

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/.08

ВЫСОКОАГРЕССИВНАЯ ИНВАЗИВНАЯ ГРУППА РАС *PST*S2 В РОССИЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЖЕЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ

© 2023 г. Е. Л. Шайдаюк^{1,*}, Е. И. Гультаева^{1,**}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: eshaydayuk@bk.ru

**e-mail: eigulyaeva@gmail.com

Поступила в редакцию 17.04.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

В 2000-х гг. во всем мире отмечается расширение ареала вредоносности возбудителя желтой ржавчины пшеницы (*Puccinia striiformis*) (*Pst*). Обусловлено это появлением новых высокоагрессивных инвазивных групп рас *Pst*S1 и *Pst*S2, способных развиваться при высоких температурах, и результатом мутаций возбудителя по признаку вирулентности. Для идентификации инвазивных рас подобраны SCAR-маркеры и охарактеризованы коллекции патогена во многих странах мира. В данных исследованиях впервые в России проведен анализ региональных популяций *P. striiformis* на наличие инвазивных рас *Pst*S1 и *Pst*S2. Монопустульные изоляты получены из урединообразцов, собранных с мягкой и твердой пшеницы, тритикале и злаковых трав в семи регионах РФ (Северокавказский, Северо-Западный, Центрально-Черноземный, Нижневолжский, Средневолжский, Волго-Вятский, Западно-Сибирский) в 2019–2020 гг. Всего протестировано 82 изолята. С использованием SCAR-маркеров в изученной коллекции *P. striiformis* выявлено три генотипа, один из которых относится к инвазивной группе *Pst*S2. Два других генотипа имели отличное от нее происхождение. Изоляты *Pst*S2 были выделены из образцов популяций патогена, собранных на Северо-Западе в 2020 г. Анализ вирулентности выявил среди них два фенотипа: *Pst*S2_R1 (3 изолята) и *Pst*S2_R2 (1 изолят). Согласно информации Global Rust Reference Center (<http://www.wheatrust.org/>), характерным признаком для инвазивной группы *Pst*S2 является вирулентность к образцам пшеницы с генами устойчивости *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9* и *Yr25*. Фенотип *Pst*S2_R1 характеризовался вирулентностью к образцам пшеницы с этими генами, а также к *Yr1*, *Yr32* и *YrSp*. Фенотип *Pst*S2_R2, отличался от *Pst*S2_R1 авирулентностью к *Yr25* и вирулентностью к *Yr3* и *Yr4*. Основное отличие российских изолятов группы *Pst*S2 от обнаруженных в других странах – вирулентность к линиям с генами *Yr4*, *Yr32* и *YrSp*. Первое обнаружение инвазивных рас на территории Северо-Запада России указывает на необходимость проведения ежегодного мониторинга региональных популяций *P. striiformis*.

Ключевые слова: *Yr*-гены, инвазивные расы, молекулярные маркеры, популяции, *Puccinia striiformis*, *Triticum aestivum*

DOI: 10.31857/S0026364823010129, **EDN:** HRXOZS

ВВЕДЕНИЕ

Пшеница – основная стратегическая сельскохозяйственная культура. Поражение болезнями – один из факторов, снижающий урожайности зерна и качество продуктов его переработки (Fursov, 2018). Ржавчина – наиболее распространенное заболевание данной культуры. На пшенице встречается три вида возбудителей болезни – *Puccinia tritici* Erikss., *P. graminis* Pers. и *P. striiformis* West. (McIntosh et al., 1995), которые характеризуются высоким эволюционным потенциалом. Ускоренный мутационный процесс предопределяет возникновение новых рас. Высокая миграционная способность патогенов обеспечивает быстрое их

распространение между странами и континентами (Liu et al., 2017; Chen, 2005).

Бурая ржавчина в большинстве стран, в том числе и в России, имела экономическую значимость для пшеницы до 2005 гг. (McCallum et al., 2016; Gulyaeva et al., 2021). В современный период ситуация изменилась и ей на смену пришли желтая и стеблевая ржавчина. Возбудитель желтой ржавчины поражает культурные и дикие виды злаков, в том числе мягкую и твердую пшеницу, тритикале, ячмень, рожь. Симптомы болезни отмечаются на листьях, листовых влагалищах, колосковых чешуях и, реже, на стеблях в виде лимонно-желтых урединопустул, которые располагаются продольными рядами (Hovmøller et al., 2011). По-

этому другое популярное название этой болезни — полосатая ржавчина (stripe rust).

