др. // Генетика. – 2014. – Т.50. – №2. – С. 147–156.

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... канд. биол. наук: _ 03.00.15 /Дмитриев Андрей Петрович. – Ленинград, 1975. – 26 с.

Дмитриев, А. П.. Исследование расового и генотипического состава дербентской популяции *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. в 1972–1973 гг. / А.П. Дмитриев, Л.А. Михайлова, Л.Ф. Шеломова., А.И.Деревянкин // Микология и фитопатология. – 1976. – Т. 10. – № 4. – С. 61–64.

Дмитриев, А. П. Изучение гетерокариоза у возбудителя бурой ржавчины пшеницы / А.П. Дмитриев, Л.Ф. Шеломова // Бюл. НИИ защиты растений. – 1976. – №39. – С 61–64.

Дорофеев, В.Ф. Пшеницы мира / В.Ф. Дорофеев, Р.А. Удачин, Л.В. Семенова и др. – Ленинград: Колос, 1987. – 487 с.

Дружин, А.Е. Влияние изменений климата на структуру популяций патогенов яровой пшеницы в Поволжье / А.Е. Дружин // Аграрный вестник Юго–Востока. – 2010. – № 1(4). – С. 31–35.

Дьяков, Ю.Т., Левитин М.М. Инвазии фитопатогенных грибов / Ю.Т. Дьяков, М.М. Левитин. – М.:Ленанд, 2018. – 260 с.

Дьяков, Ю.Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов / Ю.Т. Дьяков. – М.: Изд. дом "Муравей", 1998. – 384 с.

Егорова, М.Н. Расы бурой ржавчины в Орджоникидзевском и Краснодарских краях СССР / М.Н. Егорова // В кн. Ржавчина зерновых культур (работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур). Под ред. Н.А. Наумова, А.К. Зубарева. – М.:Сельхозгиз, 1938. – С.198–203.

Егорова, Н.П. Расовый состав бурой ржавчины пшеницы на территории Средней Азии / Н.П. Егорова, З.А. Шаварина //Микология и фитопатология. – 1970. – Т.4(5). – С.359–361.

Жданов, В.П. Особенности расовой и генетической структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) Казахстана, Западной Сибири и Южного Урала в связи с задачами селекции: автореф. дисс...канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Жданов Владимир Павлович. – Алмабалык, 1990. – 25 с.

Жемчужина, А.И. Устойчивость сортов озимой пшеницы к бурой ржавчине / А.И. Жемчужина, Л.Н. Назарова, А.М. Дымченко // Селекция и семеноводство. –1992. – №1. –С.6–11.

Жемчужина, А.И. Вирулентность популяций возбудителя бурой ржавчины пшениц в различных регионах Российской Федерации в 2000 г. / А.И. Жемчужина, Н.Н. Кряжева // Первая Всероссийская конференция по иммунитету растений к болезням и вредителям. Научные материалы. – СПб., 2002. – С.83.

Жемчужина, А.И. Эффективность ювенильных генов устойчивости в 2009-2010 годах против бурой ржавчины пшеницы на территории РФ /А.И. Жемчужина, Е.Д. Коваленко, Н.С. Жемчужина // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 376-379.

Жемчужина, А.И. Вирулентность возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории России в 2000–2005 гг. / А.И. Жемчужина, Н.Н. Куркова, Е.Д. Коваленко // 50 лет на страже продовольственной безопасности страны. Юбилейный сборник трудов. – Большие Вяземы, 2008. – С.325–330.

Жиров, Е.Г. Геномная инженерия у пшеницы / Е.Г. Жиров, Т.К. Терновская // Вестник с-х науки. – 1984. – №10. – С.58–66.

Захаров, И.А. Генетика микроорганизмов / И.А. Захаров, К.В. Квитко. – ЛГУ, 1967. – 240 с.

Зубов, Д.Е. Селекционная ценность доноров устойчивости яровой мягкой пшеницы к листовой ржавчине в Среднем Поволжье: автореф... канд. с.- х. наук: 06.01.05 / Зубов Денис Евгеньевич. – Кинель, 2011. – 20 с.

Иванова, О.В. Источники устойчивости яровой пшеницы к бурой ржавчине и изменчивость структуры популяции возбудителя в условиях Нижнего

Поволжья: автореф. дисс... канд. с.-х. наук: 06.01.07 / Иванова Ольга Владимировна. – Саратов, 2013.–22 с.

Кабалкина, Н.А. Проблемы болезнеустойчивости сортов основных сельскохозяйственных культур по данным Государственного испытания / Кабалкина // Иммуитет сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. – М.: Колос, 1975. – С. 65–76.

Каталог сортов зерновых и зернобобовых культур Владимирского НИИСХ Россельхозакадемии. Составитель С.Е. Скатова. – Владимир: «Рост», 2011 – 28 с.

Кириченко, Ф.Г. Методы селекции озимой мягкой пшеницы на устойчивость к болезням / Ф.Г. Кириченко, Э.Э. Гешеле, Л.Т. Бабаянц и др. // Иммуитет сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. – М. «Колос». – 1975. – С.85–94.

Клевцова, С.В. Достижения селекции пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко / С.В. Клевцова, И.Б. Аблова, Л.А. Беспалова, А.П. Бойко // Материалы IV Всероссийской научно–практической конференции молодых ученых «Научное обеспечение агропромышленного комплекса». – Кубанский ГАУ, 2010. – С 48–50.

Коваленко, Е.Д. Современное состояние популяций возбудителя бурой ржавчины и создание генбанка источников и доноров устойчивости пшеницы Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина, М.И. Киселева и др. // Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика. Материалы Международной научно–практической конференции, посвященной 125 –летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Большие Вяземы Московской обл. 17–20 июля 2012 г. – 2012 – С.69–80.

Коваленко, Е.Д. Иммунологические методы создания болезнеустойчивых сортов зерновых культур / Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина, Н.Н. Кряжева // Генетическая структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы // Агро XXI. –2000.– No 4. –С. 14–15.

Коваленко, Е.Д. Информационный отчёт по договору “Изучение структуры популяций наиболее опасных возбудителей болезней зерновых культур и

создание сортов, устойчивых к факультативным и облигатным патогенам/ Е.Д. Коваленко, Т.М. Коломиец, А.И. Жемчужина и др.. – Б.Вяземы, 2001 – 22 с.

Койшибаев, М. Сезонная и многолетняя динамика бурой ржавчины в Северном Казахстане / М. Койшибаев // Итоги и перспектива селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим и биотическим факторам внешней среды. – Шортанды. – 2001. – С. 75-84.

Койшибаев, М. К. Болезни зерновых культур: симптомы, распространение и вредоносность, специализация, биологические особенности, структура популяций возбудителей и интегрированная защита посевов. / М. К. Койшибаев - Алматы: Бастау, 2002. – 368 с.

Коновалова, Н. Е. Динамика расового состава возбудителей ржавчинных заболеваний хлебных злаков в СССР / Н. Е. Коновалова, М. В. Суздальская, А. И. Жемчужина и др. // Микология и фитопатология. 1970. – Т.42(1). – С. 107–122.

Коптик И.К. Селекция на устойчивость к бурой ржавчине / И.К. Коптик, Г.В. Будевич // Всесоюзная конференция «Проблемы повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. Тезисы докладов. Ч.3. Устойчивость к болезням.– Ленинград.,1981.– С.46.

Коренюк, Е.А. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы с устойчивостью к бурой ржавчине в условиях Омского Прииртышья: автореф... канд. с.–х. наук: 06.01.05 / Коренюк Екатерина Андреевна. – Барнаул, 2015. – 18 с.

Крупнов, В.А. Эффекты взаимодействия транслокаций от пырея удлиненного и пырея промежуточного в генофоне мягкой пшеницы / В.А. Крупнов, С.Н. Сибикеев, О.В. Крупнова и др. // Аграрный вестник Юго–Востока. – 2010. – № 1 (4). – С.11–14.

Крупнов, В.А. Чужеродные гены в защите растений от паразитов / В.А. Крупнов // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: Материалы 3 съезда ВОГиС. — М., 2004. — С. 427.

Кудинова, О.А. Вирулентность и ДНК – полиморфизм изолятов *Puccinia triticina* из Северного Кавказа и Ленинградской области // О.А. Кудинова, О.Ю.

Кремнева, Г.В. Волкова // Научный журнал КубГАУ. – 2010. – №62(08). Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2010/08/pdf/15.pdf>

Кудинова О.А. Динамика северокавказской популяции бурой ржавчины пшеницы (возбудитель – *Puccinia triticina*) по вирулентности и ДНК–полиморфизму / О.А. Кудинова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2011. – Т.6.– №68. С.63–65.

Куликова Г.Н. Резерваторы бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Erikss.) в Казахстане и прилегающих зерновых районах в 1965 г. / Г.Н. Куликова, А.Н. Борисенко // Вестник с.х. науки. – Алма–Ата, 1967. – №12. – С.96–97.

Лайкова, Л.И. Создание и изучение сорта яровой мягкой пшеницы "Памяти Майстренко" с интрогрессией генетического материала от синтетического гексаплоида *Triticum timopheevii* Zhuk.x *Aegilops tauschii* Coss. / Л.И. Лайкова, И.А. Белан, Е.Д. Бадаева и др. // Генетика. – 2013. – Т.49. – №1. – С.1–10.

Лапченко, Г.Д. Использование промежуточных ППГ ($2n=56$) в селекции озимой пшеницы / Г.Д. Лапченко // Труды конф. По улучшению селекционно–семеноводческой работы с зерновыми культурами в РСФСР. – М., 1973.– С.17–28

Лебедев, В.Б. Расовая и генетическая характеристика популяций бурой ржавчины в Нижнем Поволжье / В.Б. Лебедев // Защита растений от вредителей и болезней: сб. науч. тр. / Саратовская гос. с.–х. акад. им. Н.И. Вавилова. – Саратов, 1997. – С. 14–19

Лебедев, В.Б. Ржавчина пшеницы в Нижнем Поволжье. / В.Б. Лебедев. – Саратовский государственный аграрный университет. – 1998. – С.25–33.

Левитин, М.М. Генетические механизмы изменчивости фитопатогенных грибов/ М.М. Левитин // Изменчивость фитопатогенных микроорганизмов.– М.,1983. – С.31–38.

Левитин, М.М. Структура и ареалы популяций фитопатогенных грибов / М.М. Левитин, Н.В. Мироненко // Биосфера. –2016. –Т.2 (8). – С. 2016–225.

Леонова, И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов / И.Н.

Леонова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Том 17(2). – С. 314–325.

Лесовой, М.П. Динамика вирулентности биотипов расы 77 возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории Украинской ССР / М.П. Лесовой, Г.С. Суворова // Защита растений. – Киев, 1985. – Вып. 32. – С.5–10.

Лесовой, М.П. Состав, динамика и специализация рас возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Украине / М.П. Лесовой, Г.С. Суворова // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Омск, 4–7 августа, 1981 г. – 1981. – С.32–33.

Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр / Пер. с англ. М.В. Мины под ред. и с предисл. В.Г. Гептнера. – М.: Мир, 1974. – 460 С.

Маркелова, Т.С. Изучение структуры и изменчивости популяции бурой ржавчины пшеницы в Поволжье / Т.С. Маркелова // АГРО XXI. – 2007. – №4–6. Режим доступа: <https://www.agroxxi.ru/journal/20070406/20070406018.pdf>

Маркелова, Т.С. Иммунологические основы и методы создания исходного материала пшеницы для селекции на устойчивость к болезням в Поволжье: автореф... д. с-х наук: 06 01 11 / Маркелова Тамара Сергеевна. – Саратов, 2007. – 43 с.

Маркелова, Т.С. Основные направления селекции пшеницы на устойчивость к болезням / Т.С.Маркелова // Защита и карантин растений. – 2011. – №12. – С. 21–23.

Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к основным болезням в странах–членах СЭВ. – Прага, 1988. – 322 с.

Мешкова, Л.В. Структура и изменчивость популяции бурой ржавчины пшеницы / Л.В. Мешкова // Первая Всероссийская конференция по иммунитету растений к болезням и вредителям. Научные материалы. – СПб, 2002. – С.105–106.

Мешкова, Л.В. Изучение популяции бурой ржавчины пшеницы в Западно–Сибирском селекцентре и создание устойчивых аналогов / Л.В. Мешкова, Л.П. Росеева // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного

комплекса: экономика, эффективность, экологичность. Тезисы докладов Всероссийского съезда по защите растений. С. Петербург, декабрь 1995 г. – СПб, 1995. – С.22–223.

Мешкова, Л.В. Физиологическая специализация возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Омской области в 2014 году / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Успехи современной науки. – 2016. – №10. – Т. 3. – С. 116–118.

Мешкова, Л.В. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к ThLr9 в регионах Сибири и Урала / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева, Е.Р. Шрейдер, А.В. Сидоров // Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. Санкт–Петербург, 29 сентября–2октября 2008 г. – СПб, 2008. – С. 70–73.

Мешкова, Л.В. Вирулентность возбудителя бурой ржавчины пшеницы в регионах Сибири и Южного Урала /Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Материалы Международной научно–практической конференции, посвященной 125–летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17–21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С.237–241.

Мешкова, Л.В. Популяционно–генетическая характеристика возбудителя бурой ржавчины пшеницы и генофонд устойчивости к нему в Западной Сибири: автореф. дисс...канд. биол. наук:06.01.11 / Мешкова Людмила Викторовна – Л. 1984. – 36с.

Мешкова, Л.В. Динамика распространения патотипа возбудителя бурой ржавчины пшеницы вирулентного к сортам с геном *Lr9* в Омской области / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева, Е.А. Коренюк, И.А. Белан // Микология и фитопатология. – 2012. – Т. 46. – Вып. 6. – С. 397–400.

Мироненко, Н.В. Современные представления о генетической структуре популяций фитопатогенных грибов / Н.В. Мироненко // Технология создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений: СПб:РАСХН, Отделение защиты растений, ГНУ ВНИИЗР. – 2010. – С.11–26.

Мироненко, Н.В. Видоидентификация фитопатогенных грибов методом УП–ПЦР / Н.В. Мироненко, С.А. Булат // Методическое пособие. – СПб: ВИЗР, 2003. – 25 с.

Митрофанова, О.П.. Генетическая дифференциация гексаплоидной пшеницы по данным анализа микросателлитных локусов / О.П. Митрофанова, П.П. Стрельченко, А.В. Конарев, Ф. Балфорьер // Генетика. – 2009. – Т.45(11). – С.1530-1539.

Михайлова, Л. А. Популяционно–генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в Дербенте: автореф... канд. биол. наук: 03.00.15 / Михайлова Людмила Александровна. – Ленинград, 1973. –23 с.

Михайлова, Л.А. Горизонтальная устойчивость образцов пшеницы к бурой ржавчине Л.А. Михайлова // Тез. докл. 7 Всесоюз. совещания по иммунитету с.–х. растений к вредителям и болезням. – Новосибирск, 1981. – С. 153–154.

Михайлова, Л. А. Изменение структуры популяции *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в окрестностях Дербента (Дагестан) в 1970–1995 гг. /Л. А. Михайлова, К. М. Абдуллаев, Л.Ф. Шеломова //Микология и фитопатология – 1997. – Т.31(2). – С. 71–77.

Михайлова, Л.А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы / Л.А. Михайлова / Под ред. акад. РАСХН М.М. Левитина. – СПб.: ВИЗР, 2006. – 80 с.

Михайлова Л.А. Генетика популяций фитопатогенных грибов / Л.А. Михайлова // Изменчивость фитопатогенных микроорганизмов. – М. 1983. – С.39–51.

Михайлова, Л.А. Горизонтальная устойчивость образцов пшеницы к бурой ржавчине / Л.А. Михайлова // Тез. докл. 7 Всесоюз. совещания по иммунитету с.–х. растений к вредителям и болезням. – Новосибирск, 1981. – С. 153–154.

Михайлова, Л.А. Закономерности изменчивости популяций возбудителя бурой ржавчины и генетический контроль устойчивости пшеницы к болезни:

диссертация ... д-ра биол. наук в форме научного доклада: 06.01.11 / Михайлова Людмила Александровна. – СПб, 1996. – 63 с.

Михайлова Л.А. Методы исследований структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* / Л.А. Михайлова, Е.И. Гультяева, Н.В. Мироненко // Иммуно–генетические методы создания устойчивых к вредным организмам сортов. – СПб: ВИЗР, 2000. – 26 с.

Михайлова Л.А. Методы исследования генетического разнообразия популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*. / Л.А. Михайлова, Е.И. Гультяева, Н.В. Мироненко. – Санкт–Петербург: РАСХН, ВНИИЗР, Инновац. центр защиты растений, 2003. – 24 с.

Михайлова, Л.А. Ареалы популяций возбудителя листовой ржавчины пшеницы / Л.А. Михайлова, С.В. Васильев // Микология и фитопатология.– 1985. – Т.19(2). – С. 158–63.

Михайлова Л.А. Структура популяций *Puccinia recondita* Rob. Ex Desm. f. sp. *tritici* на разных видах пшеницы / Л.А. Михайлова, Т.Г. Метревели // Микология и фитопатология. —1986. – Т.20 (2). – С. 138–142.

Михайлова, Л.А. Лабораторные методы культивирования возбудителя бурой ржавчины пшеницы / Л.А. Михайлова, Л.В. Квитко // Микология и фитопатология. – Л., 1970. – Т. 4(3). – С. 269–270.

Михайлова Л.А. Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы. III Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1988–1990 гг. / Л.А. Михайлова // Микология и фитопатология. – 1995а. – Т. 29(3). – С.45–51.

Михайлова, Л.А. Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы. IV Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1991–1993 гг. / Л.А. Михайлова // Микология и фитопатология. – 1995б. – Т.29(4). – С.48–52.

Тырышкин, Л.Г. Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы.1. Подбор сортов–дифференциаторов / Л.Г. Тырышкин, Л.А. Михайлова // Микология и фитопатология.–1989.– Т.23(4).– С. 396–402.

Мурашкинский, К.Е. Ржавчина хлебов в Западной Сибири // В кн. Ржавчина зерновых культур (работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур). / К.Е. Мурашкинский // Под ред. Н.А. Наумова, А.К. Зубарева. – М.: Сельхозгиз., 1938. – С.94–98.

Назарова, Л.Н. Фитосанитарная обстановка и структуры патогенных комплексов озимой и яровой пшеницы в разных районах Европейской части Российской Федерации (1991–2007) / Л.Н.Назарова, С.С. Санин, В.П. Чуприна и др. //50 лет на страже продовольственной безопасности страны. Юбилейный сборник трудов. – Большие Вяземы, 2008. – С.109–124.

Наумов, Н.А. Ржавчина хлебных злаков в СССР / Н.А. Наумов, Е.Е. Гешеле, А.А. Шитикова–Русакова. – Сельхозгиз, 1939. – 401 с.

Новожилов, К.В. Принципы использования исходного материала в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / К.В. Новожилов, М.М. Левитин, Л.А. Михайлова, Е.И. Гулятьева // Вестник Российской академии с.–х. наук. – 1998. – №1. – С.61–64.

Одинцова, И.Г. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с устойчивостью к бурой ржавчине, переданной от *Aegilops speltoides* / И.Г. Одинцова, Н.А. Агафонова, Р.Л. Богуславский // Исходный материал и проблемы селекции пшеницы и тритикале: Сборник науч. трудов по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Л.:ВИР, 1991. – Т.142. – С.106–110.

Одинцова, И.Г. Миграция аэрогенной инфекции *P. recondita* и *P. graminis* на территории СССР / И.Г. Одинцова, Ю.А. Христов // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.–х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Омск, 4–7 августа, 1981 г. – 1981 – С.39–40.

Одинцова И.Г. Дифференциация популяций бурой ржавчины пшеницы в СССР с помощью серии изогенных линий на основе сорта Thatcher / И.Г. Одинцова, В.В. Шопина, О.В. Григорьева // Иммуитет с.–х. растений к болезням и вредителям. – М., 1975. – С. 250–285.

Одинцова, И.Г. Пути селекции на устойчивость в связи с миграцией возбудителя бурой ржавчины пшеницы / И.Г. Одинцова, Л.Ф. Шеломова // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1977. – Т. 56. – Вып.3. – С. 41–44.

Одинцова, И.Г. Исследование устойчивости к бурой ржавчине у сортов мягкой пшеницы / И.Г. Одинцова, Х.О. Пеуша // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1982. – Т.71(3). – С.41–47.