Влажность и температура воздуха — основные факторы, обуславливающие успешное развитие ржавчинных грибов. *P. striiformis* развивается в условиях пониженных температур (2–15°C) при повышенной влажности воздуха (Chen, 2005), что лимитировало широкое распространение патогена, в отличие от более пластичных видов *P. triticina* и *P. graminis*.

Урединиоспоры возбудителя желтой ржавчины в зимний период погибают при температуре –4°C, а мицелий гриба в живой ткани листа пшеницы остается жизнеспособным и при более низких температурах (Zadoks, 1961). J.W. Hendrix, E.H. Lloyd (1966) сообщают, что при благоприятных погодных условиях для эпифитотийного развития заболевания в весенний период достаточно одной урединиопустулы на гектар посева пшеницы. При благоприятных погодных условиях и раннем развитии болезни потери урожая могут составить 100% (Chen et al., 2010).

До недавнего времени желтая ржавчина пшеницы относилась к болезням, имеющим региональное значение во всем мире. В 2000-х гг. ее ареал и вредоносность стали существенно расти. Эпифитотии болезни регулярно отмечаются в Западной Европе, Центральной и Восточной Азии, на Ближнем Востоке, Северной и Южной Африке, Северной и Южной Америке, Австралии Центральной Азии и Казахстане (Hovmöller et al., 2002; Chen, 2005; Wellings, 2011; Chen et al., 2014; Brar, Kutcher, 2016; Kokhmetova et al., 2018, 2020, 2021). Обусловлено это появлением новых высокоагрессивных инвазивных групп рас *PstS1* и *PstS2*, способных развиваться при высоких температурах. Также стали отмечать быстрые мутации патогена по признаку вирулентности. В Западной Европе, Австралии, Северной Америке появились новые расы, преодолевающие устойчивость ранее резистентных сортов пшеницы и тритикале, и стремительно распространяющиеся по всему миру (Hovmöller et al., 2015; Hubbard et al., 2015).

Группа рас *PstS1* впервые отмечена в Кении в 1982 г. Далее ее присутствие зафиксировано в других странах Восточной Африки: Эфиопия (1986 г.), Руанда, Бурунди (1988 г.), Танзания (1990). В 2000 г. она впервые отмечена в США, а в 2002 г. — в Австралии, что являлось причиной сильнейших эпифитотий желтой ржавчины в этих странах (Chen et al., 2002; Milus et al., 2006; Wellings, 2007; Walter et al., 2016). Отличие *PstS1* от других распространенных во всем мире рас — адаптация к высоким температурам, что не характерно для данного патогена (Milus et al., 2006, 2009; Markell, Milus, 2008). В настоящее время группа *PstS1* отмечается ежегодно в Восточной Африке, а в годы эпифитотий — в США и Австралии ([\[ternationale-plattforme/wheatrust\]\(https://agro.au.dk/forskning/internationale-plattforme/wheatrust\)\), однако не отмечена в других регионах мира.](https://agro.au.dk/forskning/in-</p></div><div data-bbox=)

Группа *PstS2* — результат мутации *PstS1*, то есть по сути является ее сестринской линией. В отличие от *PstS1*, она получила более широкое распространение. В 1990-е гг. она была отмечена на Ближнем Востоке и Северной Африке, в 2002 г. — в Западной Европе, в 2003 г. — в Западной и Центральной Азии (Flath, Bartels, 2002; Hovmöller, Justesen, 2007; Hovmöller et al., 2008; Walter et al., 2016). В 2015–2016 гг. изоляты расы *PstS2* отмечены в соседних с Россией странах — Украине и Азербайджане. Имеется предположение, что появление и распространение новых рас *PstS1* и *PstS2* может быть связано с преодолением эффективности гена устойчивости *Yr9* на Ближнем Востоке и в Южной Азии в 1980-х и 1990-х гг. (Singh et al., 2004).

Исследования российских популяций возбудителя желтой ржавчины на наличие инвазивных рас *PstS1* и *PstS2* до настоящего времени не проводились. При этом обе группы характеризуются высокой скоростью изменчивости по вирулентности и микросателлитным локусам, что предопределяет необходимость их мониторинга. Цель данной работы — молекулярно-генетический анализ российских популяций *P. striiformis* на наличие высокоагрессивных инвазивных групп рас *PstS1* и *PstS2*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Инфекционные образцы, представленные листьями с урединиопустулами *P. striiformis*, были получены из семи регионов РФ: Северокавказского (Дагестан, Краснодарский край), Северо-Западного (Ленинградская обл.), Центрально-Черноземного (Тамбовская обл.), Нижневолжского (Саратовская обл.), Средневолжского (Самарская обл.), Волго-Вятского (Кировская обл.) и Западно-Сибирского (Новосибирская обл., Красноярский край) в 2019–2020 гг. Они были собраны на мягкой и твердой пшенице, тритикале и злаковых травах на экспериментальных полях, государственных сортоучастках (ГСУ) и производственных посевах. Происхождение инфекционного материала представлено в табл. 1.

Для получения монопустульных изолятов использовали ранее описанную методику. Для проведения молекулярных исследований выделено и размножено 82 монопустульных изолята *P. striiformis*.

Экстракция ДНК из урединиоспор монопустульных изолятов *P. striiformis* выполнена по методике, описанной A.F. Justesen et al. (2002). Деструкцию спор осуществляли с помощью гомогенизатора FastPrep®-24.

Набор SCAR-маркеров (SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2) использовали для

Таблица 1. Характеристика изученной коллекции *Puccinia striiformis*

Место сбора уредииниообразцов	Год сбора	Культура	Число монопустульных изолятов
Дагестан	2020	Твердая пшеница	2
		Мягкая пшеница	3
Краснодарский край	2019	“ ”	4
		Злаковые травы	5
	2020	Твердая пшеница	4
		Мягкая пшеница	4
Ленинградская обл.	2019	Тритикале	4
		Мягкая пшеница	5
		Твердая пшеница	4
	2020	Тритикале	11
		Мягкая пшеница	17
Новосибирская обл.	2019	“ ”	4
	2020	“ ”	4
Кировская обл.	2020	“ ”	2
Тамбовская обл.	2020	“ ”	2
Красноярский край	2020	“ ”	4
Саратовская обл.	2020	“ ”	2
Самарская обл.	2020	Твердая пшеница	1
Всего изолятов			82

идентификации инвазивных групп рас *PstS1* и *PstS2* (Walter et al., 2016). Применяли следующую программу амплификации: 94°C – 3 мин, 35 циклов (94°C – 30 с, 62°C – 1 мин, 72°C – 30 с), 72°C – 5 мин. Продукты ПЦР анализировали в 1.5%-м агарозном геле в 1%-м ТВЕ буфере.

Интерпретацию результатов проводили по следующему принципу: изоляты, относящиеся к группе *PstS1*, имеют продукты амплификации всех четырех маркеров: SCP19M24a1 – 485 п.н., SCP19M24a2 – 385 п.н., SCP19M26a1 – 491 п.н., SCP19M26a2 – 262 п.н., а изоляты группы *PstS2* – маркеров SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2.

Для изолятов *P. striiformis*, по результатам молекулярного анализа отнесенных к определяемым инвазивным группам, провели анализ вирулентности (Shaydayuk et al., 2021). В качестве тестеро-вирулентности использовали линии Avocet (AvS NIL) с генами *Yr1*, *Yr5*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr18*, *Yr24*, *Yr27*, *YrSp* и сорта Chinese 166 (*Yr1*), Lee (*Yr7*, *Yr+*), Heines Kolben (*Yr6*, *Yr+*), Vilmorin 23 (*Yr3*), Moro (*Yr10*, *YrMor*), Strubes Dickkopf (*YrSD*, *Yr+*), Suwon 92/Omar (*YrSu*, *Yr+*), Hybrid 46 (*Yr4*, *Yr+*), Reichersberg 42 (*Yr7*, *Yr+*), Heines Peko (*Yr6*, *Yr2*), Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), Compair (*Yr8*, *Yr19*), Carstens V (*Yr32*, *Yr+*), Spaldings Prolific (*YrSP*, *Yr+*), Heines VII (*Yr2*, *Yr+*). Тип реакции определяли по шкале G. Gassner, W. Straib

(1926). Растения с баллами 0–2 относили к устойчивым, а 3, 4 и X – к восприимчивым.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Молекулярный анализ проведен для 82 российских изолятов возбудителя желтой ржавчины широкого географического происхождения. Продукты амплификации размером 385 п.н. и 262 п.н., характерные для маркеров SCP19M24a2 и SCP19M26a2, выявлены у всех изученных проб *P. striiformis*. Маркер SCP19M26a1 (491 п.н.) амплифицировался также у большинства изолятов, за исключением трех северо-западных, одного кировского и двух краснодарских изолятов, выделенных с мягкой пшеницы. Диагностический фрагмент маркера SCP19M24a1 размером 405 п.н. показали четыре северо-западных изолята, выделенные с мягкой пшеницы. Примеры электрофореграмм представлены на рис. 1.