Одинцова, И.Г. О сложности локуса Lr23, контролирующего устойчивость пшеницы к бурой ржавчине/ И.Г. Одинцова, Х.О. Пеуша // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1984. – Т.85(3). – С.13–19.

Павлова, Т.В. Состав европейской популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в 1982–1983 гг. / Т.В. Павлова, В.А. Зиновский, А.Г. Измалкова // Микология и фитопатология. – 1985. – Т.19(6). – С.513–515.

Павлова, Т. В., Михайлова Л. А. Роль миграции спор возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в формировании популяций и возникновении эпифитотий / Т.В. Павлова, Л.А. Михайлова // Микология и фитопатология. – 1997.– Т. 31(5). – С. 60–66.

Павлюшин, В.А. Интегрированная защита озимой пшеницы Павлюшин В.А., Долженко В.И., Шпанев А.М. и др. // Приложение к журналу «Защита и карантин растений». – 2015. – № 5. – С. 37(1)–72(36).

Петраускас, П.Ю. Характеристика сортов пшениц на устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине и мучнистой росе в условиях Литовской ССР / П.Ю. Петраускас // Труды V Всесоюзного совещания по иммунитету растений. 2. Зерновые культуры. – Киев, 1969. – Вып.3. – С.38–39.

Пеуша, Х.О. Влияние температуры на экспрессивность гена *Lr23*, контролирующего устойчивость некоторых сортов мягкой пшеницы к бурой ржавчине/ Х.О. Пеуша, И.Г. Одинцова, Т. Шнайдер // Известия АН ЭССР. Биол. – 1982. – Т.31 (3). – С.208–21

Плотникова, Л.Я. Устойчивость пшеницы Тимофеева к *Puccinia triticina* в Западной Сибири / Л.Я. Плотникова, В.Е. Пожерукова, Л.В. Мешкова // Микология и фитопатология. – 2015. – Т. 49(2). – С. 116–125.

Плотникова, Л.Я. Клеточные особенности иммунной реакции мягкой пшеницы с геном *Lr19* на заражение возбудителем бурой ржавчины / Л.Я. Плотникова // Цитология. – 2008. – Т.50(2). – С. 124–131.

Плотникова, Л.Я. Иммунологические особенности действия гена устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr23*. I. Фенотипическое проявление и компоненты частичной устойчивости / Л.Я. Плотникова, Л.В. Мешкова // Микология и фитопатология. – 2013. – Т.47(1). – С.56–59.

Плотникова, Л. Я. Эффективность генов возрастной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr22b*, *Lr34*, *Lr37* в Западной Сибири и цитофизиологическая основа их действия / Л. Я. Плотникова, Т. Ю. Штубей // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 1. – С. 123–131.

Рашевская В.Ф. Выявление физиологических рас *Puccinia triticina* Erikss. в Союзе в 1935 г. / В.Ф. Рашевская, А.С. Барменков // Защита растений. Сборник. – Л., 1936. – №10. – С. 5–20.

Рашевская, В.Ф. Характер специализации рас ржавчины и пути разрешения этого вопроса / В.Ф. Рашевская // В кн. Ржавчина зерновых культур (работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур). Под ред. Н.А. Наумова, А.К. Зубарева. – М.: Сельхозгиз, 1938. – С. 170–179.

Рейтер, Б.Г. Фитопатологические и иммунологические основы снижения вредоносности бурой ржавчины пшеницы в Западной Сибири: автореф... д-ра биол. наук: 06.01.11 / Рейтер Бруно Генрихович – Киев, 1984. – 37 с.

Рейтер, Б.Г. Характеристика популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Западной Сибири и Северном Казахстане / Б.Г. Рейтер, Л.В. Мешкова // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Омск, 4–7 августа, 1981 г. – 1981. – С.182–183.

Рейтер, Б.Г. Характеристика популяции бурой ржавчины (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Erikss. Rob. ex Desm.) в свете теории «ген на ген» / Б.Г. Рейтер, Л.В. Нерпина // Агротехник зерновых культур в Западной Сибири. Научные труды. – Омск, 1974. – Т. 123. – С. 121–125.

Рсалиев Ш.С. Иммунологические основы дифференциации и использования возбудителей ржавчины пшеницы в селекции: автореф... д-ра биол. наук / Рсалиев Шынболат Сырашович. – Алматы, Казахстан. – 2010. – 44 с.

Рсалиев, Ш.С. Анализ состава популяций стеблевой и листовой ржавчины пшеницы на территории Казахстана / Ш.С. Рсалиев, М.К. Койшибаев, А.И. Моргунов, Д. Колмер // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. – Алматы: Алейрон, 2005. – С. 267–272.

Рсалиев, Ш.С. Описание изобретения к инновационному патенту (19) KZ (13) A4 (11) 22111/ Ш.С. Рсалиев, А.Ч. Агабаева, Ф.С. Рсалиев и др. – Казахстан, 2010. – Бюлл. №1. - 3 с.

Рсалиев, Ш.С. Вирулентность новых патотипов стеблевой ржавчины в Казахстане Ш.С. Рсалиев // Вторая Всероссийская конференция. Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. Санкт–Петербург, 29 сентября –2 октября 2008. – Санкт–Петербург: Инновационный центр защиты растений. – 2008. – С. 87–90.

Русаков, Д.Ф. К вопросу о перезимовке ржавчины хлебов / Д.Ф. Русаков // Материалы по микологии и фитопатологии. - 1926. - Вып. 1. - С. 17-30.

Санин, С.С. Суточная периодичность содержания уредоспор в воздухе над посевами пшеницы при различных погодных условиях / С.С. Санин // Микология и фитопатология. – 1988. - Т.22(3). – С.248-254

Санин, С.С. Развитие бурой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе в 1973 году: причины эпифитотии / С.С. Санин // Микология и фитопатология. – 1975. – Т.9 (1). – С.37-42.

Санин, С.С., Чуприна В.П., Бабаянц Л.Т. и др. Изучение структуры возбудителей бурой ржавчины злаков по их составу в пробах воздуха / С.С. Санин, В.П. Чуприна, Л.Т. Бабаянц и др. // Микология и фитопатология. – 1985. – Т.19(1). – С66–77.

Санин, С.С. Контроль болезней сельскохозяйственных растений – важнейший фактор интенсификации растениеводства / С.С. Санин // Вестник защиты растений. – 2010. – №1. – С. 3–14.

Санин, С.С. Эпифитотии болезней зерновых культур: теория и практика / С.С. Санин // Избранные труды. – Москва, 2012. – С.161–166.

Санин, С.С. Здоровье зернового поля / С.С. Санин, Л.Н. Назарова, Е.А. Соколова, Т.З. Ибрагимов // Защита и карантин растений. – 1999. – № 2. – С. 28–31.

Сибикеев, С.Н. Сравнительный анализ 6Agi и 6Agi2 хромосом *Agropyron intermedium* (Host) Beauv у сортов и линий мягкой пшеницы с пшенично – пырейными замещениями / С.Н. Сибикеев, Е.Д. Бадаева, Е.И. Гультяева и др. // Генетика. – 2017. – Т.53(3). – С. 298–309.

Сибикеев С.Н. Эволюция листовой ржавчины и защита от нее в Поволжье / С.Н. Сибикеев, В.А. Крупнов // Вестник Саратовского госуниверситета им. Вавилова. Спецвыпуск. – 2007. – С.92–94.

Сибикеев, С.Н. Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго–Востока на устойчивость к расе стеблевой ржавчины *Ug99+Sr24* (ТТКСТ) / С.Н. Сибикеев, Т.С. Маркелова, А.Е. Дружин и др. // Доклады РАСХН. – 2011. – № 2. – С.3–5.

Сибикеев, С.Н. Идентификация чужеродной хромосомы у линии мягкой пшеницы Мульти 6R / С.Н. Сибикеев, В.А. Крупнов, С.А. Воронина, Е.Д. Бадаева // Генетика. – 2005. – Т.41(8). – С.1084–1088.

Сибикеев, С.Н. Достижения и перспективы использования чужеродных генов в селекции пшеницы на устойчивость к листовой ржавчине / С.Н. Сибикеев, В.А. Крупнов, С.А. Воронина // Стратегия адаптивной селекции полевых культур в связи с глобальным изменением климата. – Саратов, 2004. С. 249–258.

Скатова, С.Е., Васильев В.В. Новый сорт озимой мягкой пшеницы Поэма / С.Е. Скатова, В.В. Васильев // Владимирский земледелец. – 2011. – №4 (54). – С.18–20.

Скачкова, Л.В. Характеристика популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в условиях ЦЧР / Л.В. Скачкова // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Омск, 4–7 августа, 1981 г.– 1981. – С.49–50.

Сколотнева, Е.С. Использование белковых и молекулярных маркеров при оценке внутрипопуляционной изменчивости *Puccinia graminis* Pers. / Е.С. Сколотнева, И.Д. Инсарова, Ю.В. Малеева, С.Н. Лекомцева // Современная микология в России. Том 2. Тезисы докладов Второго съезда микологов России. – М., 2008. – С. 205.

Сорокина, Г. К. Использование эффективных *Lr*-генов в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / Г.К. Сорокина, Л.А. Смирнова, В.К. Лангавая // Методические рекомендации. ВНИИФ, ВАСХНИЛ. – М., 1990. – 31 с.

Сорокина, Г.К. Динамика расового состава и специализация возбудителя бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.) на территории европейской части СССР: автореф... канд. биол. наук: 06.01.11 / Сорокина Галина Константиновна. – Москва, 1978. – 18 с.

Сорокина, Г.К. Роль дикорастущих злаков в сохранении и накоплении инфекции гриба *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* на европейской территории СССР / Г.К. Сорокина // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Омск, 4–7 августа, 1981 г. – 1981. – С.182–183.

Сорокина, Г.К. Динамика расового состава возбудителя бурой ржавчины пшеницы и иммунологическая характеристика районированных сортов / Г.К. Сорокина, Д.А. Соломатин // VI Всесоюзное совещание по иммунитету с.–х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Одесса, 11–14 ноября 1975 г. – Москва, 1975. – С.158–159.

Сочалова, Л.П. Оценка устойчивости к бурой ржавчине изогенных по генам *Lr*-линий и сортов пшеницы в условиях Новосибирской области / Л.П. Сочалова, И.Е. Лихенко // Достижение науки и техники АПК. – 2016. – Т.30(3). – С. 46–50.

Сочалова, Л.П. Изучение расового и генотипического состава возбудителя бурой ржавчины *P. recondita* в России и за рубежом / Л.П. Сочалова, И.Е. Лихенко // Генофонд и селекция растений. Том 1. Полевые культуры. Доклады и сообщения 1 Международной научно–практической конференции 8–12 апреля 2013. – Новосибирск, 2013. – С. 440–456.

Сочалова Л.П. Характеристика генов устойчивости пшеницы к инфекциям *Puccinia recondita* в лесостепи Приобья / Л.П. Сочалова, В.В. Пискарев // Генофонд и селекция растений: материалы IV Международной научно–практической конференции (4–6 апреля 2018 г., Новосибирск, Россия). – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2018. – С.322–326.

Сочалова, Л.П. Влияние генотипа сорта на структуру популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* / Л.П. Сочалова, Ю.А. Христов // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – Омск, 2009. - № 10. – С. 61-67

Степанов, К.М. Перезимовка бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Gr.) / К.М. Степанов // Вестник защиты растений. - 1940. - №5. - С.109-124.

Степанов, К.М. Ржавчина зерновых культур / К.М. Степанов. – Л.: Колос, 1975. – 72с.

Страхов, Т.Д. Состояние и перспективы изучения ржавчины хлебных злаков и мер борьбы с нею в УССР / Т.Д. Страхов // В кн. Ржавчина зерновых культур (работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур). Под ред. Н.А. Наумова, А.К. Зубарева. – М. Сельхозгиз, 1938. – С.57–93.

Сюков В.В. Листовая бурая ржавчина: фитопатологические и селекционно–генетические аспекты / В.В. Сюков. – Казань, 2016. – 145 с.

Сюков, В.В. Генетические аспекты селекции яровой мягкой пшеницы в Среднем Поволжье: автореф. дисс... докт. биол. наук: 06.01.05 / Сюков Валерий Владимирович. – Саратов, 2003. – 54 с.

Тимофеев–Ресовский, Р.В. Краткий очерк теории эволюции / Р.В. Тимофеев–Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М.,1969. – 408 с.

Тырышкин, Л.Г. Идентификация эффективных генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* к бурой ржавчине с помощью STS маркеров / Л.Г. Тырышкин, Е.И. Гульятеева, Н.В. Алпатьева, И. Крамер // Генетика. – 2006. – Т.42(6). – С.812–817.

Тырышкин, Л.Г., Михайлова Л.А. Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы. 1. Подбор сортов–дифференциаторов / Л.Г. Тырышкин, Л.А. Михайлова // Микология и фитопатология. – 1989. Т.23(4). – С. 393–402.

Тырышкин, Л.Г. Сравнительная характеристика вирулентности *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss. в Среднем Поволжье / Л.Г. Тырышкин, В.Г. Захаров, В.В. Сюков // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т.18 (2). – С.202–206.

Тырышкин, Л.Г. Характеристика популяций *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. из Среднего Поволжья по частотам вирулентности к *Lr* генам устойчивости пшеницы в 2014 году / Л.Г. Тырышкин, В.В. Сюков, В.Г. Захаров // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т.17. – №4(3). – С.514–521.

Тюнин, В.А. Особенности технологии селекции мягкой пшеницы на устойчивость к углеводно–белковому истощению семян и другим стрессам в условиях Южного Урала / В.А. Тюнин, Е.Р. Шрейдер. – Челябинск, 2010. – 120 с.

Тюнин, В.А. Характеристика вирулентности популяций *Puccinia triticina* и перспективы использования генов *Lr24*, *Lr25*, *LrSp* в селекции яровой мягкой пшеницы на Южном Урале / В.А. Тюнин, Е.Р. Шрейдер, Е.И. Гультяева, Е.Л. Шайдаюк // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т.21(5). – С.523–529.

Урбанович, О.Ю. Определение генов устойчивости к бурой ржавчине в сортах пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием молекулярных маркеров / О.Ю. Урбанович, С.В. Малышев, Т.В. Долматович, Н.А. Картель // Генетика. – 2006. – Т.45(5). – С. 675–683.

Федорова, В.А. Расовый состав возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Украине и его изменчивость: автореф. дис... канд. биол. наук: №540 / Федорова Валентина Александровна – Киев, 1968. – 22 с.

Федорова, В.А. Расы *Puccinia triticina* на Украине и их паразитическая активность / В.А. Федорова. // Тезисы докладов IV Всесоюзного совещания по

иммунитету с.х. растений. Зерновые культуры. Кишинев, 10–17 сентября 1965 г. – 1966. – С.51–59.

Федотова, Т.И. Селекция *T. aestivum* на устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе / Т.И. Федотова, Н.И. Глуховцева // Труды V Всесоюзного совещания по иммунитету растений. 2. Зерновые культуры. – Киев, 1969. – Вып.3. – С.45–56.

Федотова, Т.И. Повышение эффективности работ по селекции пшениц на устойчивость к видам ржавчины / Т.И. Федотова, В.В. Шопина, Б.Б. Громова // Сборник докладов Европейской и Средиземноморской конференции о ржавчине хлебных злаков. – Чехословакия, Прага, 1972. – С.99–107.

Христов, Ю.А. Анализ вирулентности сибирской популяции бурой ржавчины пшеницы / Ю.А. Христов // Вредители и болезни культурных растений. Сборник научных трудов. – Новосибирск, 1981. – С.34–44.

Христов, Ю.А. Основные итоги научных исследований по иммунитету сельскохозяйственных культур / Ю.А. Христов, Ж.А. Бахарева, Е.А. Орлова, Л.П. Сочалова // Селекция сельскохозяйственных растений: итоги, перспективы: сб. науч. трудов / РАСХН. Сиб. отделение, СибНИИРС. – Новосибирск, 2005. – С. 184–189.

Худокормова, Ж.Н. Ретроспективный анализ развития бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss.) и устойчивость пшеницы и тритикале к патогену: автореф. дис... канд. с.–х. наук: 06.01.05 / Худокормова Жанна Николаевна. – Краснодар, 2008. – 25 с.

Цицин, Н.В. Теория и практика отдалённой гибридизации / Н.В. Цицин, – М., 1981. – 160 с.

Чикида, Н.Н. Перспективы использования разногеномных видов эгилопсов (диких родичей пшеницы) для расширения генетического потенциала продовольственной пшеницы / Н.Н. Чикида, И.В. Максимов, Р.О. Давоян // Здоровье – основа человеческого потенциала: проблемы и пути их решения. – 2011. – Т. 6(1). – С. 622–628.

Шаманин, В.П. Представляет ли стеблевая ржавчина угрозу урожаю пшеницы в условиях Западной Сибири / В.П. Шаманин, А.И. Моргунов, А.С. Чурсин и др. // Успехи современного естествознания. – 2011. – № 2 – С. 56-60.

Шкоденко, В.И. Дополнительные сорта–дифференциаторы для определения биотипов 77 расы гриба / В.И. Шкоденко, М.П. Лесовой // VI Всесоюзное совещание по иммунитету с.х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Одесса, 11–14 ноября 1975 г. – Москва, 1975. – С.158–159.

Шопина, В.В. Изменения расового состава бурой ржавчины пшеницы стране / В.В. Шопина // Труды V Всесоюзного совещания по иммунитету растений. 2. Зерновые культуры. – Киев, 1969. – Вып.3. – С.80–39.

Шопина, В.В. Закономерности внутривидовой изменчивости бурой ржавчины пшеницы / В.В. Шопина // Тезисы докладов IV Всесоюзного совещания по иммунитету с.х. растений. Зерновые культуры. Кишинев, 10–17 сентября 1965 г. – 1966. – С.39–41.

Шопина, В.В. Изучение расового состава бурой ржавчины и влияние различных факторов на изменчивость возбудителя на Кубани / В.В. Шопина // Тезисы докладов III Всесоюзного совещания по иммунитету растений к болезням и вредителям. Степень изученности и практического использования иммунитета хлебных злаков к главнейшим болезням и вредителям. – Кишинев, 1959. – С. 59–60.

Шрейдер, Е.Р. Селекция мягкой яровой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине и урожайность в условиях Южного Урала: автореф. дис... канд. с.–х. наук: 06.01.05 / Шрейдер Екатерина Робертовна. – Челябинск, 2006. – 24 с.

Эльчибаев, А.А. Возобновление бурой ржавчины на пшенице в Северном Казахстане / А.А. Эльчибаев // Вестник с.х. науки. – Алма–Ата, 1972. – №11. – С.108–109.

Юсупов, Д.А. Изучение генетического разнообразия саратовской популяции бурой ржавчины / Д.А. Юсупов, Н.И. Будынков // Физиологические и генетические основы селекции. Сборник научных трудов. – Саратов, 1984. – С.166–170.

Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак / А. В. Яблоков. — М. : Наука, 1980. — 136 с.

Яркина А.М. Расовый состав бурой ржавчины по Саратовской области в 1938–39 гг./ А.М. Яркина // Социалистическое зерновое хозяйство. Научно–производственный журнал опытной агрономии института зернового хозяйства Юго–Востока СССР. – Саратов, 1941. – С.176–183.

Abou–Elseoud, M. Virulence and molecular variations of *Puccinia triticina*, the incitant of wheat leaf rust, in Egypt / M. Abou–Elseoud, A. Kamara, O. Alaa–Eldein et al. // Plant Disease Research. – 2014. – V. 29 (2). – P. 124–138.

Andrивon, D. Racial diversity and complexity in regional populations of *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in France over a 5–year period / D. Andrивon, C. De Vallavieille–Pope // Plant Pathology. – 1993. – V.42. – P. 443–464.

Aoun, M. Genotype by sequencing for the study of population genetics in *Puccinia triticina* / M. Aoun, J. Kolmer, M. Acevedo // BGRI Abstracts. Morocco, Marrakesh, 14–17 April 2018. – 2018/ Режим доступа: <http://www.globalrust.org/>

Ayala–Navarrete, L. Trigenomic chromosomes by recombination of *Thinopyrum intermedium* and *Th. ponticum* translocations in wheat / L. Ayala–Navarrete, H.S. Bariana, R.P. Singh et al. // Theor. Appl. Genet. – 2007. – V. 116. – P.63–75.