Молекулярный анализ позволил выявить три генотипа в изученной коллекции *P. striiformis* (табл. 2). Согласно Walter et al. (2016), изоляты, имеющие диагностические фрагменты с маркерами SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2, относятся к инвазивной группе *PstS2*. Подобные изоляты *P. striiformis* были выявлены в образцах северо-западной популяции, собранных в 2020 г. на опытном поле пушкинских лабораторий ВИР

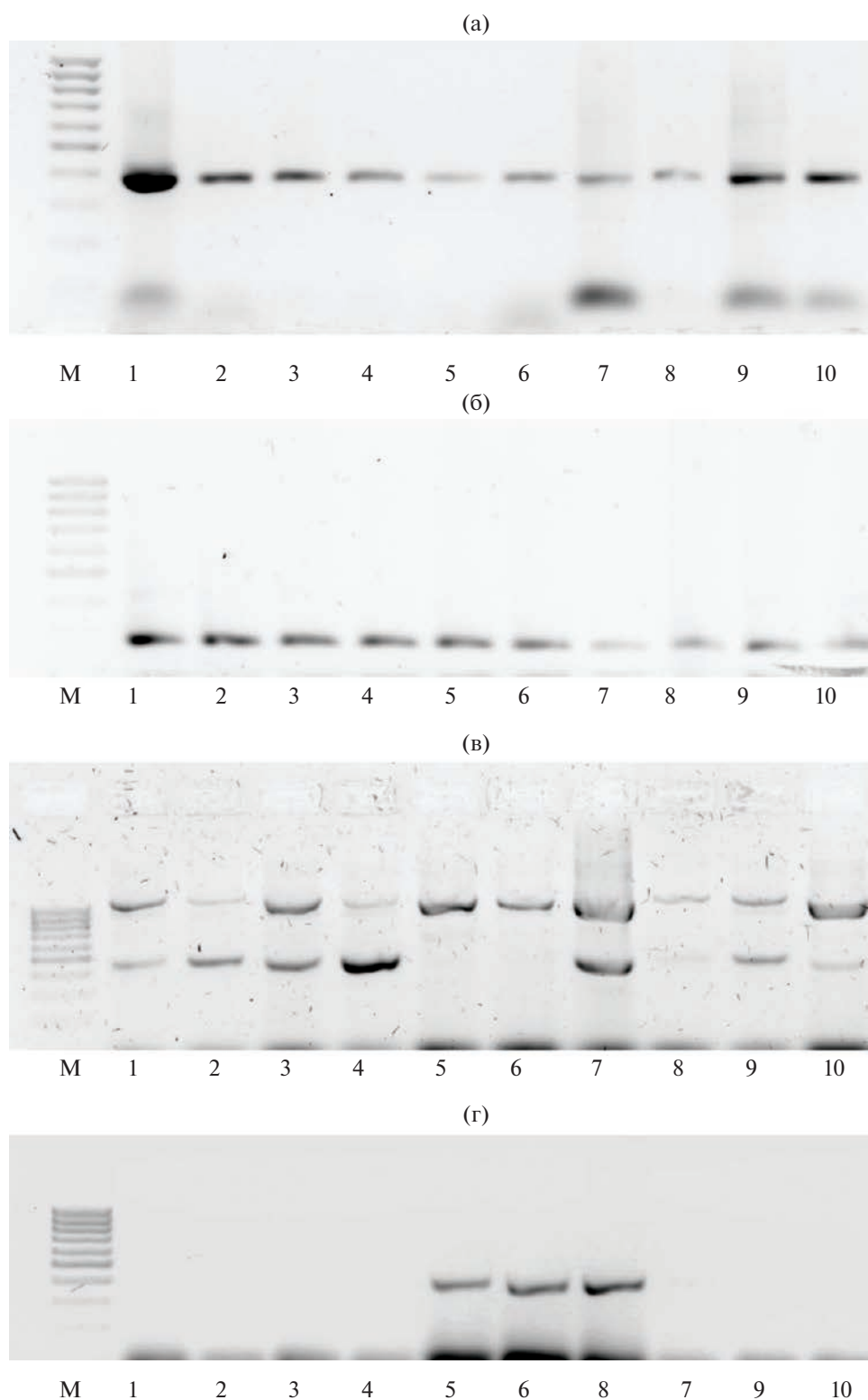


Рис. 1. Электрофореграмма ПЦР-изолятов *Puccinia striiformis* (№№ 1–10) со SCAR маркерами SCP19M24a и SCP19M26a: а – маркер SCP19M24a2 (размер продукта амплификации 385 п.н.); б – маркер SCP19M26a2 (262 п.н.); в – маркер SCP19M24a1 (405 п.н.); г – SCP19M26a1 (491 п.н.). М – маркер 100 п.н. ДНК [производитель “Диалат” (<http://dialat.ru/f/m100rus.pdf>)]. Изоляты №№ 5, 6, 8 – представители инвазивной группы *Pst*S2.

Таблица 2. Характеристика генотипов *Puccinia striiformis*, определенных с использованием SCAR маркеров, и их представленность в изученной коллекции патогена

Группа	Наличие продукта амплификации маркера*				
	SCP19M24a1	SCP19M24a2	SCP19M26a1	SCP19M26a2	Частота (%)
1 (<i>PstS2</i>)	+	+	—	+	4.9
2	—	+	+	+	87.8
3	—	+	—	+	7.3

Примечание. *Наличие (+), отсутствие (—) продукта амплификации.

Таблица 3. Вирулентность изолятов, относящихся к группам *PstS1* и *PstS2*, за рубежом (<http://www.wheatrust.org/>) и в России

Группа	Фенотип	Вирулентность*	Регион наибольшей представленности
<i>PstS1</i>	<i>PstS1</i>	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, —, —, —, AvS	США, Австралия
	<i>PstS1</i> , v1	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	Восточная Африка
	<i>PstS1</i> , v1, v27	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS, —	“ ”
<i>PstS2</i>	<i>PstS2</i>	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	Восточная Африка, Западная и Южная Азия
	<i>PstS2</i> , v1	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	Восточная Африка
	<i>PstS2</i> v3	—, 2, 3, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	“ ”
	<i>PstS2</i> , v27	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS	Восточная и Северная Африка, Западная Азия
	<i>Pst2</i> , v1, v27	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS	Восточная Африка, Западная Азия
	<i>PstS2</i> , v3, v27	—, 2, 3, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS	Восточная Африка
	<i>PstS2</i> , v10	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, 10, —, —, 24, 25, —, —, —, AvS	Восточная Африка, Западная Азия
	<i>PstS2</i> , v10, v27	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, 10, —, —, 24, 25, 27, —, —, AvS	Западная Азия
	<i>PstS2</i> , v3, v10, v27	—, 2, 3, —, —, 6, 7, 8, 9, 10, —, —, 24, 25, 27, —, —, AvS	Восточная Африка
	<i>PstS2</i> _R1	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, 25, 27, 32, Sp, AvS	Россия, Северо-Западный регион
	<i>PstS2</i> _R2	1, 2, 3, 4, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 27, 32, Sp, AvS	Россия, Северо-Западный регион

Примечание. *Характеристика авирулентности (—)/вирулентности выполнена с использованием следующего набора тестеров: *Yr1*, *Yr2*, *Yr3*, *Yr4*, *Yr5*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24*, *Yr25*, *Yr27*, *Yr32*, Spalding Prolific (Sp), Avocet S (AvS).

(Санкт-Петербург, г. Пушкин) (2 изолята) и Ленинградских ГСУ (Гатчинский р-н, Рождествено и Волосово). Два других генотипа отличались от *PstS1* и *PstS2*, что указывает на иное их происхождение. В мировой литературе такие изоляты обозначаются как “другие” (other) (Walter et al., 2016). Примеры электрофореграмм представлены на рис. 1.