Babayants, O. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* Erikss. and effectiveness of *Lr*–genes in the south of Ukraine during 2013–2014 / O. Babayants, L. Babayants, A. Gorash et al. // Chilean journal of agricultural research. – 2015. – V.75(4). – P. 443–450.

Bakkeren, G. Functional genomic approaches in cereal rusts / G. Bakkeren, X. Song, V. Panwar et al. // Can. J. Plant Pathol. – 2012. – V.34. – P. 3–12.

Barr, R. An examination of vegetative recombination of urediniospore color and virulence in mixture of certain races of *Puccinia triticina* / R. Barr, R.M. Caldwell, R.H. Amachr et al. // Phytopathology. – 1964 – V.54(1). – P.104–109.

Bartoš, P. Studies on asexual variation in the virulence of oat crown rust, *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* and wheat leaf rust *Puccinia recondita* / P. Bartoš // Can. J. Bot. – 1969. – V.47. – P.1383–1387.

Bartoš, P. Wheat leaf rust races pathotypes in the Czech republic in 1997–1998 / P. Bartoš, E. Stuchlikovi // Plant Protec. Sci. – 1999. – V. 35, №2. – P. 51–56

Bartoš, P. Wheat leaf rust races/pathotypes in Czech Republic in 1999–2000 / P. Bartoš, A. Hanzalová, E. Stuchliková // Plant Prot.Sci. – 2001a. – V.37. – №1. – P.10–16

Bartoš, P. Wheat leaf rust races/pathotypes in Slovakia in 1999–2000 / P. Bartoš, J. Huszar, A. Hanzalová, E. Hersová // Plant Prot.Sci. – 2001b. – V.37. – №3. – P.85–90.

Belan, I.A. Study of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 carrying 1RS.1BL and 7DL–7AI translocations / I.A. Belan, L.P. Rosseeva, V.M. Rosseev et al. // Russian Journal of Genetics: Applied Research. – 2015. – T. 5. – № 1. – C. 41–47.

Bhardwaj, S.C. A new variant 5R9–7 of *Puccinia triticina* on emmer and durum wheats in India / S.C. Bhardwaj, S.K. Jain, M. Prashar, Subodh Kumar // Australas. Plant Pathol. – V.42. – P.525–531.

Bipinraj, A. Validation and identification of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / A. Bipinraj, B. Honrao, M. Prashar et al. // J. Appl. Genetics. – 2011. – V.52. – P. 171–175.

Bolton, M.D. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina* / M.D. Bolton, J.A. Kolmer, D.F. Garvin // Molecular Plant Pathology. – 2008. – V.9(5). – P. 563–575.

Bhardwaj, S.C. *Puccinia – Triticum interaction: an update* / S.C. Bhardwaj // Indian Phytopath. – 2013. – V.66 (1). – P. 14–19.

Browder, L.E. Pathogenic specialization in Cereal Rust Fungi, especially *Puccinia reconditaf. sp. tritici*: Concepts, methods of study and application / L.E. Browder // U.S.D.A. Agric. Res. Serv. Tech. Bull. – 1971. – №1432. – 51 pp.

Brown, J. K. M. Pathogens' responses to the management of disease resistance genes / J. K. M. Brown // In J. H. Andrews and I. C. Tommerup (ed.), *Advances in Plant Pathology*. – Academic Press, New York, 1995. – V.11. – P.75–102.

Brown, J. K. M. The choice of molecular marker methods for population genetic studies of plant pathogens / J. K. M. Brown // *New Phytologist*. - 1996. V.133. – P.183–195.

Brown, A.M. Studies on variation in pathogenicity in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. / A.M. Brown, T. Johnson // *Can. J. Res.* – 1949. – V.27. – P.191–202.

Brown–Guedira, G. Disease resistance. Leaf Rust Resistance. Lr50 / G. Brown–Guedira, S. Singh. Режим доступа: <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr50/index.htm>

Brown–Guedira, G. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniacum* / G. Brown–Guedira, S. Singh, A.K. Fritz // *Phytopathology*. – 2003.– V.93. – P.784–789.

Bruce, M. Using transcription of six *Puccinia triticina* races to identify the effective secretome during infection of wheat / M. Bruce, K. Neugebauer, D. Joly et al. // *Front. Plant Sci.*, 13 January 2014. Режим доступа: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00520>

Bruce, M. Usingtranscription of six *Puccinia triticina* races to identify the effective secretome during Infection of wheat/ M. Bruce, K.A. Neugebauer, D.L. Joly, P. et al. // *Frontiers plant Sci.*.– 2014. – V.4. – P.1–7.

Bulat, S.A. Polymerase chain reaction with universal primers for study of genomes / S.A. Bulat, O.K. Kaboev, N.V.Mironenko et al. // *Genetika*. – 1992. – V. 28. – № 5. – P. 19–28.

Bulat, S.P. UP–PCR analysis and ITS1 ribotyping of *Trichoderma* and *Gliocladium* fungi / S. Bulat, M. Lubeck, N. Mironenko et al. // *Mycol. Res.* – 1998. – V. 102. – P. 933–943.

Burdon, J.J. Isozyme and virulence variation in sexually reproducing populations of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* on wheat / J.J. Burdon, A.P. Roelfs // *Phytopathology*. – 1985. –V.75. – P.907–913.

Burdon, J.J. Isozyme uniformity and virulence variation in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* and *P. recondita tritici* in Australia / J.J. Burdon, N.H. Luig, D.R. Marshall // *Austr. J. Biol. Sci.* –1983.– V.36. – P.403–410.

Burdon, J.J. Isozyme studies on the origin and evolution of *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* in Australia / J.J. Burdon, D.R. Marshall // Australian Journal of Biological Sciences. – 1983. – V. 35. – P. 231–238.

Burdon, J.J. Genetic variation in pathogen populations and its implications for adaptation to host resistance / J.J. Burdon // In T. Jacobs and J. E. Parlevliet (ed.), Durability of Disease Resistance. Kluwer, Dordrecht. – 1993. – P. 41–56.

Cakir, M. Molecular mapping and improvement of rust resistance in the Australian wheat germplasm / M. Cakir, F. Drake–Brockman, M. Shankar et al. // 11th International Wheat Genetics Symposium 2008. Режим доступа: <http://hdl.handle.net/2123/3317>.

Catalogue of gene symbols for wheat. 2013 [Электронный ресурс] / R. A. McIntosh. Режим доступа: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>. – Date of access: 01.02.2016.

Casulii, F. *Thalictrum flavum* L. as an alternate host of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Southern Italy / F. Casulii, A. Siniscalco // In: Proceedings of the 7th Congress of the Mediterranean Phytopathology Union. – Granada: Spain, 1987. P. 91–93,

Chelkowski, J. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher / J. Chelkowski, L. Golka, L. Stepien // J. Appl. Genet. – 2003. – V.44. – P. 323–338.

Chen, X.M. Relationship between virulence variation and DNA polymorphism in *Puccinia striiformis* / X.M. Chen, R.F. Line, H. Leung // Phytopathology. – 1993. – V.83.– P.1489–1497.

Cherukuri, D.P. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / D.P. Cherukuri, S.K. Gupta, A. Charpe et al. // Euphytica. – 2005. – V. 143. – P.19–26.

Crispo E. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow / E. Crispo // J. Evol. Biol. - 2008.- V.21(6). - P. 1460-1469.

Cuomo, Ch. Whole genome sequence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and genome size comparisons with *P. graminis* f. sp. *tritici* and *P. triticina* / Ch. Cuomo, S.

Young, M. Wang, Ch. Yui, S. Hulbert, X. Chen // Project of USDA grants: Broad Institute of the Massachusetts institute technology. – 2014.

Dadrezai S.T. Molecular genetic diversity in Iranian populations of *Puccinia triticina*, the causal agent of wheat leaf rust / S.T. Dadrezai, S. Lababidi, K. Nazari et al. // Amer. J. Plant Sci. - 2013. - V.4. - P.1375–1386.

Dakouri, A. Molecular and phenotypic characterization of seedling and adult plant leaf rust resistance in a world wheat collection / A. Dakouri, B.D. McCallum, N. Radovanovic, S. Cloutier // Mol. Breeding. – 2013. – V.32. – P. 663–677

Day, P.R. Complementation in dikarions and diploids of *Coprinis lagopus* / P.R. Day, C.F. Roberts // Genetics. – 1969. – №62. – P. 726–742.

D'Oliveira, B.D. Aecial Stage of *Puccinia recondita* on *Ranunculaceae* and *Boraginaceae* in Portugal / B.D. D'Oliveira, D.J. Samborski // In: Macer RC, Wolfe MS (eds). Proceedings of the First European Brown Rust Conference, Cereal Rust Conferences. – Cambridge: UK, 1964. – P.133–150,

Del Olmo, A.I. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Andalusia (Spain) in 2004 and 2005 /A.I. Del Olmo, J.C. Sillero, D. Rubiales // Options Mediterranean's, Series A. – 2008. – №81. – P 169– 171.

Dedryver F. Molecular markers linked to leaf rust resistance gene *Lr24* in different wheat cultivars / F. Dedryver, F. Jubier, J. Thouverin, H. Goyeau // Genome. – 1996. – V.39. – P. 830–835.

Duan, X. Isolation of 12 microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the phytopathogenic fungus *Puccinia triticina* / X. Duan, J. Enjalbert, D. Vautrin, C. Solignac, T. Giraud // Mol. Ecol. Notes. – 2013. – V.3. – P.65–67.

Dyck, P.L. Genetics of resistance to leaf rust (*Puccinia recondite*) in the common wheat varieties Webster, Loros, Brevit, Carina, Malakoff and Centario / P.L. Dyck, D.J. Samborski // Can. J. Genet.Cytol. – 1968. – V.10. – P.7–17.

Dyck P.L. Inheritance of virulence in *Puccinia recondita* on alleles at the *Lr2* locus for resistance in wheat / P.L. Dyck, D.J. Samborski // Can. J.Genet. Cytol. – 1974.– V.16.– P. 323–332.

Dyck, P.L. Temperature sensitivity of genes for resistance in wheat to *Puccinia recondite* / P.L.Dyck, R. Johnson // *Can. J. Plant Pathology*. – 1983. – V.5. – P.229–234

Edae, E. GWAS of field and seedling response to individual Pgt races reveals combinations of race-specific genes in spring wheat / E. Edae, M. Pumphrey, M. Rouse // *BGRI Abstracts*. Morocco, Marrakesh, 14–17 April 2018. – 2018. Режим доступа: <http://www.globalrust.org/>

El-Orabey, W.M. Virulence of some *Puccinia triticina* races to the effective wheat leaf rust resistant genes *Lr9* and *Lr19* under Egyptian field conditions / W.M. El-Orabey // *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2008. – V.102. – P. 163–172.

Elyasi-Gomari, S. Virulence polymorphism of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and effectiveness of *Lr*-genes for leaf rust resistance of wheat in Ukraine / S. Elyasi-Gomari, V.K. Pantelev // *Plant Disease*. – 2006. – V.90. – №7. – P.853–857.

Evanno, G. Detecting the number of clastes of individuals using the software structure: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // *Molec. Ecol.* – 2005. – V.14. – P. 2611–2620.

Feuillet, C. Genetic and physical characterization of the *Lr1* leaf rust resistance locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) / C. Feuillet, M. Messmer, G. Schachermayr, B. Keller // *Mol. Gen. Genet.* – 1995. V.248.P. 553–562.

Flor, H.H. Epidemiology of flax rust in the North Central States / H.H. Flor // *Phytopathology*. – 1953. – V.43. – P. 624–628.

Friebe, B. Wheat – alien translocation lines / B. Friebe, W.J. Raupp, B.S. Gill // *Ann. Wheat Newsletter*. – Kansas State Univ., USA, 2000. – V. 46. – P. 191.

Fritz, A. Disease resistance. Leaf rust. *Lr21* / A. Fritz. Режим доступа: <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm>

Fry, W. E. Population genetics and intercontinental migrations of *Phytophthora infestans* / W.E. Fry, S.B. Goodwin, J.M. Matuszak et al. // *Annual Review of Phytopathology*. – 1992. – V.30. – P.107–129.

Giraud, T. Population genetics of fungal disease of plant / T. Giraud, J. Enjalbert, E. Fournier // *Parasite*. – 2008. – V. 15. – C. 449–454.

Gold, J. Development of a molecular marker for rust resistance genes *Sr39* and *Lr35* in wheat breeding lines / J. Gold, D. Harder, F. Townley-Smith, J. Procunier // *Electronic Journal of Biotechnology*. – 1999. – V2(1). – P. 35–40.

Goyeau H. Clonality and host selection in the wheat pathogenic fungus *Puccinia triticina* / H. Goyeau, F. Halkett, M.F. Zapater et al. // *Fungal Genetics and Biology*. – 2007. – V.44. – P.474–483.

Goyeau, H. Distribution of pathotypes with regard to host cultivars in French wheat leaf rust populations / H. Goyeau, R. Park, B. Schaeffer, C. Lannou // *Phytopathology*. – 2006. –V. 96(3). – P.264–273.

Gulyaeva, E.I., Dmitriev A.P., Kosman E. Regional diversity of Russian populations of *Puccinia triticina* in 2007 / E.I. Gulyaeva, A.P. Dmitriev, E. Kosman // *Canadian J. Plant Pathology*. – 2012. –V.34(2). – P.213–224.

Gulyaeva, E. Characterization of *Puccinia triticina* populations from Russia in 2007 for virulence and DNA markers / E. Gulyaeva, O. Baranova // 12 International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference. October 13–16, 2009. – Antalya – Turkey. Abstract book. – P. 110.

Gupta, S.K. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, K.W. Prabhu, O.M.R. Haque // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V.113. – P.1027–1036.

Gupta, S.K. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust- resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul et al. // *Genome*. - 2005. - V.48(5). - P. 823–830.

Hanzalová, A. The virulence spectrum of the wheat leaf rust population analyzed in the Czech Republic from 2002 to 2011 / A. Hanzalová, P. Bartoš // *Czech J. Genet. Plant Breed.* – 2014. – V.50(4). – P. 288–292.

Hanzalová, A. Physiological specialization of wheat leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the Czech Republic in 2009–2011 / A. Hanzalová, P. Bartoš, T. Sumíková // *Czech J. Genet. Plant Breed.* – 2013. – V.49(3). – P.103–108.

Haggag, M.E.A. Genetics of pathogenicity in three races of leaf rust on four wheat cultivars / M.E.A. Haggag, D.J. Samborski, P.L. Dyck // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1973. – V.15. – P.73–82.

Hegulescu, F. Changes in the range of *Puccinia recondita tritici* physiological races occurring with time in Romania / F. Hegulescu, E. Radulescu // Сборник докладов Европейской и Средиземноморской конференции о ржавчине хлебных злаков. – Чехословакия, Прага. – 1972. – С. 205–108.

Helguera, M. Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47* / M. Helguera, I.A. Khan, J. Dubcovsky // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – V.101(4). – P. 625–631.

Helguera, M. PCR assays for the *Lr37–Yr17–Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines / M. Helguera, I.A. Khan, J. Kolmer et al. // *Crop Science.* – 2003. – V.43. – P.1839–1847.

Helguera, M. PCR Markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines / M. Helguera, L. Vanzetti, M. Soria et al. // *Crop Sci.* – 2005. – V.45. – P. 728–734.

Helguera, M. PCR Markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines / M. Helguera, L. Vanzetti, M. Soria et al. // *Crop Sci.* – 2005. – V.45. – P. 728–734.

Herrera–Foessel, S.A. Identification and mapping of *Lr3* and a linked leaf rust resistance gene in durum wheat / S.A. Herrera–Foessel, R.P. Singh, J. Huerta–Espino et al. // *Crop Sci.* – 2007. – V.47. – P.1459–1466.

Hiebert, C.W. Microsatellite mapping of adult–plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat / C.W. Hiebert, J.B. Thomas, D.J. Somers // *Theor. Appl. Genet.* – 2007. – V.115. – P. 877–884.

Huelsenbeck, J.P. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny / J.P. Huelsenbeck, F. Ronquist // *Bioinformatics.* – 2001. – V.17. – P. 754–755.

Huerta–Espino, J. Global status of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina* / J. Huerta–Espino, R.P. Singh, et al./ Abstracts of oral and poster presentation 8th International Wheat Conference. – St. Petersburg, Russia, 2010. – P.49

Huerta-Espino J. Global status of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina* / J. Huerta-Espino, R. P. Singh, S. German et al. // *Euphytica*. – 2011. – V.179. –P.143–160.

Hurder, D.E. Physiological specialization and sources of resistance to the wheat leaf rust in Kenia / D.E. Hurder // *Phytopathology*. – 1971. – V.61(10). – P. 1201–1204.

Jiang, J. Chromosome painting of Amigo wheat / J. Jiang, B. Friebe, B.S. Gill // *Theor. Appl. Genet.* – 1994. – V. 89. – P. 811–813.

Johnson, T. Physiologic races of leaf rust of wheat in Canada 1931 to 1955 / T. Johnson // *Can. J. Agri. Sci.* – 1956. – V.36. – 371–379.

Justesen, A.F. The recent history of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Denmark as revealed by disease incidence and AFLP markers / A.F. Justesen, C.J. Ridout, M.S. Hovmøller // *Plant Pathology*. – 2002. – V. 51. – P. 13–23.

Keiper, F.J. Molecular genetic variability of Australian isolates of five cereal rust pathogens / F.J. Keiper, M.J. Hayden, R.F. Park, C.R. Welling // *Mycol. Research*. – 2003. – V.107(5). – P.545–556.

Kim, W.. Agronomic effect of wheat–rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources / W. Kim, P.S. Jonson, P.S. Baenziger et al. // *Crop Sci.* – 2004. – V.44. – P. 1254–1258.

Kokhmetova, A. Identification of leaf rust resistance genes in wheat cultivars produced in Kazakhstan / A. Kokhmetova, A. Madenova, G. Kampitova, // *Cereal Research Communications* 2016. –V.44(2). – P.240–250.

Kolmer J. A. Virulence and molecular polymorphism in *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Canada / J.A. Kolmer, J.Q. Liu, M. Sies // *Phytopathology*. – 1995. – V.85. – P.276–285.

Kolmer, J. A. Genetic differentiation of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in Pakistan and genetic relationship to other worldwide populations / J.A. Kolmer, J.I. Mirza, M. Imtiaz, S.J.A. Shah // *Phytopathology*. – 2017. – V.107. – P.786–790.

Kolmer, J.A. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* populations in Central Asia and the Caucasus / J.A. Kolmer, M.E. Ordonez // *Phytopathology*. – 2007. – V.97. – P.1141–1149.

Kolmer, J.A. Genetic differentiation of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in Europe / J.A. Kolmer, A. Hanzalova, H. Goyeau, R. Bayles, A. Morgounov // *Plant Pathol.* – 2013. – V.62(1). – P.21–31.

Kolmer, J.A. Leaf rust of wheat: pathogen biology, variation and host resistance / J.A. Kolmer // *Forests*. – 2013. – V.4. – P.70–84.

Kolmer J.A. Molecular polymorphism and virulence phenotypes of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in Canada / J. A. Kolmer // *Can. J. Bot.* – 2001. – V.79. – P.917–926.

Kolmer, J.A. Virulence and molecular polymorphism in international collections of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* / J.A. Kolmer, J.Q. Liu // *Phytopathol.* – 2000. – V.90(4). – P.427–436.

Kolmer, J.A. Russian populations of *Puccinia triticina* in distant regions are not differentiated for virulence and molecular genotype / J.A. Kolmer, M.G. Kabdulova, M.A. Mustafina // *Plant Pathol.* – 2015. – V.64. – P.328–336.

Kolmer, J.A. Virulence of *Puccinia triticina* in Turkey and leaf rust resistance in Turkish wheat cultivars / J.A. Kolmer, Z. Mert, K. Akan et al. // *Eur. J. Plant Pathol.* – 2013. – V.135. – P.703–716.

Kolmer, J.A. Genetic variation and differentiation in global populations of the wheat leaf rust fungus, *Puccinia triticina* / J.A. Kolmer, M. Ordoñez, S. German et al. // BGRI. 2018. Poster Abstract. Режим доступа: <https://www.globalrust.org/all-bgri-abstracts>

Kolmer, J.A. Simple sequence repeat diversity of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat / J.A. Kolmer, M.E. Ordoñez // *Phytopathology*. – 2007. – V.97. – P.574–583.

Kolmer, J.A. Virulence and race dynamics of *Puccinia recondita* f.sp. *tritici* in Canada during 1956–1987 / J.A. Kolmer // *Phytopathology*. – 1989. – V.79. – P.349–356.

Kolmer, J.A. Evolution of two distinct populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Canada / J.A. Kolmer // *Phytopathology*. – 1991. – V.81. – P.316–322.

Kolmer, J.A. Diversity of virulence phenotypes and effect of host sampling between and within populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Canada / J.A. Kolmer // *Plant Dis.* – 1992. – V.76. – P.618–621.

Kolmer, J. A. Virulence and race dynamics of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Canada during 1956-1987 / J.A. Kolmer // *Phytopathology*. - 1989. – V.79. - P.349-356.

Kolmer, J.A. Virulence heterozygosity and gametic phase disequilibria in two populations of *Puccinia recondita* (wheat leaf rust fungus). / J.A. Kolmer // *Heredity*. – 1992. – V.68. – P.505–513.

Kolmer, J.A. Selection in a heterogeneous population of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* / J.A. Kolmer // *Phytopathology*. – 1993. – V.83. – P.909–914.

Kolmer, J. A. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* populations in the Middle East and genetic similarity with populations in Central Asia / J.A. Kolmer, M.E. Ordoñez, J. Manisterski, Y. Anikster // *Phytopathol.* – 2011. – V.101. – P.870–877.

Kolmer, J.A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2007 / J.A. Kolmer, D. L. Long, M.E. Hughes // *Plant Dis.* – 2009. – V.93. – P.538–544.

Kolmer, J.A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998 / J.A. Kolmer // *Plant Diseases*. – 2001. – V.85. – P.155–158.

Kolmer, J.A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2012 / J.A. Kolmer, M.E. Hughes // *Plant Dis.* – 2014. – V.98(8). – P.1145–1150.

Kolmer, J.A. Virulence to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* isolates from Canada to genes for adult plant resistance to wheat leaf rust / J.A. Kolmer // *Plant Dis.* – 1997. – V.81(3). – P.267–271.

Kolmer, J.A. 1999. Virulence dynamics, phenotypic diversity, and virulence complexity in two populations of *Puccinia triticina* in Canada from 1987 to 1997 / J.A. Kolmer // *Can. J. Bot.* – 1999. – V.77. – P.333–338.

Kosman, E. Diversity of virulence phenotypes among annual populations of wheat leaf rust in Israel from 1993 to 2008 / E. Kosman, P. Ben-Yehuda, J Manisterski // *Plant Pathol.* – 2014 – V.63. – P.563–571.

Kosman, E. Virulence Analysis Tool (VAT) / E. Kosman, A. Dinoor, A. Herrmann, G.A. Schachtel // *User Manual.* - 2008. Режим доступа: <http://www.tau.ac.il/lifesci/departments/plants/memrs/kosman/VAT.html>

Kosman, E. Genetic variation and virulence on *Lr26* in *Puccinia triticina* / E. Kosman, E. Pardes, Y. Anikster et al. // *Phytopathology.* – 2004. – V. 94. – P. 632–640.

Kosman, E. Difference and diversity of plant pathogen populations: a new approach for measuring / E. Kosman // *Phytopathology.* – 1996. V.86. – P.1152-1155.

Kovalenko, E.D. Effect of wheat cultivars on variability of leaf rust populations / E.D. Kovalenko, A.I. Zhemchuzhina, N.N. Kurkova // Abstracts of oral and posters presentations 8th International Wheat Conference. June 1-4, 2010, St. Petersburg, Russia. – P.278.

Kumar, M. Genetics of partial resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Erikss. & Henn.) in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell) / M. Kumar, R.M. Singh, M. Prashar // *Plant Gene and Trait.* – 2015. – V.6(9). – P. 1-9.

Lagudah, E.S. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat / E.S. Lagudah, H. McFadden, R.P. Singh et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V.114. – P. 21–30.

Lagudah, E.S. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens / E.S. Lagudah, S.G. Krattinger, S. Herrera-Foessel // *Theor. Appl. Genet.* - 2009. - V.119. - P. 889–898.

Shi, L. Postulation of leaf rust resistance genes in seven Chinese spring wheat cultivars / L. Shi, N. Zhang, Y. Hu // *Journal of Integrative Agriculture.* – 2013. – V.12(9). – P.1580-1588.

Lagudah, E.S. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat / E.S. Lagudah, H. McFadden, R.P. Singh et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 114. – P. 21–30.

Leung, H. Population structure of plant pathogenic fungi and bacteria / H. Leung, R. J. Nelson, J. E. Leach // *Advances in Plant Pathology*. – 1993. – V.10. – P.157-205.

Liu, M. Population divergence in the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* is correlated with wheat evolution / M. Liu, N. Rodrigue, J. Kolmer // *Heredity*. – 2014. – V.112. – P. 443–453

Liu, M. Molecular and virulence diversity and linkage disequilibria in asexual and sexual populations of the wheat leaf rust fungus, *Puccinia recondita* / M. Liu, J. Kolmer // *Genome*. – 1998. – V.41(6). P. 832-840.

Long, D. L. Virulence and epidemiology of *Puccinia recondita* f. sp. tritici, in the United States in 1985 / D. L. Long // *Plant Disease Rep*. – 1986. – P. 1107-1110.

Long, D. L. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. tritici / D.L. Long, J.A. Kolmer // *Phytopathology*. – 1989. – V.79. – P. 525–529.

Long, D.L. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2000 // D.L. Long, J.A. Kolmer, K.J. Leonard, M.E. Hughes // *Plant Dis*. – 2002. – V.86. –P.981–986.

Mago, R. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm / R. Mago, H.S. Bariana, I.S. Dundas // *Theor. Appl. Genet*. – 2005. – V.111. – P. 496–504.

Mago, R. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1 / R. Mago, H. Miah, G.J. Lawrence et al. // *Theor. Appl. Genet*. – 2005. – V.112. – P. 41–50.

Mago, R. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker-assisted selection / R. Mago, P. Zhang, H.S. Bariana et al. // *Theor. Appl. Genet*. – 2009. – V.124. – P. 65–70.

Mago, R, Disease resistance. *Sr39* / R. Mago, I. Dundas. Режим доступа: <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Sr39/index.htm>).

Mains E.B. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat; *Puccinia triticina* Erikss. / E.B. Mains, H.S. Jackson // *Phytopathol*. – 1926. – V.16. – P.89–120.

Manisterski, J. Comparative analysis of indices in the study of virulence diversity between and within populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Israel / J. Manisterski, Z. Eyal, P. Ben-Yehuda, E. Kosman // *Phytopathology*. – 2000. – V.90. – P. 601–607.

Mantel, N. A. The detection of disease clustering and a generalized regression approach / N. A. Mantel // *Cancer Res.* – 1967. – V.27. – C.209–220.

Mantovani, P. Virulence phenotypes and molecular genotypes in collections of *Puccinia triticina* from Italy / P. Mantovani, M. Maccaferri, R. Tuberosa, J. Kolmer // *Plant Dis.* – 2010. – V.94. – P. 420–424.

Marais, G. F. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides* Marais / G.F. Bekker T.A., Eksteen A. et al. // *Euphytica*. – 2010. – V.171(1). – P. 71–85.

Marais, G.F. Reduction of *Aegilops sharonensis* chromatin associated with resistance genes *Lr56* and *Yr38* in wheat / G.F. Marais, P.E. Badenhorst, A. Eksteen, Z.A. Pretorius // *Euphytica*. – 2010. – V.171(1). – P. 15-22.

Martens, J.M. Gene-for-gene relationships in the *Avena: Puccinia graminis* host-parasite system in Canada / J.M. Martens, R.J.H. McKenzie, G.J. Green // *Can. J. Bot.* – 1970. – V.48. – P.969-975.

Martinez, F. Pathogenic specialization of *Puccinia triticina* in Andalusia from 1998 to 2000 / F. Martinez, J.C. Sillero, D.J. Rubiales // *Phytopathology*. – 2005. – V.153. – P.344–349.

McCallum, B.D. Physiological specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 2007 / B.D. McCallum, P. Seto-Goh, A. Xue // *Can. J. Plant Pathology*. – 2010. – V.32(2). – P.229-236.

McCallum, B.D. Physiologic specialization of *Puccinia triticina*, the causal agent of wheat leaf rust, in Canada in 2009/ B.D. McCallum, P. Seto-Goh, A. Xue // *Can. J. Plant Pathology*. – 2013. – V.35(3). – P.338-345.

McCallum, B.D. A review of wheat leaf rust research and the development of resistant cultivars in Canada / B.D. McCallum, C.W. Hiebert, S. Cloutier et al. // *Can J. Plant Pathol.* – 2016. – V.38(1). – P.1–18.

McDonald, B.A. Population genetics of plant pathogenic fungi / B.A. McDonald, J.M. McDermott // *Bioscience*. 1993. – V.43. C.311-319.

McDonald, B. A. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance / B. A. McDonald, C. Linde // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 2002. – Vol. 40. – P. 349–379.

McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement / R.A. McIntosh, J. Dubcovsky, W.J.Rogers et al. Режим доступа: [//https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf](https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf)

McIntosh, R.A. Wheat rusts. An atlas of resistance genes / R.A. McIntosh, C.R. Wellings, R.F. Park // CSIRO Australia, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, the Netherlands. – 1995. 213 с.

McIntosh, R. Aspects of wheat rust research in Australia / R. McIntosh, H. Bariana, R. Park, C. Wellings // *Euphytica*. – 2001. – V.119. – P .115-120.

Membrate S. A. Molecular diversity in *Puccinia triticina* isolates from Ethiopia and Germany // S.A. Membrate, H.W. Dehne, K. Pillen, E.C. Oerke // *Phytopathol.* – 2006. – V.154. – P.701–710.

Mesterhazy, A. European virulence survey for leaf rust in wheat / A. Mesterhazy, P. Bartoš, H. Goyeau, et al. // *Agronomie*. – 2000. – V.20(7). – P.793–804

Morgounov, A. Genetic protection of wheat from rusts and development of resistant varieties in Russia and Ukraine / A. Morgounov, I. Ablova, O. Babayants et al. // *Euphytica*. – 2011. –V.179(1). – P.297–311

Naik, S. Identification of a STS marker linked to an *Aegilops speltoides*-derived leaf rust resistance gene Lr28 in wheat / S. Naik, K.S. Gill, V.S.P. Rao et al. // *Theor. Appl. Genet.* –1998. – V.97. – P. 535–540.

Nei, M. The genetic distance between populations / M. Nei // *American Naturalist*. – 1972. – V. 106. – № 949. – P. 283–291.

Nei, M, Analysis of gene diversity in subdivided populations / M. Nei // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – USA, 1973. – №70. – P.3321–3323.

Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei // *Genetics* –1978. –V. 89. – P.583–90.

Neu, C. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat / C. Neu, N. Stein, B. Keller // *Genome*. – 2002. – V. 45. – P.737–744.

Niu, Z. Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker-assisted chromosome engineering / Z. Niu, D.L. Klindworth, T.L. Friesen // *Genetics*. – 2011. –V.187. – P. 1011–1021.

Newton, M. Specialization and hybridization of wheat stem rust, *Puccinia graminis tritici* in Canada / M. Newton, T. Johnson // *Dom. Can. Dept. Agr.Bull.* – 1932. – 160 p.

Niu, Z. Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker-assisted chromosome engineering / Z. Niu, D.L. Klindworth, T.L. Friesen et al. // *Genetics*. – 2011. – V.187. – P. 1011–1021.

Ordoñez M. E. Differentiation of molecular genotypes and virulence phenotypes of *Puccinia triticina* from common wheat in North America / M.E. Ordonez, J.A. Kolmer // *Phytopathol.* – 2009. – V.99. – P.750–758.

Ordoñez M. E. Genetic differentiation within the *Puccinia triticina* population in South America and comparison with the North American population suggests common ancestry and intercontinental migration / M.E. Ordonez, S.E. German, J.A. Kolmer // *Phytopathol.* – 2010. –V.100. – P.376–383.

Ordoñez, M.E. Virulence phenotypes of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat / M.E. Ordoñez, J.A. Kolmer // *Phytopathology*. – 2007. – V.97. – P.344-351.

Park R. F. Population structure of *Puccinia recondita* in Western Europe during 1995 as assessed by variability in pathogenicity and molecular markers / R.F. Park, A. Jahoor, F.G. Felsenstein // *J. Phytopathol.* – 2000. – V.148. – P.169–179.

Park, R. Breeding cereals for rust resistance in Australia / R. Park // *Plant Pathology*. – 2008. – V.57. – P.591-602.

Park, R. Long term surveys of pathogen populations underpin sustained control of the rust diseases of wheat in Australia / R. Park // Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales. –2015. –V.148(455-456). – P.15-27.

Park, R. Detection and occurrence of a new pathotype of *Puccinia triticina* with virulence for *Lr24* in Australia // R. Park, H. Bariana, C. Wellings, H Wallwork // Crop and Pasture Science. – 2002. –V.53(9). – P.1069-1076.

Park, R. International surveillance of wheat rust pathogens: progress and challenges / R. Park, T. Fetch, D. Hodson, et al. // Euphytica. – 2011. – V.179(1). – V.109-117.

Park, R. Somatic Hybridization in the Uredinales / R. Park, C. Wellings // Annual Review of Phytopathology. – 2012. – V.50. – P.219-239.

Park, R. The Australian Cereal Rust Control Program: The challenge posed by changing pathogen populations / R. Park, C. Wellings, H. Bariana, et al // Agromeridian: Theoretical and Applied Agricultural Research Journal. – 2006. – V.2. – P.76-79.

Park, R. Regional phenotypic diversity of *Puccinia triticina* and wheat host resistance in Western Europe, 1995 // R. Park, H. Goyeau, F. Felsenstein et al. // Euphytica. – 2001. – V.122(1). – P.113-127.

Park, R.F. Pathogenic specialization of wheat rusts in Australia and New Zealand in 1988 and 1989 / R.F. Park, C.R. Wellings// Australasian Plant Pathology. – 1992. – V.21. – P.61-69.

Park, R.F. Physiologic specialization and pathotype distribution of *Puccinia recondita* in Western Europe, 1995 / R.F. Park, F.G. Felsenstein // Plant Pathology. – 1998. – V.47(2). – P.157-164.

Park, R.F. Studies of the origin, spread and evolution of an important group of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* pathotypes in Australia / R.F. Park, J.J. Burdon, R.A. McIntosh // Eur. Plant Pathol. – 1995. – V.101. – P. 613-622.

Park R.F., Felsenstein, F. Physiological specialization and pathotype distribution of *Puccinia recondita* in Western Europe / R.F. Park, F. Felsenstein // Plant Pathol. – 1995. – V.47. – P.157-164.

Park, R. Pathogenic specialization of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Australia and New Zealand in 1990 and 1991 / R. Park // Australasian Plant Pathol. – 1996. V.25. – P. 12–17.

Peakall, R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update / R. Peakall, P. Smouse // Bioinformatics. – 2012. – V.28(19). – P. 2537–2539.

Peever, T.L. Pathogen population genetics and breeding for disease resistance / T.L. Peever, R.S. Zeigler, A.E. Dorrance et al. // APS Publications. – 2015. Режим доступа: <http://www.apsnet.org/publications/apsnetfeatures/Pages/PathogenPopulationGenetics.aspx>

Person, C. Gene-for-gene relationships in host: parasite systems/ C. Person // Can. J. Bot. – 1959. –V.37. – P.1101–1130.

Pestsova, E. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat / E. Pestsova, M.W. Ganal, M.S. Röder // Genome. – 2000. – V. 43(4). – P. 689-697.

Prabhu, K.V. Molecular markers detect redundancy and miss-identity in genetic stocks with alien leaf rust resistance genes *Lr32* and *Lr28* in bread wheat / K.V. Prabhu, S.K. Gupta, A. Charpe et al.// J. Plant Biochemistry & Biotechnology. – 2003. – V.12. – P.123–129.

Prins, R. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat / R. Prins, J.Z. Groenewald, G.F. Marais et al. // Theor. Appl. Genet. – 2001. – V.103. – P. 618–624.

Procunier, J. D. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / J.D. Procunier, T.F. Townley-Smith, S. Fox et al. // J. Genet. Breed. – 1995. – V.49. – P. 87–92.

Qiu, J.W. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat / J.W. Qiu., A.C. Schürch, N. Yahiaoui et al. // Theor. Appl. Genet. – 2007. V.115. –P.159–168.

Roelfs, A.P. Evidence for two populations of wheat stem and leaf rust in the USA/ A.P. Roelfs // Plant Disease Rep. – 1974. – P.806-809.

Roelfs, A. P. Race specificity and methods of study / A.P. Roelfs // In W. R. Bushnell and A. P. Roelfs (ed.), *The Cereal Rusts*, vol. 1. Academic Press, Orlando, 1985. – P.132-164.

Rogers, J. S. Measures of genetic similarity and genetic distance. University of Texas Press / J. S. Rogers. – 1972.

Salina, E.A. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases / E.A.Salina, I.G. Adonina, E.D. Badaeva et al. // *Euphytica*. – 2015. – V.201(1). – P. 91-101.

Samborski, D.J. Leaf rust of wheat in Canada in 1970 / D.J. Samborski // *Plant Disease Survey*. –1971. – V.51. – P. 10-19.

Samborsky, D.J. Wheat leaf rust/ D.J. Samborsky, A.P. Roelfs, W.R. Bushnel // *The Cereal Rusts*; Academic Press: Orlando, FL, USA, 1985. – V.2. – P. 39–60.

Samborski D.J. Occurrence and virulence of *Puccinia recondita* in Canada in 1979 / D.J. Samborski // *Canad. Plant Pathol.* – 1990. – P. 246-248.

Samborski, D.J. Inheritance of virulence in wheat leaf rust on the standard differential wheat varieties / D.J. Samborski, P.L. Dyck // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1968. – V.10. – P.24–32

Samborski, D.J. Inheritance of virulence in *Puccinia recondita* on sixbackcross lines of wheat with single genes for resistance / D.J. Samborski, P.L Dyck, // *Can. J. Bot.* – 1976. – V.54. – P. 1666-1671.

Sanger, F. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors / F. Sanger, S. Niclein, A.R. Coulson // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1977. – V.74. – P.5463–5467.

Sanin, S.S. The epidemiological situation on sereal crops in European Russia / S.S.Sanin, L.N. Nazarova, T.Z. Ibragimov, E.A. Sokolova // *Journal Russ. Phytopath. Soc.* – 2000. –V.1. – P.1-9.

Schnurbusch, T. Tagging and validation of a major quantitative trait locus for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in winter wheat cultivar Forno / T. Schnurbusch, E. Bossolini, B. Messmer, B. Keller // *Phytopathology*. – 2004. – V. 94. – P. 1036–1041.

Schachermayr, G. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds / G. Schachermayr, C. Feuillet, B. Keller // *Molecular Breeding*. – 1997. – V.3. –P. 65–74.

Schachermayr, G. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat / G. Schachermayr, M. Messemer, C Feuillet. et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1995. – V.90. – C.982–990.

Sears, E. *Agropyron*–wheat transfers induced by homoeologous pairing / E. Sears // *Proc. 4th Wheat Genet. Symp. University of Missouri* // Eds Sears E., Sears L. – Columbia, Mo, 1973. – P. 191–199.

Serfling, A. Diagnostic value of molecular markers for *Lr* genes and characterization of leaf rust resistance of German winter wheat cultivars with regard to the stability of vertical resistance / A. Serfling, I. Krämer, V. Lind et al. // *European Journal of Plant Pathology*. – 2011. – V.130(4). – P. 559–575.

Seyfarth, R. Development of a molecular marker for the adult plant leaf rust resistance gene *Lr35* in wheat / R. Seyfarth, C. Feuillet, G. Schachermayr et al. // *Theor. Appl. Genet.* –1999. – V.99. – P. 554–560.

Shannon, C.E., *The mathematical theory of communication* / C.E. Shannon, W. Weaver // *University of Illinois Press, Urbana, 1949.*

Sharma, P. Studies on a New Pathotype 93R57 of *Puccinia triticina* on wheat in India / P. Sharma, I. Sharma, S. C. Bhardwaj // *Plant Diseases*. – 2012. – V.96(10). – P.1580.