Анализ вирулентности изолятов, относящихся к группе рас *PstS2*, показал, что три изолята (пушкинские и волосовский) сходны по фенотипу вирулентности, а рождественский отличался от них. Все изоляты авирулентны к линиям Avocet с генами *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24*, *Yr26* и сортам Мого (*Yr10*, *YrMor*), Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), и вирулентны к линиям с генами *Yr1*, *Yr6*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr27*, *YrSp* и сортам Chinese 166 (*Yr1*), Lee (*Yr7*, *Yr+*), Heines Kolben (*Yr6*, *Yr+*), Suwon 92/Omar

(*YrSu*, *Yr+*), Reichersberg 42 (*Yr7*, *Yr+*), Heines Peko (*Yr6*, *Yr2*), Compair (*Yr8*, *Yr19*), Carstens V (*Yr32*, *Yr+*), Spaldings Prolific (*YrSP*, *Yr+*), Heines VII (*Yr2*, *Yr+*). Различия по вирулентности наблюдали на сортах Vilmorin 23 (*Yr3*), Strubes Dickkopf (*YrSD*, *Yr+*), Hybrid 46 (*Yr4*, *Yr+*) и линии Avocet с геном *Yr18*. Рождественский изолят был авирулентен к линии с *Yr18* и сорту Strubes Dickkopf, и вирулентен к Vilmorin 23 и Hybrid 46.

Анализ обширной коллекции изолятов, выполненный в Global Rust Reference Center (Hovmøller et al., 2022) показал, что изоляты инвазивных групп *PstS1* и *PstS2* не имеют специфичных отличий по вирулентности и могут быть сходны как между собой, так и с изолятами, не относящимися к этим группам. В группе *PstS1* во всем мире определено три фенотипа вирулентности, а в группе *PstS2* — девять (табл. 3). Наиболее характерным

признаком изолятов обеих инвазивных групп является вирулентность к образцам с генами *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr25* (Milus et al., 2006; Hovmøller et al., 2008). Российский фенотип *PstS2_R1*, представленный тремя изолятами, характеризовался вирулентностью ко всем этим генам, и, кроме того, был вирулентен к *Yr1*, *Yr32* и *YrSp*. Фенотип *PstS2_R2*, отличался от *PstS2_R1* авирулентностью к *Yr25* и вирулентностью к *Yr3* и *Yr4*. Основное отличие российских изолятов группы *PstS2* от обнаруженных в других странах — вирулентность к линиям с генами *Yr4*, *Yr32* и *YrSp*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в России проведен молекулярно-генетический анализ популяций возбудителя желтой ржавчины пшеницы на наличие высоко агрессивных групп рас *PstS1* и *PstS2*. Изоляты, относящиеся к группе *PstS2*, обнаружены в образцах северо-западной популяции, собранной в Ленинградской обл. У изолятов инвазивной группы выявлено два фенотипа вирулентности, отличающихся от обнаруженных в других странах. Первое выявление инвазивных рас на территории северо-запада России указывает на необходимость проведения ежегодного мониторинга региональных популяций *P. striiformis*.