Sheldon, A.L. Equitability indices: dependence on the species count / A.L. Sheldon // *Ecology*. – 1969. – V.50. – P.466-467.

Sibikeev, S.N. Genetic control for resistance to leaf rust in wheat-*Agropyron* lines: Agro 139 and Agro 58 / S.N. Sibikeev, S.A. Voronina, V.A. Krupnov // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 1995. – V.90(5). – P.618-620.

Singh, A. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene *Lr25* in wheat / A. Singh, J. K. Pallavi, P. Gupta, K.V. Prabhu // *J. Appl. Genet.* – 2012. V.53(1). – P.19-25.

Sipahi, H. Development of novel markers, using computationally extracted class I type EST-SSRS, in wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* / H. Sipahi, A. Yumurtaci, Z.R. Mert // Genetika. – 2015. – V.47(3). – P.917–926.

Soliman, N. Geographical distribution of physiologic races of *Puccinia triticina* and postulation of resistance genes in new wheat cultivars in Egypt / N. Soliman, A. Abdelbacki, M. Najeeb, R. Omara // eSci J. Plant Pathol. – 2012. – №01. – P.73-80.

Statler, G.D. Distribution of virulence of wheat leaf rust in North Dakota in 1971 / G.D. Statler // Plant Disease Report. – 1972. – V.56(1). – P.77-80.

Szabo, L. S. Development of simple sequence repeat markers for the plant pathogenic rust fungus *Puccinia triticina* / L.S. Szabo, J.A. Kolmer // Mol.Ecol. Notes. – 2007. – V.7. –P.708–710.

Schachermayr, G. Identification and localization of molecular markers linked to the Lr9 leaf rust resistance gene of wheat / G. Schachermayr, H. Siedler, M.D.Gale et al. // Theor. Appl. Genet. – 1994. – V. 88. – P. 110-115.

Smith, E. Registration of “Agent” wheat / E. Smith, A. Schlehuber, H. Young, L. Edwards // Crop. Sci. – 1968. – V.8. – P. 511–512.

Statler, G.D. Temperature studies with wheat leaf rust / G.D. Statler, T. Christianson // Canad.J.Plant Pathology. – 1993. –V.15(1). – P.37-101.

Suenaga, K. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat / K. Suenaga, R.P. Singh, J. Huerta-Espino, H.M. William // Phytopathology. – 2003. – V.93. – P.881–890.

Talbert, L.E. Evaluation of "sequence-tagged-site" PCR products as molecular markers in wheat / L.E. Talbert, N.K. Blake, P.W. Chee et al. // Theor.Appl. Genet. – 1994. –V.87(7). –P.789–794.

Tamura, K. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson et al. // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – V. 30. – P.2725–2729.

Thomas, J. Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene *Lr32* / J. Thomas, S. Nilmalgoda, C. Hiebert, B. McCallum et al. // Crop Science. – 2010. – V.50. – P.2310-2317.

Tyrka, M. Development of the single nucleotide polymorphism marker of the wheat *Lr1* leaf rust resistance gene / M. Tyrka, L. Błaszczyk, J. Chełkowski et al. // Cell Mol. Biol.Lett. –2004. – V.9(4B). – P.879-89.

Vaidya, G. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information / G. Vaidya, D.J. Lohman, R. Meier // Cladistics. – 2011. – V. 27(2). – P.171–180.

Visser, B. Microsatellite analysis of selected *Puccinia triticina* races in South Africa / B. Visser, L. Herselman, C.M. Bender, Z.A. Pretorius // Australasian Plant Pathol. – 2012. – V.41(2). – P.165-171.

Wang X. Development of EST-derived simple sequence repeat markers for wheat leaf rust fungus, *Puccinia triticina* Eriks. / X.Wang, B. Mulock, G. Bakkeren, B. McCallum // Canad. J. Plant Pathol. – 2010. – V.32. – P.98–107.

Watkins, J. E. Virulence of *Puccinia triticina* on wheat in Nebraska during 1997 and 1998 / J. E. Watkins, J. Schimelfenig, P.S. Baenziger, K.M. Eskridge // Plant Dis. – 2001. – V.85. – V.159–164.

Watson I.A., Luig N.H. Progressive increase in virulence in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* / I.A. Watson, N.H. Luig // Phytopathology. – 1968. – V.58 (1). – P.70–73.

Weng, Y.. PCR based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background / Y. Weng, P. Azhaguvel, R.N. Devkota, J.C. Rudd // Plant Breed. – 2007. – V.126. – V. 482–486.

Williams, J.G.K. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers / J.G.K. Williams, A.R. Kubelik, K.J. Livak et al. // NAR. – 1990. – V.18. – P. 6231-6235.

Wolfe, M. S. Population genetics of plant pathogen interactions: The example of the *Erysiphe graminis-Hordeum vulgare* pathosystem / M. S.Wolfe, J.M. McDermott // Annual Review of Phytopathology. – 1994. – V.32. – P.89–113.

Wolfe, M. S. Integrated control of cereal powdery mildews: monitoring the pathogen / M.S. Wolfe, E. Limpert // Martinus Nijhoff, Dordrecht. –1987.

Wu, J.Q. Comparative genomics integrated with association analysis identifies candidate effector genes corresponding to Lr20 in phenotype-paired *Puccinia triticina*

isolates from Australia / J.Q. Wu, S. Sakthikumar, C. Dong et al. //Front Plant Sci. – 2017. – V.8. – P. 148. Режим доступа:

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5298990>

Zhang, L. Genetic diversity analysis of *Puccinia recondita* by UP-PCR / L.Zhang, Q. Meng, J. Kang et al. // Mycosystema. – 2015. – V. 34(2). – P. 215-226.

Zhang, W. Association between allelic variation at the Phytoene synthase 1 gene and yellow pigment content in the wheat grain / W. Zhang, J. Dubcovsky // Theor. Appl. Genet. –2008. –V. 116. – P. 635–645.

Zhemchuzhina, A. Structure of populations of *Puccinia triticina* in various regions of Russia in 2006-2008 / A. Zhemchuzhina, N. Kurkova // Abstracts of oral and posters presentations 8th International wheat conference. June 1-4, 2010, St. Petersburg, Russia. – 2010. – P.279.

Young, H.C. A study of race populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* / H. C. Young, J.M. Prescott // Phytopathology. – 1977. – V.67. – P.528-532.

Young, H.C. A further study of race populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* / H.C. Young, B. D'Oliveira // Garcia de orta, estudos agronomicos. – 1982. – V.9. P. 37–52.

Young, H.C. The North American 1965 set of supplemental differential wheat varieties for identification of races of *Puccinia recondita tritici*/ H.C.Young, L.E.Browder // Plant Dis. Report. – 1965. – V.49. – P.308–311.

Yehuda, P.B. Leaf rust on *Aegilops speltoides* caused by a new forma specialis of *Puccinia triticina*. Yehuda PB, Eilam T, Manisterski J. et al. // Phytophology. – 2004. – V.94. –P.94–101.

Yan, H.F. A new marker tagged to the leaf rust resistance gene *Lr38* / H.F. Yan, W.X. Yang, D. Chu, D.Q. Liu // Scientia Agriculture Sinica. – 2008. Режим доступа: http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-ZNYK200811023.htm

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- ПЦР – полимеразно-цепная реакция;
- RAPD - random amplified polymorphic DNA, случайно амплифицируемая полиморфная ДНК;
- УП ПЦР – универсальные праймеры для полимеразно-цепной реакции;
- AFLP – amplified fragment length polymorphism, полиморфизм длин амплифицированных фрагментов ДНК;
- S-SAP – sequence-specific amplification polymorphism, полиморфизм специфично амплифицированных последовательностей ДНК;
- SSR – simple sequence repeats, микросателлиты;
- SNP анализ (однонуклеотидный полиморфизм) ;
- ЗС – Западно-Сибирский регион;
- ВС – Восточно-Сибирский регион;
- У – Уральский регион;
- СВ – Средневолжский регион;
- НВ – Нижневолжский регион;
- ВВ – Волго-Вятский регион;
- Ц – Центральный регион;
- ЦЧР – Центрально-Черноземный регион;
- НВ – Нижневолжский регион;
- СК – Северо-Кавказский регион;
- СЗ - Северо-Западный регион.

ПРИЛОЖЕНИЕ А. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ИНФЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА
Puccinia triticina, ИСПОЛЬЗУЕМОГО В ДАННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Таблица А.1 Места сбора популяций *Puccinia triticina* и сорта-источники
инфекционного материала

Регион	Год	Место сбора	Сорт пшеницы
1	2	3	4
Северо- Западный	2001	Ленинградская обл. Новгородская обл.	Неизвестен Неизвестен
	2002	Новгородская обл. Ленинградская обл.	Неизвестен Смесь сортов (ГСУ)
	2003	Ленинградская обл. Псковская обл.	Смесь сортов (ГСУ) Мироновская 808
	2004	Псковская обл. Ленинградская обл.	Мироновская 808 Смесь сортов (ГСУ)
	2005	Псковская обл. Новгородская обл. Ленинградская обл. Калининградская	Мироновская 808, Амбир (ГСУ) Тритикале Витон Танация Московская н/стебельная,. Пико
	2006	Ленинградская обл. Калининградская	Инна, Актер, Комплимент, Волжская св. (ГСУ) Смесь сортов
	2007	Псковская обл. Новгородская обл. Калининградская Ленинградская обл.	Московская 39, Святая Кадриль, Тризо, Амир, Иргина, Ирень (ГСУ) Московская 39 Астрон Инна, Крепыш (ГСУ)
	2008	Новгородская обл. Калининградская	Московская 39 Зентос, Астрон
	2009	Псковская обл. Ленинградская обл. Калининградская	Приокская Инна, тритикале Яша (ГСУ) Зентос
	2010	Псковская обл.	Московская 39
	2012	Новгородская обл. Калининградская	Эстер Дарья, Московская 39, Арон, Корунд
	2013	Новгородская обл. Псковская обл. Ленинградская обл. Калининградская	Красноуфимская 100, Дарья (ГСУ) Галина, Ленинградская 6 (ГСУ) Дарья, Ленинградская 6 (ГСУ) ТАСОС, Астрон, Зентос
	2014	Ленинградская обл. Псковская обл. Новгородская обл.	Инна, Ленинградская 97, Галина, Этана (ГСУ) Плеяда, Иргина; Ленинградская 12 (ГСУ) Ленинградская 97, Иргина, Любава, Плеяда (ГСУ)
	2015	Ленинградская обл. Калининградская	Инна, Мера (ГСУ) Гренас, КД Альянс
	2016	Ленинградская Новгородская	Лицамеро (ГСУ) Ленинградская 97
	Центральный	2001	Владимирская обл. Брянская обл.

Продолжение таблицы А.1.

1	2	3	4
	2002	Московская обл. Брянская обл.	Хакасская Лада, Ирень, Центас (ГСУ)
	2003	Смоленская обл.	Московская 39
	2007	Брянская обл. Ярославская обл.	Московская 39, тритикале Приокская, Заря
	2008	Брянская обл. Ярославская обл.	Московская 39 Лада, Энигма, Ирень, Тулеевская, Заря
	2009	Смоленская обл. Владимирская обл. Ярославская обл. Костромская обл.	Энита, Московская 39 Дарья Эстер Московская 39
	2010	Смоленская обл.	Московская 39
	2013	Смоленская обл. Костромская обл.	Дарья Московская 39
	2014	Владимирская обл.	Московская 39
	2016	Костромская обл. Смоленская обл.	Злата, Эстер Сударыня, Дарья,
	2017	Смоленская обл.	Любава
Центрально-Черноземный регион	2001	Курская обл. Белгородская обл. Тамбовская обл. Орловская обл.	Неизвестен Московская 27 Мироновская 808 Мироновская 808
	2002	Белгородская обл. Орловская обл. Тамбовская обл.	Одесская 161 Гармония, Память Федина Мироновская 808
	2003	Тамбовская обл. Орловская обл. Липецкая обл.	Круиз, Московская 39 Московская 39, Мироновская 808, Безенчукская 380, Московская 39, Мироновская 808, Прохоровка
	2004	Липецкая обл. Курская обл. Орловская обл. Тамбовская обл.	Безенчукская 380 Льговская 167, Московская 39 Московская 39 Московская 39
	2005	Тамбовская обл.	
	2007	Тульская обл. Курская обл. Липецкая обл.	Мильтрум, Эстер Московская 39, Ермак, Воронежская 65 Московская 39, Безенчукская 380
	2008	Липецкая обл. Орловская обл. Воронежская обл. Тамбовская обл.	Безенчукская 380 Московская 39 Московская 39, Волгоградская 84 Московская 39, Безенчукская 380, Ариадна, Воронежская 12, Селянка, Воронежская 10, Воронежская 6, Мироновская 808, Базальт
	2009	Воронежская обл. Тамбовская обл. Орловская обл.	Волгоградская 84 Московская 39, Мироновская 808 Дарья, Крестьянка
	2012	Воронежская обл. Тамбовская обл. Курская обл.	Московская 39, Алая Заря Дарья, Воронежская 10, Тарасовская 29 Курская 2038, Волгоуральская

Продолжение таблицы А.1.

1	2	3	4
		Липецкая обл.	Кинельская 97
		Тамбовская обл. Курская обл. Белгородская обл. Липецкая обл.	Крестьянка, Московская 39, Заря Курская 2038, Дарья, Мироновская 808 Воронежская 9, Базальт, Безенчукская 380 Мироновская 808
	2014	Белгородская обл. Тамбовская обл. Воронежская обл. Липецкая обл. Курская обл.	Богданка, Обская 14 Мироновская 808, Л 503, Волжская 100 Прохоровка Инна Рубин
	2016	Тамбовская обл.	Базальч, Льговская, Союз 1 (ГСУ)
Северо-Кавказский	2001	Краснодарский кр. Ростовская обл. Дагестан ДОСВИР	Смесь сортов Неизвестен Смесь сортов
	2002	Краснодарский кр. Ростовская обл. Дагестан ДОСВИР	Неизвестен Неизвестен Смесь сортов
	2003	Краснодарский кр.	Краснодарская 99, Победа 50
	2004	Ростовская обл. Краснодарский кр. Ставропольский кр.	Тарасовская 27 Победа 50; сорт Селянка Красота, Краснодарская 99, Руфа, Лира, Дар Зернограда, Донская б/остая, Купава, Прикумская 141, Дон 93
	2005	Дагестан, ДОСВИР Краснодарский кр.	Смесь сортов Неизвестен
	2007	Дагестан, ДОСВИР Ставропольский кр. Краснодарский кр.	Смесь сортов Станичная, Таня, Победа Смесь сортов
	2008	Ростовская обл. Ставропольский кр.	Станичная, Августа, Москвич,. Ермак,. Гарант, Престиж, Донской Маяк Смесь сортов
	2009	Дагестан, ДОСВИР	Смесь сортов
	2010	Дагестан, ДОСВИР Краснодарский кр. Ростовская обл. Ставропольский кр.	Смесь сортов Краснодарская 99 Северодонецкая юб., Батько, Августа Юбилейная 100, Краснодарская 99
	2011	Краснодарский кр.	Смесь сортов
	2013	Дагестан, ДОСВИР Краснодарский кр. Ставропольский кр.	Смесь сортов Гром, Батько, Краснодарская 99, Зустрич Смесь сортов
	2014	Краснодарский кр.	Васса, Гром, Лебедь, Таня
	2015	Краснодарский кр.	Юка, Васса, Адель
	2016	Дагестан, ДОСВИР Краснодарский кр.	Смесь сортов Краснодарская 99, Юка, Адель, Васса, Фортуна, Иришка, Калым, Таня
2017	ДОС ВИР Краснодарский кр.	Васса, Гром, Донской маяк Гром (произв. посевы в 3 р-нах края)	
Волго-Вятский	2001	Нижегородская обл. Свердловская обл.	Московская 39, Заря, Лада Иргина

Продолжение таблицы А.1.

1	2	3	4
	2002	Свердловская обл.	Неизвестен
	2003	Марий Эл Свердловская обл.	Приокская, Московская 39 Иргина
	2004	Свердловская обл. Марий Эл	Лада Иргина
	2008	Пермский кр. Свердловская обл. Чувашская респ.	Инна, Амир, Иргина, Ирень Красноуфимская 100, Амир Московская 39
	2009	Пермский край Кировская обл. Свердловская обл. Чувашская респ. Нижегородская обл.	Иргина, Амир, Ирень Московская 56, Ирень (ГСУ) Волжская 100 Московская 39, Московская 35 Московская 39, Московская 35
	2010	Пермский край	Иргина, Московская 39
	2011	Чувашская респ.	Московская 35, Эстер, Экада 70, Ирень
	2012	Чувашская респ.	Московская 56, Эстер, Казанская 560, Московская 35
	2013	Чувашская респ. Пермский край	Московская 39 Иргина, Красноуфимская 100, Экада 70, Ирень
	2016	Свердловская обл. Кировская обл.	Волжская К, Екатерина, Ирень, Злата Воронежская 20, Тюменская 34, Приокская, Иргина, Маргарита, Алабуга, Ульяновская, Монастырская, Баженка, Симбирцит, Свеча, Уральская 101, Ирень, Дарья (ГСУ)
Средне- волжский	2001	Татарстан	Смесь сортов
	2002	Самарская обл. Пензенская обл.	Неизвестен Гармония, Саратовская 90, Альбидм 28
	2003	Пензенская обл.	Юлия, Саратовская 90
	2004	Ульяновская обл. Самарская обл. Татарстан	Прохоровка Кинельская 62, Лютесценс 3496 Прохоровка, Люба и смесь других сортов
	2009	Татарстан	Казанская 84, Московская 39, Мироновская 808, Надежда, Мешинская 2, Казанская 560, Мешинская 3, Безенчукская 380, Казанская 285
	2016	Самарская обл. Татарстан	Жемчужина Поволжья, Скипетр Казанская 560
Нижне- волжский	2001	Саратовская обл. Волгоградская обл.	Мироновская 808 Неизвестен
	2002	Саратовская обл.	Лютесценс 230
	2004	Волгоградская обл. Саратовская обл.	Прохоровка, Базальный, Л-503, Землячка Мироновская 808, Донская б/остая, Людмила, Смуглянка, Губерния
	2004	Саратовская обл.	Неизвестен
	2007	Саратовская обл.	Жемчужина Поволжья, Саратовская остистая
	2008	Ульяновская обл.	Мироновская 808, Л-503, Кинельская 59, Саратовская 6, Землячка
	2011	Ульяновская обл.	Эстер
	2013	Ульяновская обл.	Московская 39 (2 срока сбора), Московская 35

Продолжение таблицы А.1.

1	2	3	4
Уральский	2001	Оренбургская обл. Башкортостан	Неизвестен Неизвестен
	2002	Башкортостан Оренбургская обл.	Лютесценс Саратовская 90
	2003	Курганская обл. Челябинская обл.	Новосибирская 89 Нива
	2004	Оренбургская обл.	Саратовская 90, Саратовская 42, Варяг (ГСУ)
	2005	Челябинская обл.	Смесь сортов
	2007	Челябинская обл. Оренбургская обл. Курганская обл.	Челяба 2, Дуэт, Эритроспермум 59, Ирень, Тулеевская Л503, Саратовская 90 Сурента 6,7, Курганская 1, Память Вавенкова, Жигулевская, Омская 36, Алтайская 98, Новосибирская 89, Тулеевская, Боевчанка, Любава, Тулеевская, Терция, Новосибирская 15, Лют. 70, Мальцевская 110, Новосибирская 15, 89 (ГСУ)
	2008	Челябинская обл. Оренбургская обл.	Саратовская 55, Дуэт, Эритроспермум 59, Омская 20, Лютесценс Варяг, тритикале (70га), Саратовская 90, Саратовская 42, Надежда, Мешинская 2, Казанская 285, Казанская 560.
	2009	Башкортостан Оренбургская обл.	Казахстанская 10 Варяг, Саратовская 68
	2011	Башкортостан Челябинская обл.	Омская 36 Саратовская золотистая, Терция
	2014	Челябинская обл. Курганская обл.	Челяба 2, Омская 36, Дуэт, Эритроспермум 59, Новосибирская 15, Искра, Челябинка юб., Челябинка степная, Памяти Рюба, Челябинка 2, Чебаркульская 2, Изумрудная, Нива, Новосибирская 15, Уральская кукушка; Челябинка ранняя, Эритроспермум 59 (ЧНИИСХ) Тулеевская, Ингала, Оренбургская 23, Сударыня, Екатерина, Мальцевская 110, Русллада, Жигулевская, Фора, Исеть 45 (ГСУ)
	2015	Курганская обл. Челябинская обл.	Ария, Зауралочка Эритроспермум 59, Омская 36, Челябинка ранняя, Родник, Чебаркульская 3, Чебаркульская 2, Уральская кукушка, Челябинка 2, Дуэт, Памяти Рюба, Омская 25, Лютесценс 697, Челябинка юбил..(ЧНИИСХ)
	2016	Оренбургская обл. Челябинская обл.	Мироновская 808 Омская 36, Тобольская, Изумрудная, Челябинка 2, Новосибирская 15, Россиянка, Родник, Дуэт, Чебаркульская 3, Уральская кукушка, Эритроспермум 59, Челябинка юб. (ЧНИИСХ)
	2017	Челябинская обл.	Тюменская юб., Элемент 22, Тюменочка, Омская 35, Новосибирская 16, ОмГАУ 100, Памяти Азиева, Саратовская 29, Терция, Дуэт, Челябинка Ранняя, Эр. 59, Нива 2, Челябинка 2, Искра,

Продолжение таблицы А.1.

1	2	3	4
			Россиянка, Челябинская степная, Уральская кукушка, Челябин юб. (ЧНИИСХ)
Западно-Сибирский	2001	Омская обл. Алтайский кр.	Памяти Азиева Жатва Алтай
	2002	Алтайский кр.	Алтайская 92, Алтайская 98, Алтайская 50
	2003	Алтайский кр. Омская обл.	Алтайская 92 Алтайская 92, Омская 33, Память Азиева, Чернява 13, Омская 24
	2004	Алтайский кр. Кемеровская обл.	Алтайская 65 Кантегирская 89, Новосибирская 29, Ирень, Обская, Иртышанка
	2006	Новосибирская обл.	Новосибирская 29
	2007	Кемеровская обл. Томская обл. Алтайский кр.	Новосибирская 29, Ирень, Алтайская 325 Ирень Алтайская 50
	2008	Алтайский кр.	Лютесценс 639
	2009	Омская обл. Алтайский кр.	Смесь сортов Алтайская 105, Сибирская 12, Новосибирская 29, Омская 9, Омская 33
	2010	Омская обл. Кемеровская обл.	Память Азиева, Омская 35, 28, Терция смесь сортов
	2012	Омская обл.	Омская 36
	2013	Омская обл.	Нива 2, Памяти Азиева, ОмГАУ 90, Асар, Чернява13, Павлоградка, Терция, Соната, Лютесценс122, ГВК 2031-13
	2014	Омская обл. Алтайский кр. Новосибирская обл.	Павлоградка, Нива 2, Соната, Терция, ОмГАУ 90, Памяти Азиева, Чернява 13 (ОмГАУ) Мариинка Сибирская 17, Терция, Челябин юб., Мария 1, Соната, Апасовка, Тулайковская степная, Пысар, Новосиб.31, Тризо, Чернява 13, Степная волна, Салават Юлаев
	2015	Омская обл. Алтайский край Новосибирская обл.	Лют. 141/03-2, 90-12, 12/93-01-4, 15-12, 220/03-83, 106-11, 1101-12, 96-12, 27-12, Терция, Астана 2, Столыпинская, Сибакловская юб., Дуэт, Омская 35,36, Павлоградка, Фитон 82, Элемент 22 (ОмГАУ) Алтайская 75, Омская 36, Алтайская 70, Алтайская жница, Новосибирская 40. Новосибирская 44
	2016	Новосибирская обл. Кемеровская обл. Омская обл.	Новосибирская 31 Новосибирская 18 Памяти Азиева, Павлоградка, Дуэт, Сибакловская юбилейная, ОмГАУ 90, Чернява 13, Серебристая (ОмГАУ)
2017	Алтайский край Омская обл.	Неизвестен Катюша, Алтайская 70, Омская 36, Памяти Аз., ОмГАУ 90, 100, Чернява 13, Дуэт, Элемент 22, Павлоградка, Терция, Сибакловская юб., , Уралосибирская, Омская 35,36 (ОмГАУ)	

ПРИЛОЖЕНИЕ Б. ХАРАКТЕРИСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ ИЗУЧЕННЫХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Таблица Б.1 Результаты изучения устойчивости сортов озимой пшеницы

Сорт	Год включения	Регионы допуска	Характеристика устойчивости (в Госреестре)	Идентифицированные <i>Lr</i> -гены	Пораженность в условиях Северо-Запада (%)	Тип реакции в фазе проростков
1	2	3	4	5	6	7
Озимая пшеница						
Безостая 1	1959	СК, НВ	В	<i>Lr34</i>		S
Мироновская 808	1963	СЗ,Ц,ВВ,ЦЧР,СВ,НВ,У,ЗС	В		80-100	S
Мироновская Юбил.	1970	СЗ,НВ	В			S
Заря	1978	СЗ,Ц,ВВ,ЦЧР	В		100	S
Донская Безостая	1983	ЦЧР,СК,НВ	В	<i>Lr34</i>	50-70	S
Кинельская 4	1985	У	В			S
Янтарная 50	1985	Ц,ВВ	В		80-100	S
Волгоградская 84	1989	ЦЧР,НВ	В	<i>Lr34</i>		S
Омская Озимая	1989	У,ЗС,ВС,1СЗ	В			S
Альбатрос Одесский	1990	ЦЧР, СК	СВ			MS
Инна	1991	СЗ,Ц,ВВ,ЦЧР	В		50-100	S
Московская70	1991	Ц,ВВ,ЦЧР	В		100	S
Донщина	1992	СК,НВ	В			S
Сибирская Нива	1992	ЗС	В		70	S
Юбилейная 75	1992	СК	В			S
Базальт	1993	ЦЧР, СВ, НВ	В			S
Лютесценс 9	1993	ВВ,У	В			S
Памяти Федина	1993	Ц,ВВ	В		70-90	S
Харьковская 92	1993	СВ,НВ	В			S
Безенчукская 380	1994	Ц,ВВ,ЦЧР, СВ, У	В		80-100	S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Донская Юбилейная	1994	СК	В	<i>Lr34</i>	70	S
Кулундинка	1994	ЗС,ВС	В			S
Имени Рапопорта	1995	Ц	В			S
Саратовская 90	1995	НВ,У,ЗС	В			S
Белгородская 12	1997	ЦЧР	В			S
Волжская 16	1997	ВВ,СВ	В			S
Дон 93	1997	ЦЧР,СК,НВ	В	<i>Lr34</i>		S
Мурат	1997	СК	СВ			S
Украинка Одесская	1997	СК	В			MS, S
Дон 95	1998	СК,НВ	СУ			S
Зерноградка 9	1998	СК	СУ	<i>Lr34</i>	70	S
Крошка	1998	СК	СУ		60	S
Оренбургская 105	1998	СВ,У	В			S
Победа 50	1998	СК	В		100	S
Смуглянка	1998	СВ,НВ	СУ			S
Дельта	1999	СК	У		30	S
Зентос	1999	СЗ	У			S
Казанская 285	1999	ВВ,СВ	СУ			S
Московская 39	1999	СЗ,Ц,ВВ,ЦЧР,СВ,У,СЗ	В	<i>Lr1</i>	70-100	S
Поволжская 86	1999	СВ,У	У			S
Подарок Дону	1999	СК	У	<i>Lr34</i>	20	S
Дар Зернограда	2000	СК,НВ	В			S
Донской Маяк	2000	СК,НВ	У	<i>Lr34</i>	50	S
Малахит	2000	СВ	В	<i>Lr10 Lr34</i>		S
Суздальская 2	2000	Ц	В		50	S
Тарасовская Остистая	2000	СК,У	У	<i>Lr34</i>		S
Астрон	2001	СЗ	СВ			S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Виктория Одесская	2001	СК,НВ	В			S
Горянка	2001	СК	В	<i>Lr26 Lr34</i>		R, S
Зерноградка 10	2001	СК,НВ	В	<i>Lr34</i>		S
Одесская 267	2001	ЦЧР				S
Омская 4	2001	ЗС	В			S
Пико	2001	СЗ	СВ			MS, S
Росинка Тарасовская	2001	СК,НВ	В			S
Тау	2001	СЗ,Ц	СВ	<i>Lr1</i>	20-30	S
Губерния	2002	НВ,У	В			R, S
Дея	2002	СК	В			S
Ершовская Вс	2002	НВ	В			S
Жатва Алтая	2002	ЗС				S
Зарница	2002	СК,НВ	В			S
Казанская 560	2002	ВВ,СВ	В			S
Селянка	2002	СК	СВ		50	S
Сплав	2002	СЗ	СВ	<i>Lr9, Lr34</i>	0	R, S (Lr9)
Станичная	2002	СК,НВ	У	<i>Lr34</i>	50	S
Батько	2003	СК	СВ	<i>Lr10</i>	30	MS, S
Виктория 95	2003	НВ,У	В			S
Донской Сюрприз	2003	ЦЧР,СК,НВ	СВ	<i>Lr34</i>		S
Зерноградка Вс	2003	СК,НВ	У	<i>Lr34</i>	70	S
Краснодарская 99	2003	СК	СУ	<i>Lr10</i>	80-100	S
Левобережная 1	2003	СВ,НВ	В			S
Прикумская 140	2003	СК,НВ	В			S
Северодонецкая Юбил.	2003	ЦЧР,СК,СВ,НВ,У				S
Старшина	2003	СК	В		40	MS, S
Фишт	2003	СК	СУ		5	S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Черноземка 88	2003	ЦЧР	В			S
Яшкулянка	2003	НВ	В	<i>Lr26</i>		R, S
Вита	2004	СК	СВ	<i>Lr10 Lr34 Lr26</i>	30	R, S
Волжская 100	2004	ЦЧР, СВ, НВ	В			S
Волжская К	2004	СЗ, Ц, ВВ, ЦЧР, СВ, У, ЗС	В			S
Конкурент	2004	СК	СВ	<i>Lr34</i>		S
Ларс	2004	СЗ	СВ			S
Новосибирская 32	2004	ЗС	В			S
Омская 5	2004	ЗС	В			S
Палпич	2004	СК	СВ			S
Памяти Калиненко	2004	СК, НВ	СВ	<i>Lr34</i>	50	S
Память	2004	СК	СУ		50	MS, S
Ростовчанка 3	2004	СК, НВ	СУ	<i>Lr34</i>	50	S
Светоч	2004	СВ	СВ	<i>Lr34</i>		S
Юбилейная 100	2004	СК	СУ	<i>Lr34</i>	10	S
Безенчукская 616	2005	ВВ	В		30-80	S
Веда	2005	СК	СВ	<i>Lr34 Lr26</i>	15	R, S
Восторг	2005	СК	СВ	<i>Lr26</i>	5-10	R, S
Галина	2005	СЗ, Ц	В		70	S
Гарант	2005	СК, НВ	СВ	<i>Lr34</i>	3-5	S
Дока	2005	СК	СУ	<i>Lr26 Lr34</i>	5	S
Ласточка	2005	СК	СВ		5	R, S
Таня	2005	СК	СВ	<i>Lr26 Lr34</i>	5-10	R, S
Августа	2006	ЦЧР, СК	В		40	R, S
Ангелина	2006	Ц	В	<i>Lr10, Lr26</i>	15-20	R, S
Волжская С 3	2006	Ц, ВВ, СВ, ЗС	В		40	S
Есаул	2006	СК, НВ	СУ	<i>Lr34</i>	15	MS, S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Левобережная 3	2006	НВ				S
Мафэ	2006	СК	СУ	<i>Lr34</i>	30	R, S
Москвич	2006	СК,НВ	СУ	<i>Lr10 Lr34</i>	20	S
Немчиновская 24	2006	Ц,ВВ	СВ	<i>Lr9</i>	0	R, S
Нота	2006	СК	У	<i>Lr10 Lr1</i>	15	S
Одесская 200	2006	ЦЧР,СК	В	<i>Lr34</i>		S
Пионерская 32	2006	СВ,У	В		100	S
Селянка Одесская	2006	СК	В			S
Танаис	2006	СК,НВ	СУ	<i>Lr34</i>	40	S
Фортуна	2006	СК	СУ	<i>Lr26</i>	30	R, S
Булгун	2007	СК,НВ	СВ	<i>Lr34 Lr26?</i>	50-70	R, S
Везелка	2007	ЦЧР	СУ			-
Виза	2007	СК	СУ	<i>Lr34</i>	50-70	S
Донской Простор	2007	СК,НВ	СУ	<i>Lr34</i>	50	S
Жемчужина Поволжья	2007	ВВ,СВ,НВ,У	В			S
Зимтра	2007	СК,НВ	СУ	<i>Lr1 Lr10 Lr34</i>	5-10	R, S
Зустрич	2007	СК	В	<i>Lr34</i>	50-70	S
Коллега	2007	СК	СУ	<i>Lr26 Lr10</i>	в.я 3-5/ н. я. 50	R, S
Кума	2007	СК	СУ	<i>Lr34</i>	50-70	R, S
Петровчанка	2007	СК	СВ	<i>Lr10</i>	0-5	S
Писанка	2007	СК	СВ	<i>Lr34 Lr1</i>	15-30	R, S
Ариадна	2008	ЦЧР	СВ		100	R, S
Бирюза	2008	ЦЧР, СВ	СУ	<i>Lr10</i>	15-30	S
Грация	2008	СК	СВ	<i>Lr10 Lr26?</i>	3-5	S
Губернатор Дона	2008	ЦЧР,СК,СВ,НВ,У	СВ	<i>Lr34 Lr1</i>	20-30	S
Девиз	2008	СК,НВ	В	<i>Lr34</i>	50-70	S
Джангаль	2008	НВ	В	<i>Lr34 Lr26</i>	90%	S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Дон 105	2008	СК	СУ	<i>Lr34</i>	15	S
Камышанка	2008	НВ,ЗС	В		н.я 70-100/в.я. 30-50	S
Корунд	2008	СЗ	В		30-70	S
Льговская 4	2008	ЦЧР,СВ	В		80-100	S
Московская 56	2008	Ц,ВВ,ЦЧР	СВ	<i>Lr1</i>	80-100	S
Первица	2008	СК	СУ	<i>Lr26 Lr1</i>	0	R,S
Ресурс	2008	СВ	СВ	<i>Lr10 Lr34</i>	50-70	S
Ростовчанка 5	2008	СК,НВ	СВ		1	S
Синтетик	2008	ЦЧР	В	<i>Lr10 Lr26</i>	в.я. 0/ н.я 70	R, S
Юнона	2008	СК	У	<i>Lr34 Lr1</i>	1	R, S
Авеста	2009	СК, НВ	В	<i>Lr10</i>	20-30	S
Агра	2009	СК	СВ		80-100	S
Айвина	2009	СК	У	<i>Lr10 Lr34 Lr26</i>	0	R
Афина	2009	СК	СУ	<i>Lr1 Lr26 Lr34</i>	30-40	R, S
Белгородская 16	2009	ЦЧР	В		100	S
Богданка	2009	ЦЧР	У	<i>1AL.1RS Lr34</i>	0	R, S
Вдала	2009	ЦЧР	В	<i>Lr34</i>	100	S
Волжская 22	2009	Ц,СВ	В		50-100	S
Доминанта	2009	СК,У	В	<i>Lr34</i>		S
Зимница	2009	СК	СУ	<i>Lr10</i>	20	S
Иришка	2009	СК	У	<i>Lr26</i>	0	R, S
Камышанка 3	2009	НВ	В			S
Крастал	2009	ЦЧР	СВ	<i>Lr26 Lr34</i>	н.я 70-100/в.я. 30-40	R, S
Лебедь	2009	СК	У	<i>Lr1</i>	100	R, S
Лига 1	2009	СК,НВ	У	<i>Lr34</i>	50-80	S
Марафон	2009	СВ,НВ	СВ	<i>Lr34</i>	30	S
Мера	2009	СЗ,Ц,ВВ	В		50-100	R, S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Немчиновская 57	2009	Ц	CB	<i>Lr1</i>	100	S
Саратовская 17	2009	CB,HB	CB	<i>Lr34</i>	100	S
Скипетр	2009	СЗ,Ц,ВВ,ЦЧР,СК,СВ,НВ,ЗС,ВС,СЗ	СУ	<i>Lr10 Lr26</i>	5-10	S
Спартак	2009	НВ	СУ	<i>Lr34</i>	5-10	S
Сурава	2009	ЦЧР	В	<i>Lr34</i>	80	S
Тристан	2009	СК	CB	<i>Lr34 Lr1?</i>	100	R, S
Антонивка	2010	ЦЧР	УВ	<i>Lr34</i>	70	S
Башкирская 10	2010	ВВ, У	В			S
Березит	2010	СК	CB	<i>Lr26</i>	10-15	R,S
Гром	2010	ЦЧР,СК,НВ	CB	<i>Lr1</i>	0	S
Дон 107	2010	СК,НВ	СУ	<i>Lr34 Lr1</i>	70-100	R, S
Донэко	2010	ЦЧР,СК,СВ,НВ,У	СУ	<i>Lr1</i>	70-100	S
Камышанка 4	2010	НВ	CB		100	S
Кралья	2010	СК	СУ	<i>Lr10</i>	н.я.100/в.я. е.п	R,S
Ксения	2010	СК	СУ	<i>Lr26 Lr34 Lr1</i>	100	R, S
Лытанивка	2010	ЦЧР	CB	<i>Lr34</i>	50	R, S
Новосибирская 40	2010	ЗС,ВС	В		100	S
Рапсодия	2010	СК	CB	<i>Lr34 Lr1</i>	100	S
Сила	2010	СК	У			S
Скарбница	2010	СК	CB	<i>Lr10 Lr34</i>	70-100	S
Торрилд	2010	СЗ	CB		20-30	S
Юмпа	2010	СК	У	<i>Lr10+ Lr34</i>	10	S
Алая Заря	2011	ЦЧР	CB			S
Аскет	2011	СК, НВ	СУ	<i>Lr34</i>	10	S
Васса	2011	СК	СУ	<i>Lr26</i>	1-5	R, S
Вершина	2011	СК	У	<i>Lr26 Lr1</i>	5	R, S
Дмитрий	2011	СК	CB	<i>Lr34</i>	0-5	R,S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Донская Лира	2011	ЦЧР,СК,СВ,НВ	СУ	<i>Lr34</i>	1-5 90	S
Ермак	2011	ЦЧР,СК,НВ	В			MS, S
Жнея	2011	СК	СУ			S
Калым	2011	СК	У	<i>Lr34</i>	5	S
Корочанка	2011	ЦЧР		<i>Lr1</i>		S
Косовыця	2011	ЦЧР	СВ	<i>Lr34</i>	30	S
Мироно 11кая 100	2011	ЦЧР	СУ	<i>Lr34 Lr1</i>	5-20	S
Моско 11кая 40	2011	Ц,ЦЧР	СВ	<i>Lr1</i>	80-100	S
Новоершо 11кая	2011	СВ,НВ,У	СВ	<i>Lr34</i>	0-5	R, S
Новосибирская 51	2011	ЗС, 11	В	<i>Lr10</i>	100	S
Поэма	2011	СЗ,Ц,ВВ	СВ		0	R
Протон	2011	СК,НВ	СУ	<i>Lr34 Lr1</i>	5	R, S
Ростовчанка 7	2011	СК,НВ	У		10-20	S
Творец	2011	СК	У	<i>Lr10 Lr1</i>	15	R, S
Утриш	2011	СК	СУ	<i>Lr34 Lr26</i>	50	R, S
Черноземка 115	2011	ЦЧР,СВ	СУ	<i>Lr10 Lr34</i>	15-50(MR)	S
Альмера	2012	ЦЧР	СВ	<i>Lr10 Lr34</i>	5-10	S
Бригада	2012	СК,НВ	У		0	S
Донна	2012	СК	СВ			S
Золушка	2012	СК,НВ				MS, S
Калач 60	2012	НВ,У	СВ	<i>Lr10? Lr34</i>	70	S
Камышанка 5	2012	НВ	У	<i>Lr34</i>	15-20	S
Крыжинка	2012	ЦЧР	СВ	<i>Lr1 Lr34 Lr26</i>	1-5	R, S
Курень	2012	СК	У	<i>Lr26</i>	10	R, S
Майкопчанка	2012	СК	У	<i>Lr34</i>	н.я 5-70/в.я. 20	S
Надежда	2012	СВ	СВ		80	S
Эпоха Одэська	2012	ЦЧР	СУ	<i>Lr1 Lr10</i>	15-30	R, S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Этнос	2012	СК	У	<i>Lr10</i>	30	MS, S
Южанка	2012	СК	СВ			MS, S
Юка	2012	СК	У	<i>Lr1 Lr26</i>	5-30	R,S
Багира	2013	СК	СУ	<i>Lr1 Lr10 Lr34</i>	15-20	S
Виола	2013	Ц,ЦЧР	СВ		20-30	S
Изюминка	2013	СК	У	<i>Lr34</i>	5-10	R, S
Колос Оренбуржья	2013	У	СВ	<i>Lr34</i>	80-100	S
Льгоская 8	2013	Ц,ЦЧР,СВ	В	<i>Lr34</i>	80	S
Магия	2013	СК	СВ	<i>Lr1</i>	10-50	S
Миссия	2013	СК	СВ	<i>Lr34</i>	50	S
Немчиновка 17	2013	Ц	СВ	<i>Lr9</i>		R (Lr S)
Рубежная	2013	Ц	СВ		60-80	S
Снигурка	2013	ЦЧР	СВ			S
Табор	2013	СК	СУ	<i>Lr1</i>	15	S
Тарасовка 70	2013	СК,СВ	СВ	<i>Lr26</i>	5	S
Трио	2013	СК	У	<i>Lr1 Lr10</i>	1-20	S
Чорнява	2013	СК	СВ	<i>Lr26</i>	5	S
Адель	2014	СК	СВ	<i>Lr26, Lr34, Lr10</i>	50-70	R, S
Аксинья	2014	СК	У	<i>Lr34</i>	0	R, S
Аэлита	2014	НВ	В		40-50	S
Безмежна	2014	СК	ПУ	<i>Lr34</i>	40	S
Благодарка Одеська	2014	СК	ПУ	<i>Lr34</i>	0	S
Борвий	2014	СК	СВ	<i>Lr34</i>	1-5	MS, S
Бунчук	2014	СК	У			S
Вдала	2014	СК	СВ	<i>Lr1 Lr34</i>	20	S
Годувальныця Одеська	2014	СК	У	<i>Lr34</i>	1	R, S
Доля	2014	СК,НВ	СВ		0	S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Дриада 1	2014	СК	У	<i>Lr1 Lr34</i>		S
Заграва Одесская	2014	СК	ПУ	<i>Lr1 Lr34</i>	0	S
Землячка Одесская	2014	СК	У	<i>Lr10</i>		
Змина	2014	СК	СВ	<i>Lr1 Lr10 Lr34</i>	1	R, S
Идиллия	2014	СК	В	<i>Lr34</i>	1	S
Камышанка 6	2014	НВ	СВ			S
Кнопа	2014	СК	СВ	<i>Lr1 Lr34</i>	5	S
Княгиня Ольга	2014	ЦЧР,СК		<i>Lr1 1AL/IRS Lr34</i>	5	R, S
Кохана	2014	СК	СУ	<i>Lr1 1AL/IRS Lr34</i>	10	S
Куяльник	2014	СК	СУ	<i>Lr1 Lr10 Lr34</i>	1	S
Ластивка Одэська	2014	СК	У	<i>Lr1 Lr10 Lr34</i>		R, S
Лауреат	2014	СК,НВ	СВ	<i>Lr26</i>	50-70	R, S
Лидия	2014	СК,НВ	СУ	<i>Lr34</i>	0	S
Майская Юбил.	2014	ЦЧР	СВ		10	R, S
Мисия Одэська	2014	СК				-
Новосибирская 3	2014	ЗС, 11	СВ	<i>Lr26</i>	100	S
Овидий	2014	СК	У	<i>Lr34</i>	5-10	S
Ольхон	2014	СК	У	<i>Lr26</i>	0	R, S
Отаман	2014	СК	СВ	<i>Lr34</i>		MS, S
Подольянка	2014	СК	Т	<i>Lr26 Lr34</i>	1-5	R, S
Полевик	2014	СК	У	<i>Lr1 Lr10</i>	1	S
Пошана	2014	СК	СУ	<i>Lr34</i>	5	R, S
Слобода	2014	ЦЧР	СВ	<i>Lr10</i>		S
Служныця Одэська	2014	СК	У	<i>Lr34</i>	1	S
Титона	2014	СК	СВ	<i>Lr34</i>		MS, S
Торас	2014	СЗ	СВ	<i>Lr10</i>	1-5	S

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Турунчук	2014	СК	СВ	<i>Lr1 Lr10</i>	10	R, S
Ужинок	2014	СК	СВ			-
Умка	2014	У	СВ		100	S
Фируза 40	2014	СК	В	<i>Lr34</i>	1	R, S
Фотинья	2014	СВ,У	В		10	S
Херсонская Безост.	2014	СК	У		1	R, S
Шестопаловка	2014	СК	СВ		10	S
Баграт	2015	СК	У	<i>Lr1, Lr10,Lr26</i>	0	R
Виктория 11	2015	СК,НВ	У	<i>Lr34</i>	0	S
Донэра	2015	ЦЧР,СК,СВ,НВ	СВ	<i>Lr34</i>	70	S
Зимушка	2015	ЗС	СУ		70	S
Курс	2015	СК	У	<i>Lr1, Lr10,Lr26</i>	0	R
Лист 25	2015	ЦЧР,СК,НВ			1-5	S
Морозко	2015	СК	У	<i>Lr1 Lr37</i>	0	R, S
Находка	2015	СК	У	<i>Lr34</i>	0	S
Нива Ставрополя	2015	СК	У	<i>Lr34</i>	5	S
Новосибирская 2	2015	ЗС	СВ	<i>Lr34</i>	70	S
Стан	2015	НВ	У	<i>Lr10 Lr26</i>	0	R
Уруп	2015	СК	В	<i>Lr1 Lr26</i>	1	R
Устивица	2015	ЦЧР		<i>Lr34</i>	5	R,S
Хасыр	2015	НВ	СУ	<i>Lr10 Lr34</i>	0	R, S
Анка	2016	СК	СУ	<i>Lr1 Lr10 Lr34</i>	30	S
Антонина	2016	СК, НВ	У	<i>Lr1, Lr10, Lr26</i>	5	R
Бис	2016	Ц,ВВ	У	<i>Lr26?</i>		R,S
Боярыня	2016	СК	У	<i>Lr34</i>	0	MS, S
Вестница	2016	СК,СВ	У	<i>Lr10</i>	0	MS, S
Гурт	2016	СК,НВ	У	<i>Lr1 Lr26</i>	0	R

Продолжение таблицы Б.1.

1	2	3	4	5	6	7
Донстар	2016	СК	СУ	<i>Lr26</i>	0	R, S
Капитан	2016	НВ	У	<i>Lr34</i>		MS, R, S
Капризуля	2016	СК	СУ	<i>Lr34</i>		MS, S
Лилит	2016	СК,НВ	СВ	<i>Lr34</i>		MS, S
Этана	2016	СЗ	СВ		20	S

Таблица Б.2 Результаты изучения устойчивости сортов яровой пшеницы

Сорт	Год включения	Регионы допуска	Характеристика устойчивости (в Госреестре)	Идентифицированные <i>Lr</i> -гены	Пораженность в условиях Северо-Запада	Тип реакции в фазе проростков
1	2	3	4	5	6	7
Саратовская 29	1957	У,ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>	80-100	S
Камышинская 3	1972	НВ	В	<i>Lr1</i>		S
Саратовская 42	1973	СК,СВ,НВ,У	В			S
Москосковская 35	1975	СЗ,Ц,ВВ,СВ,У	В	<i>Lr1</i>	70-100	S
Русо	1978	СЗ	В	<i>Lr10</i>		S
Бурятская 79	1982	ВС	В	<i>Lr1</i>	70-100	
Жигулевкая	1984	СВ,У	В			S
Омская 12	1984	ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>		S
Саратовка 55	1986	НВ,У	В			S
Симбирка	1986	Ц,ВВ,СВ,У,ЗС, ВС	В			S
Альбидум 28	1987	СК,НВ,У	В	<i>Lr10</i>		R, S
Селенга	1989	ЗС, ВС	В			S
Тулунская 12	1989	У,ЗС, ВС	В	<i>Lr1 Lr10</i>		S
Лютесценс 25	1990	ЗС, ВС	В			S
Иргина	1991	СЗ,Ц,ВВ, ВС	В		70-100	S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Новосибирская 22	1991	ЗС	В	<i>Lr10</i>		S
Омская 18	1991	У,ЗС	В			S
Иволга	1992	СЗ,Ц,ВВ,ЦЧР	В			S
Крестьянка	1992	ЦЧР	В	<i>Lr10</i>		S
Ветлужанка	1993	ВС	В	<i>Lr10 Lr34</i>		S
Кантегирская 89	1993	ЗС, ВС	В	<i>Lr1 Lr10</i>		S
Л 503	1993	ЦЧР,СВ,НВ,У	У	<i>Lr10 Lr19</i>		R (Lr19 S)
Лютесценс 70	1993	У,ЗС	В			S
Новосибирская 89	1993	У,ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>		S
Оренбургская 13	1993	У	В			S
Приокская	1993	СЗ,Ц,ВВ,СВ,У,СЗ	В	<i>Lr1 Lr10 Lr34?</i>		S
Хабаровчанка	1993	СЗ		<i>Lr10</i>		
Альбидум 29	1994	НВ,У	В	<i>Lr10</i>		S
Самсар	1994	СВ,НВ,У				S
Эритроспермум 59	1994	У,ЗС	В	<i>Lr10</i>		S
Кинельская 59	1995	СВ	СВ			S
Приленская 19	1995	ВС	В			S
Терция	1995	СК,У,ЗС, ВС		<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Альбидум 188	1996	СК,НВ,У	В			S
Л 505	1996	ВВ,НВ,У	У	<i>Lr10 Lr19</i>		R (Lr19 S)
Лютесценс 937	1996	ВС	В	<i>Lr10</i>		S
Омская 24	1996	ЗС	В	<i>Lr26</i>		S
Прохоровка	1996	Ц,ВВ,ЦЧР,СК,СВ, НВ,У	В	<i>Lr10 Lr26</i>	50-80%	R, S
Варяг	1997	У	В			S
Курская 2038	1997	Ц,ВВ,ЦЧР	СУ	<i>Lr10</i>		S
Лада	1997	СЗ,Ц,ВВ,СВ,ЗС	В	<i>Lr10</i>		S
Омская 28	1997	ЗС	В	<i>Lr10</i>		S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Росинка	1997	ЗС, ВС	В	<i>Lr34?</i>		S
Амурская 1495	1998	СЗ	В	<i>Lr10</i>		S
Воронежская 12	1998	ЦЧР,СК,У	В	<i>Lr10</i>		S
Ирень	1998	СЗ,Ц,ВВ,У,ЗС, ВС	В		70-100	S
Кинельская 60	1998	СВ	СВ	<i>Lr26</i>		R, S
Белянка	1999	НВ	У	<i>LrAg</i>	0	R
Омская 29	1999	ЗС	В	<i>Lr10 Lr34</i>		S
Приморская 39	1999	СЗ	СУ	<i>Lr1</i>		
Юго-Восточная 2	1999	ЦЧР,СК,СВ,НВ,У	СУ	<i>Lr26 Lr10</i>		R, S
Памяти Азиева	2000	СВ,ЗС	В	<i>Lr10</i>	80-100	S
Чернява 13	2000	ЗС	В			S
Альбидум 31	2001	СК,НВ	В	<i>Lr10</i>		S
Амир	2001	СЗ,ВВ,СВ	В	<i>Lr10</i>	30-50	S
Икар	2001	ВВ,У,ЗС, ВС	В			S
Ленинградская 97	2001	СЗ	В		70-100	S
Омская 32	2001	СВ,У,ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>		S
Тулайковская 5	2001	СВ,У	У	<i>LrAgi Lr10 Lr34</i>	0	R
Учитель	2001	У	В		10	R, S
Добрыня	2002	СВ,НВ	В	<i>Lr19</i>	0	R (Lr19 S)
Лири 98	2002	СЗ	СВ	<i>Lr10</i>		S
Омская 33	2002	СВ,ЗС, ВС	СВ	<i>Lr1 Lr10</i>		S
Саратовская 70	2002	СВ,НВ,У	В			S
Тулеевская	2002	У,ЗС	В	<i>Lr10</i>		R
Юго-Восточная 4	2002	Ц,НВ	У	<i>Lr26</i>		S,R
Юлия	2002	СВ	В	<i>Lr19</i>	0	R (Lr19 S)
Алешина	2003	ЗС	В			S
Алтайская 100	2003	ЗС	В	<i>Lr1</i>		S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Алтайская степная	2003	ЗС	В			С
Арюна	2003	ВС,СЗ	СВ			С
Дуэт	2003	У,ЗС	СУ	<i>Lr9 Lr10</i>	0	R (Lr9 S)
Красноуфимская 100	2003	СЗ,Ц,ВВ,ЗС	СВ	<i>Lr34</i>	30-50	С
Мис	2003	СЗ,Ц,ВВ,СВ	В	<i>Lr10</i>		С
Новосибирская 15	2003	СВ,У,ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>		С
Новосибирская 29	2003	ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>		С
Приморская 40	2003	СЗ	СВ			С
Сарато 11кая 68	2003	СВ,НВ	В	<i>Lr10</i>		С
Скэнт 3	2003	ЗС	В			С
Тулайко 11кая 10	2003	Ц,ВВ,ЦЧР,СВ,У	У	<i>LrAgi</i>	0	R
Авиада	2004	ВВ,ЗС	В			С
Алтайская 325	2004	ЗС,СЗ	В	<i>Lr1 Lr10</i>		С
Ария	2004	У	В	<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Казанская Юбилейная	2004	СВ,ЗС	В	<i>Lr1 Lr34</i>		С
Омская 35	2004	У,ЗС	СВ	<i>Lr10</i>		С
Светланка	2004	ЗС	В	<i>Lr10 Lr34</i>		С
Тризо	2004	СЗ,Ц,ЦЧР	СВ	<i>Lr20</i>	20-70	С, R
Эстер	2004	СЗ,ВВ,СВ	В		80-100	С
Алтайская 99	2005	ЗС, ВС	В	<i>Lr10 Lr1</i>	80-100	С
Бурятская Остистая	2005	ВС	СВ		70	С
Кинельская 61	2005	СВ	В	<i>Lr19, Lr10</i>	0	R (Lr19 S)
Челяба 2	2005	У	СВ	<i>Lr9, Lr10</i>	0	R (Lr9 S)
Дарья	2006	СЗ,Ц,ЦЧР	В	<i>Lr20</i>	70-100	С
Мариинка	2006	ЗС	В	<i>Lr10</i>	30-100	С
Свеча	2006	,ВВ	В	<i>Lr34</i>	30-50	С
Сибирская 12	2006	ЗС	В		100	С

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Тулайковская Золотистая	2006	CB,HB,Y	CY	<i>LrAgi</i>	0	R
Удача	2006	3C	B	<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Алтайская 105	2007	3C	CB	<i>Lr10</i>	15-100	S
Алтайская 530	2007	3C	B	<i>Lr9</i>	50-100	R (Lr9 S)
Баганская 95	2007	3C	B	<i>Lr10</i>	100	S
Кинельская Нива	2007	CB,Y	CB	<i>Lr19</i>	0	R (Lr19 S)
Омская 36	2007	BB,CB,Y,3C	B			S
Симбирцит	2007	BB,ЦЧР,CB,Y	CB	<i>Lr10</i>	50-70	R, S
Тулайко 11кая 100	2007	CB	CY	<i>LrAgi</i>	0	R
Фаворит	2007	ЦЧР,CB,HB,Y	CY	<i>LrAg</i>	0	R
Экада 70	2007	BB,CB,Y	C	<i>Lr10</i>	20-60	R, S
Альбидум 32	2008	CB,HB,Y	B		50-70	S
Бэль	2008	3C	B	<i>Lr1 Lr10</i>	80-100	S
Воевода	2008	HB	Y	<i>LrAg</i>	0	R
Дарница	2008	3C	B		70-100	S
Катюша	2008	3C	B	<i>Lr10-Lr34</i>	70-90	S
Мальцевская 110	2008	Y	B	<i>Lr10</i>	80-100	S
Маргарита	2008	BB,CB	B	<i>Lr10</i>	30-40	R, S
Памяти Вавенкова	2008	3C, BC	B	<i>Lr1 Lr10</i>	50-90	S
Полюшко	2008	3C	B	<i>Lr10 Lr1</i>	70-90	S
Радуга	2008	CB,Y	B	<i>Lr34</i>	50-70	R, S
Салават Юлаев	2008	Y	B	<i>Lr26 Lr34 Lr1</i>	30-50	R, S
Сарато 11кая 73	2008	HB,Y	B	<i>Lr10</i>	50-70	R, S
Чагытай	2008	BC	B	<i>Lr10 Lr1</i>	100	S
Алтайская 70	2009	3C, BC,C3	B	<i>Lr10</i>	80-100	S
Боевчанка	2009	Y,3C	B	<i>Lr10 Lr26</i>	15-30	S
Горноуральская	2009	BB,3C	B	<i>Lr34 Lr10</i>	50-100	S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Гранни	2009	ЦЧР	В		100	S
Злата	2009	,СЗ,Ц,ВВ,СВ	В	<i>Lr10</i>	80-100	R, S
Кинельская Отрада	2009	СВ	СУ	<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Лебедушка	2009	НВ	СУ	<i>Lr19+LrAg</i>	0	R
Наташа	2009	СК	В	<i>Lr10</i>	30-80	S
Новосибирская 44	2009	ЗС	СВ	<i>Lr9 Lr10 Lr1</i>	0	R (Lr9-S)
Омская37	2009	ЗС	СУ	<i>Lr19 Lr26</i>	0	R
Экада 66	2009	СВ	В	<i>Lr10</i>		S
Башкирская 28	2010	У	СУ	<i>Lr1</i>	10-30	R, S
Геракл	2010	У	В	<i>Lr26</i>	70-100	R,S
Ленинградская 6	2010	СЗ	В	<i>Lr10</i>	70-100	S
Новосибирская 31	2010	ЗС, ВС	СВ	<i>Lr26</i>	80-100	S
Омская 38	2010	ЗС	СВ	<i>Lr19 Lr26</i>	0	R
Сibaковская Юбилейная	2010	ЗС	СВ	<i>Lr9 Lr10 Lr1</i>	0	R (Lr9 S)
Туймаада	2010	ВС	В	<i>Lr34</i>	90-100	S
Челяба Юбилейная	2010	У,ЗС	В	<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Алтайская 110	20 11	ЗС, ВС	В	<i>Lr9 Lr10 Lr1?</i>	0	R (Lr9 S)
Баженка	20 11	ВВ	СВ	<i>Lr10</i>	80-100	S
Мария 1	20 11	ЗС	В	<i>Lr10 Lr9?</i>	смесь 0 и 5/ расщепление	R (Lr9-S)
Омгау 90	20 11	ЗС	В		100	R,S
Памяти Юдина	20 11	ВС	В	<i>Lr10</i>		S
Рикс	20 11	ЗС	В		30-50	R
Челяба Степная	20 11	СВ,У	СВ	<i>Lr9 Lr10 Lr1?</i>	0	R (Lr9 S)
Апасовка	2012	ЗС	В	<i>Lr9 Lr10</i>	0	R (Lr9 S)
Бурятская 551	2012	ВС	СВ	<i>Lr34</i>	50-100	S
Курьер	2012	ЦЧР,СК	СУ	<i>Lr10 Lr26 Lr1</i>	5-10	R
Любава	2012	Ц	СУ		60-80	S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Новосибирская 18	2012	ЗС, ВС	СВ	<i>Lr9 Lr10</i>	0	R (Lr9-S)
Саратовская 74	2012	НВ,У	СВ	<i>Lr10</i>	50-70	S
Серебристая	2012	ЗС, ВС	В	<i>Lr10</i>	30-50	S
Сибирский Альянс	2012	ЗС, ВС	В	<i>Lr9 Lr1</i>	0	R (Lr9-S)
Сударыня	2012	,СЗ,Ц,ВВ	СВ		80-100	S
Тюменская25	2012	ЗС	В		80-100	S
Ульяно 11кая 100	2012	СВ,У	СВ	<i>Lr34</i>	1-10	R, S
Уралосибирская	2012	ВВ,СВ,У,ЗС, ВС	СВ	<i>Lr26</i>	30	R, S
Челяба 75	2012	У	У	<i>LrSp Lr1 Lr10</i>	0	R
К 11 Аквилон	2013	Ц,ЦЧР	СВ	<i>Lr24</i>	0	R
Памяти Афродиты	2013	ЗС	СВ	<i>Lr10</i>	60-70	S
Сибирская 17	2013	ЗС	В	<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Степная Волна	2013	ЗС	В	<i>Lr10 Lr34</i>	80-100	S
Тюменская 29	2013	ЗС	В		90-100	S
Черноземноуральская 2	2013	ВВ,ЦЧР,СВ	СУ	<i>Lr10</i>	80	S
Экада 109	2013	ВВ,ЦЧР,СВ,У	СУ			R, S
Агата	2014	Ц	СУ	<i>Lr10 Lr1</i>		S
Алтайская Жница	2014	ЗС	СУ	<i>Lr1</i>	5-10	S
Зауралочка	2014	У	СВ	<i>Lr 9 Lr10</i>	0	R (Lr9 S)
Мелодия	2014	ЗС	В	<i>Lr1, Lr26</i>	60-80	R, S
Обская 2	2014	ЗС	В	<i>Lr10</i>	5-10	R, S
Омская Краса	2014	ЗС, ВС	В	<i>Lr1</i>	70-80	S
Свирель	2014	ВС	В	<i>Lr10 Lr34</i>	80	S
Тобольская	2014	У,ЗС, ВС	СВ	<i>Lr1 Lr10</i>		S
Тулайковская 108	2014	СВ,У	СВ	<i>Lr19+?</i>	0	R
Экада 113	2014	СВ,У	В	<i>Lr19</i>	0	R (Lr19 S)
Алтайская 75	2015	ЗС, ВС,СЗ	В	<i>Lr10</i>		S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Архат	2015	ВВ,СВ,У	У	<i>Lr26</i>		R, S
Екатерина	2015	ВВ,У,ЗС	В	<i>Lr34</i>		S
Иделле	2015	СВ	СУ	<i>Lr10</i>		S
Йолдыз	2015	ВВ,ЦЧР,СВ	СУ	<i>Lr1, Lr10</i>		S
КВС Торридон	2015	Ц,ЦЧР	СУ			0
Кинельская 2010	2015	СВ	В	<i>Lr10 Lr9</i>		R (Lr9 S)
Красноярская 12	2015	ВС	СВ		40	S
Курагинская 2	2015	ВС	В		1-5	
Павлоградка	2015	ЗС	В	<i>Lr10</i>		
Тулайковская 110	2015	СВ	У	<i>Lr19+?</i>	0	R
Тулунская 11	2015	ВС	В	<i>Lr10</i>		R, S
Уяровка	2015	ВС	СВ	<i>Lr10 Lr26</i>	0	R, S
Волошинка	2016	ЗС	В	<i>Lr1</i>		
Канюк	2016	Ц	СВ	<i>1AL/1Rs Lr24 Lr20</i>	0	R
Кинельская Юбилейная	2016	СВ,У	СУ	<i>Lr19</i>	0	R (Lr19 S)
Надежда Кузбасса	2016	ЗС	В		30	S
Руслана	2016	ЗС, ВС	В			S
Сибирская 21	2016	ЗС		<i>Lr9</i>	0	R (Lr9 S)
Сигма	2016	ЗС	СУ	<i>Lr26</i>	30	R,S
Степная Нива	2016	ЗС	В	<i>Lr1</i>	50-70	S
Уральская Кукушка	2016	У	СУ		5	R, S
Хаят	2016	СВ	В	<i>Lr1 Lr34?</i>		S
Челяба ранняя	2016	У	СВ	<i>Lr9 Lr10</i>	0	R (Lr9 S)
Арка	2017	У	В		80	S
Воронежская 18	2017	ЦЧР	СВ	<i>Lr10</i>	0	S
Ингала	2017	У	В	<i>Lr26</i>	10-15	R, S
Исеть 45	2017	У	В	<i>Lr10 (в вировском Lr9, Lr10 нет)</i>	30	R, S

Продолжение таблицы Б.2.

1	2	3	4	5	6	7
Лицамеро	2017	СЗ,Ц,ЦЧР	СВ			S
Оренбургская 23	2017	У	В	<i>Lr10</i>		S
Рима	2017	Ц	СВ	<i>Lr10</i>		S
Сонетт	2017	СЗ	СВ	<i>Lr1 Lr20</i>	0	R, S
Столыпина	2017	ЗС	В	<i>Lr9 Lr10</i>	0	R (Lr9 S)
Тулайковская Надежда	2017	СВ	СУ	<i>Lr1 Lr10</i>	0	R, S
Ульяновская 105	2017	ВВ,СВ,У	СВ	<i>Lr19</i>	0	R (Lr19 S)
Элемент 22	2017	ЗС	СВ	<i>Lr26 Lr10?</i>	0	R,S

ЗС – Западно-Сибирский, 11 – Восточно-Сибирский, У – Уральский, СВ – Средневожский, НВ – Нижневожский, ВВ – Волго-Вятский, Ц – Центральный, ЦЧР – Центрально-Черноземный, НВ – Нижневожский, СК – Северо-Кавказский, СЗ - Северо-Западный.

н.я. – нижний ярус, в.я. – верхний ярус

R – устойчивость, тип реакции 0, 0;, 1, 2; S – восприимчивость, тип реакции 3, 4; R (Lr9 S или Lr19 S) – устойчивость ко 11ем клонам и популяциям, кроме вирулентных к *Lr9* или *Lr19* соответственно; R,S – варьирование типа реакции в зависимости от используемых клонов или популяций.

В – восприимчивый, СВ – средневосприимчивый, СУ – среднеустойчивый, У – устойчивый.

ПРИЛОЖЕНИЕ В.

ПОСТАНОВЛЕНИЕ

Ученого Совета ФГБНУ Челябинского НИИСХ

Протокол № 3

от 08 ноября 2016 г.

Слушали: О передаче на государственные сортоиспытания нового сорта мягкой яровой пшеницы СИЛАЧ селекции ФГБНУ Челябинский НИИСХ.

О результатах конкурсного сортоиспытания нового сорта доложил заведующий лабораторией селекции пшеницы Тюнина В.А.

Постановили:

1. На основании данных конкурсного сортоиспытания, оценки качества зерна, иммунологических исследований просить Государственную комиссию РФ по испытанию и охране селекционных достижений принять новый среднеспелый сорт мягкой яровой пшеницы СИЛАЧ (Эритроспермум 24715) на государственные сортоиспытания с 2017 года.

2. Просить Госкомиссию РФ по испытанию и охране селекционных достижений утвердить для нового сорта мягкой яровой пшеницы название СИЛАЧ и включить его в план сортоиспытания на 2017 год.

3. Считать учреждением – заявителем сорта СИЛАЧ ФГБНУ Челябинский НИИСХ.

4. Утвердить авторами нового сорта мягкой яровой пшеницы СИЛАЧ:

1. Тюнина В.А. – 30 %
2. Шрейдер Е.Р. – 30 %
3. Бондаренко Н.П. – 10 %
4. Громову Л.Д. – 5 %
5. Кушниренко И.Ю. – 5 %
6. Зьякина В.А. – 5 %
7. Гульязеву Е.И. – 5 %
8. Совкова Н.Н. – 5 %
9. Колобкова Ю.А. – 5 %

5. Утвердить соучастниками нового сорта мягкой яровой пшеницы СИЛАЧ:

1. Юртаева Н.К. – 30 %
2. Маркову Т.В. – 20 %
3. Костину Т.Н. – 20 %
4. Гушко Г.В. – 20 %
5. Усольцеву Л.К. – 5 %
6. Кашугин Н.П. – 5 %

Председатель Ученого Совета,
канд. биол. наук
Секретарь Совета,
доктор с.-х. наук



И.Ю. Кушниренко
В.Н. Ломов

И.Ю. Кушниренко

В.Н. Ломов

ПОСТАНОВЛЕНИЕ

Ученого Совета ФГБНУ «Челябинский НИИСХ»

Протокол № 4 от 24 ноября 2017 г.

Слушали: О передаче на государственные сортоиспытания нового сорта мягкой яровой пшеницы Лютеценс 24754 селекции ФГБНУ «Челябинский НИИСХ».

О результатах конкурсного сортоиспытания нового сорта доложила ведущий научный сотрудник, и.о. заведующего лабораторией селекции пшеницы Шрейдер Е.Р.

Постановили:

1. На основании данных конкурсного сортоиспытания, оценки качества зерна, иммунологических исследований просить Государственную комиссию РФ по испытанию и охране селекционных достижений принять новый среднеколосный сорт мягкой яровой пшеницы Лютеценс 24754 на государственные сортоиспытания с 2018 года.

2. Просить Госкомиссию РФ по испытанию и охране селекционных достижений утвердить для нового сорта яровой мягкой пшеницы название **Челяба 80** и включить его в план сортоиспытания на 2018 год.

3. Считать учреждением – заявителем сорта Челябинс 80 ФГБНУ «Челябинский НИИСХ».

4. Утвердить авторами нового сорта мягкой яровой пшеницы:

1. Тюнина В.А. – 35 %
2. Шрейдер Е.Р. – 30 %
3. Бондаренко Н.П. – 15 %
4. Громову Л.Д. – 5 %
5. Одинцову И.Г. – 5 %
6. Ковалева С.Ф. – 5 %
7. Гулятьеву Е.И. – 5 %

5. Утвердить соучастниками нового сорта мягкой яровой пшеницы:

1. Юртаева Н.К. – 30 %
2. Костину Т.Н. – 25 %
3. Гунько Г.В. – 20 %
4. Маркову Т.В. – 15 %
5. Усольцеву Л.К. – 5 %
6. Каплун Н.П. – 5 %

Председатель Ученого Совета



О.Н. Карпинская

Секретарь Совета,
доктор с.-х. наук

В.Н. Ломов

ПОСТАНОВЛЕНИЕ

Ученого Совета ФГБНУ «Челябинский НИИСХ»

Протокол № 3 от 24 ноября 2017 г.

Слушали: О передаче на государственные сортоиспытания нового сорта мягкой яровой пшеницы Эритроспермум 24841 селекции ФГБНУ «Челябинский НИИСХ».

О результатах конкурсного сортоиспытания нового сорта должжила ведущий научный сотрудник, и.о. заведующего лабораторией селекции пшеницы Шрейдер Е.Р.

Постановили:

1. На основании данных конкурсного сортоиспытания, оценки качества зерна, иммунологических исследований просить Государственную комиссию РФ по испытанию и охране селекционных достижений принять новый раннеспелый сорт мягкой яровой пшеницы Эритроспермум 24841 на государственные сортоиспытания с 2018 года.

2. Просить Госкомиссию РФ по испытанию и охране селекционных достижений утвердить для нового сорта мягкой яровой пшеницы название Памяти Одицовой и включить его в план сортоиспытания на 2018 год.

3. Считать учреждением – заявителем сорта Памяти Одицовой ФГБНУ «Челябинский НИИСХ».

4. Утвердить авторами нового сорта мягкой яровой пшеницы:

1. Тюнина В.А. – 35 %
2. Шрейдер Е.Р. – 30 %
3. Бондаренко Н.П. – 15 %
4. Громову Л.Д. – 5 %
5. Одицову И.Г. – 5 %
6. Ковалю С.Ф. – 5 %
7. Гульязеву Е.И. – 5 %

5. Утвердить соучастниками нового сорта мягкой яровой пшеницы:

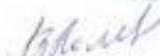
1. Юртаева Н.К. – 30 %
2. Костину Т.Н. – 25 %
3. Гушко Г.В. – 20 %
4. Маркову Т.В. – 15 %
5. Усольцеву Л.К. – 5 %
6. Капусту Н.П. – 5 %

Председатель Ученого Совета


О.Н. Каргинская

Секретарь Совета,

доктор с.-х. наук


В.Н. Ломов



Федеральное государственное бюджетное
научное учреждение
«Сибирский научно-исследовательский
институт сельского хозяйства»
(ФГБНУ «СибНИИСХ»)
ОГРН 1025500523960 ИНН 5502031146/
КПП 550101001
644012, г. Омск-12, проспект Королева, 26
тел/факс (3812) 77-68-87, 77-69-46
e-mail: sibniish@bk.ru

Исх. № 59 от «30» 01 20 15 г.
На № _____

ВЫПИСКА ИЗ ПРОТОКОЛА

27.11.2014 № 5

Заседание Ученого совета

Присутствуют: Члены Ученого совета – 15 из 18

Приглашенных - 72 чел.

Повестка дня:

1. О передаче среднеспелого сорта яровой мягкой пшеницы **Сигма 2**.

Докладывает: Белан И. А., к. с.-х. н., зав. лабораторией селекции яровой мягкой пшеницы.

Слушали:

1. **Белана И. А.** – О передаче среднеспелого сорта яровой мягкой пшеницы **Сигма 2** на ГСИ РФ. Информировать Ученый совет о достоинствах нового сорта яровой мягкой пшеницы.

Отмечает, что ведущий научный сотрудник ГНУ ВНИИ защиты растений **Гультяева Елена Ивановна** является участником этого сорта.

Постановили:

1. Рекомендовать среднеспелый сорт пшеницы мягкой яровой **Сигма 2** на Государственное сортоиспытание РФ.

2. Утвердить - ведущего научного сотрудника ГНУ ВНИИ защиты растений **Гультяеву Елену Ивановну** участником среднеспелого сорта яровой мягкой пшеницы **Сигма 2**.

Голосовали: единогласно

Председатель Ученого совета – **И.Ф. Храмцов**

Секретарь Ученого совета – **О.Т. Качур**

Выписка верна:

Ученый секретарь ГНУ СибНИИСХ, к. с.-х. н.:



О.Т. Качур



Федеральное государственное бюджетное
научное учреждение
«Сибирский научно-исследовательский
институт сельского хозяйства»
(ФГБНУ «СибНИИСХ»)

ОГРН 1025500523960 ИНН 5502031146/
КПП 550101001

644012, г. Омск-12, проспект Королева, 26
тел/факс (3812) 77-68-87, 77-69-46
e-mail: sibniish@bk.ru

Исх. № 565 от « 04 » 12 20 15 г.
На № _____

ВЫПИСКА ИЗ ПРОТОКОЛА

17.11.2015 № 6

Заседание Ученого совета

Присутствуют: Члены Ученого совета – 13 из 16
Приглашенных - 54 чел.

Повестка дня:

1. О передаче сорта пшеницы мягкой яровой **Омская 42**.

Докладывает: Белан И. А., к. с.-х. н., зав. лабораторией селекции яровой мягкой пшеницы.

Слушали:

Белана И. А. – О передаче среднепозднего сорта пшеницы мягкой яровой **Омская 42** на ГСИ РФ. Информировует Ученый совет о достоинствах нового сорта яровой мягкой пшеницы. Отмечает, что ведущий научный сотрудник ФГБНУ ВИЗР **Гультяева Елена Ивановна** является участником этого сорта.

Постановили:

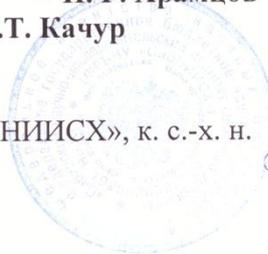
- Рекомендовать среднепоздний сорт пшеницы мягкой яровой **Омская 42** на Государственное сортоиспытание РФ.
- Утвердить ведущего научного сотрудника ФГБНУ ВИЗР **Гультяеву Елену Ивановну** участником сорта пшеницы мягкой яровой **Омская 42**.

Голосовали: единогласно

Председатель Ученого совета - **И.Ф. Храмцов**
Секретарь Ученого совета – **О.Т. Качур**

Выписка верна:

Ученый секретарь ФГБНУ «СибНИИСХ», к. с.-х. н.



О.Т. Качур



Российская академия сельскохозяйственных наук
Государственное научное учреждение
**СИБИРСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА**
(ГНУ СибНИИСХ Россельхозакадемии)

644012, г. Омск-12, проспект Королева, 26
тел./факс (3812) 77-68-87, 77-69-46

e-mail: sibniish@bk.ru

« 01 » 12 2010 г. № 715
на № от

ВЫПИСКА ИЗ ПРОТОКОЛА

16.11.2010 № 8

Заседание Ученого совета

Присутствуют: Члены Ученого совета – 17 из 21
Приглашенных - 32 чел.

Повестка дня:

1. О передаче среднеспозднего сорта яровой мягкой пшеницы **Омская 41**

Докладывает: Белан И. А., к. с.-х. н., зав. лабораторией селекции яровой мягкой пшеницы.

Слушали:

1. *Белана И. А.* – О передаче сорта яровой мягкой пшеницы **Омская 41** на ГСИ РФ. Информировать Ученый совет о достоинствах нового сорта яровой мягкой пшеницы.

Отмечает, что ведущий научный сотрудник ГНУ ВНИИ защиты растений *Гулятьева Елена Ивановна* является участником этого сорта.

Постановили:

1. Рекомендовать сорт яровой мягкой пшеницы **Омская 41** на Государственное сортоиспытание РФ.
2. Утвердить - ведущего научного сотрудника ГНУ ВНИИ защиты растений *Гулятьеву Елену Ивановну* участником сорта яровой мягкой пшеницы **Омская 41**.

Голосовали: единогласно

Председатель Ученого совета - И.Ф. Храмцов

Секретарь Ученого совета – О.Т. Качур

Выписка верна:

Ученый секретарь СибНИИСХ, к. с.-х. н.

О.Т. Качур





Российская академия сельскохозяйственных наук
 Государственное научное учреждение
**СИБИРСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
 ИНСТИТУТ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА**
 (ГНУ СибНИИСХ Россельхозакадемии)
 644012, г. Омск-12, проспект Королева, 26
 тел/факс (3812) 77-68-87, 77-69-46
 e-mail: sibniish@bk.ru

« 14 » 11 2012 г. № 497
 на № _____ от _____

ВЫПИСКА ИЗ ПРОТОКОЛА

09.11.2012 № 5

Заседание Ученого совета

Присутствуют:

Члены Ученого совета – 15 из 19

Приглашенных - 56 чел.

Повестка дня:

1. О передаче среднеспелого сорта пшеницы мягкой яровой **Сигма**
Докладывает: Белан И. А., к. с.-х. н., зав. лабораторией селекции яровой
 мягкой пшеницы.

Слушали:

1. Белана И. А. – о передаче сорта пшеницы мягкой яровой **Сигма** на ГСИ
 РФ. Информировывает Ученый совет о достоинствах нового сорта пшеницы мягкой
 яровой.

Отмечает, что ведущий научный сотрудник ГНУ ВНИИ защиты растений
Гультияева Елена Ивановна является участником этого сорта.

Постановили:

1. Рекомендовать сорт пшеницы мягкой яровой **Сигма** на Государственное
 сортоиспытание РФ.
2. Утвердить - ведущего научного сотрудника ГНУ ВНИИ защиты
 растений **Гультияеву Елену Ивановну** участником сорта пшеницы
 мягкой яровой **Сигма**.

Голосовали: единогласно

Председатель Ученого совета - И.Ф. Храмцов
Секретарь Ученого совета – О.Т. Качур

Выписка верна:

Ученый секретарь ГНУ СибНИИСХ, к. с.-х. н.

 **О.Т. Качур**



ПРЕЗИДИУМ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

НАГРАЖДАЕТ
ДИПЛОМОМ

Ведущего научного сотрудника Всероссийского НИИ
защиты растений, кандидата биологических наук

ГУЛЬТЯЕВУ
Елену Ивановну

*За лучшую завершённую научную
разработку 2009 года*

«Молекулярные подходы в идентификации
генов устойчивости к бурой ржавчине у
российских сортов пшеницы»

Президент Российской академии
сельскохозяйственных наук



Г.Романенко

Начальник Управления сводного
планирования, координации НИР

Е.Лысенко

ПРЕЗИДИУМ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

**НАГРАЖДАЕТ
ДИПЛОМОМ**

Ведущего научного сотрудника Всероссийского НИИ
защиты растений, кандидата биологических наук

ГУЛЬТЯЕВУ
Елену Ивановну

*За лучшую завершённую научную
разработку 2012 года*

**«Листовые болезни пшеницы, методы изучения
популяций их возбудителей и идентификации
генов устойчивости к желтой пятнистости и бурой
ржавчине»**

Президент Российской академии
сельскохозяйственных наук



Г.Романенко