Исследования поддержаны Российским научным фондом, проект № 19-76-30005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Brar G.S., Kutcher H.R. Race characterization of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, the cause of wheat stripe rust, in Saskatchewan and southern Alberta, Canada and virulence comparison with races from the United States. *Plant Dis.* 2016. V. 100 P. 1744–1753.
<https://doi.org/10.1080/07060661.2014.924560>
- Chen X., Penman L., Wan A. et al. Virulence races of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in 2006 and 2007 and development of wheat stripe rust and distributions, dynamics, and evolutionary relationships of races from 2000 to 2007 in the United States. *Can. J. Plant Pathol.* 2010. V. 32 (3). P. 315–333.
<https://doi.org/10.1080/07060661.2010.499271>
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust (*Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*) on wheat. *Can. J. Plant Pathol.* 2005. V. 27 (3). P. 314–337.
<https://doi.org/10.1080/07060660509507230>
- Chen X.M. Integration of cultivar resistance and fungicide application for control of wheat stripe rust. *Can. J. Plant Pathol.* 2014. V. 36 (3). P. 311–326.
<https://doi.org/10.1080/07060661.2014.924560>
- Chen X.M., Moore M., Milus E.A. et al. Wheat stripe rust epidemics and races of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in the United States in 2000. *Plant Dis.* 2002. V. 86 (1). P. 39–46.
<https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.1.39>
- Flath K., Bartels G. Virulenzsituation in österreichischen und deutschen Populationen des Weizengelbrostes. *Bereicht über die 52. Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs*, Gumpenstein, Verlag und Druck der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein, 2002, pp. 51–56.
- Fursov S. The role of wheat in the implementation of the export of the secondary grain market based on the achievements of selection. *APK: ekonomika, upravleniye*. 2018. №. 5. P. 44–50 (in Russ.).
- Gassner G., Straib W. Untersuchungen Über die Infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. *Arb. Biol. Reichsanst. Land-Forst-wirtschaft* Berlin-Dahlem. 1929. V. 16 (4). P. 609–629.
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E., Gannibal P. Leaf rust resistance genes in wheat cultivars registered in Russia and their influence on adaptation processes in pathogen populations. *Agriculture*. 2021. V. 11 (4). P. 319.
<https://doi.org/10.3390/agriculture11040319>
- Hendrix J.W., Lloyd E.H. Low temperature survival of the stripe rust fungus in host tissue. *Phytopathol.* 1966. V. 56. P. 2–148.
- Hovmøller M.S., Justesen A.F., Brown J.K.M. Clonality and longdistance migration of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in north-west Europe. *Plant Pathol.* 2002. V. 51 (1). P. 24–32.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2002.00652.x>
- Hovmøller M.S., Justesen A.F. Appearance of atypical *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* phenotypes in northwestern Europe. *Aust. J. Agric. Res.* 2007. V. 58 (6). P. 518–524.
<https://doi.org/10.1071/AR06146>
- Hovmøller M.S., Yahyaoui A.H., Milus E.A., Justesen A.F. Rapid global spread of two aggressive strains of a wheat rust fungus. *Mol. Ecol.* 2008. V. 17 (17). P. 3818–3826.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03886.x>
- Hovmøller M.S., Sørensen C.K., Walter S. et al. Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2011. V. 49 (1). P. 197–217.
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095230>
- Hovmøller M.S., Walter S., Bayles R. et al. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region. *Plant. Pathol.* 2015. V. 65 (3). P. 402–411.
<https://doi.org/10.1111/ppa.12433>, <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ppa.12433/abstract>
- Hovmøller M.S., Patpour M., Rodriguez-Algaba J. et al. GRRC report of yellow and stem rust races 2021, Aarhus University, Denmark. Available online: www.wheatrust.org
- Hubbard A., Lewis C.M., Yoshida K. et al. Field pathogenomics reveals the emergence of a diverse wheat yellow rust population. *Genome Biol.* 2015. V. 16 (23).
<https://doi.org/10.1186/s13059-015-0590-8>
- Justesen A.F., Ridoutb C.J., Hovmøller M.S. The recent history of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in Denmark as revealed by disease incidence and AFLP markers. *Plant. Pathol.* 2002. V. 51 (1). P. 13–23.
<https://doi.org/10.1046/j.0032-0862.2001.00651.x>

- Kokhmetova A., Sharma R., Rsaliyev S. et al. Evaluation of Central Asian wheat germplasm for stripe rust resistance. *Plant Genet. Resour.* 2017. V. 16 (2). P. 178–184. <https://doi.org/10.1017/S1479262117000132>
- Kokhmetova A.M., Atishova M.N., Galymbek K. Identification of wheat germplasm resistant to leaf, stripe and stem rust using molecular markers. *Bulletin of NAS RK.* 2020. V. 2. P. 45–52. <https://doi.org/10.32014/2020.2518-1467.40>
- Kokhmetova A., Rsaliyev A., Malysheva A. et al. Identification of stripe rust resistance genes in common wheat cultivars and breeding lines from Kazakhstan. *Plants.* 2021. V. 10 (11). P. 2303. <https://doi.org/10.3390/plants10112303>
- Liu T., Wan A., Liu D. et al. Changes of races and virulence genes in *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, the wheat stripe rust pathogen, in the United States from 1968 to 2009. *Plant Dis.* 2017. V. 101 (8). P. 1522–1532. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-16-1786-RE>
- Markell S.G., Milus E.A. Emergence of a novel population of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in eastern United States. *Phytopathol.* 2008. V. 98. P. 632–639. <https://doi.org/10.1094/PHTO-98-6-0632>
- McCallum B.D., Hiebert C.W., Cloutier S. et al. A review of wheat leaf rust research and the development of resistant cultivars in Canada. *Can. J. Plant Pathol.* 2016. V. 38 (1). P. 1–18. <https://doi.org/10.1080/07060661.2016.1145598>
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rusts. An atlas of resistance genes. CSIRO Australia, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1995.
- Milus E.A., Kristensen K., Hovmøller M.S. Evidence for increased aggressiveness in a recent widespread strain of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* causing stripe rust of wheat. *Phytopathology.* 2009. V. 99 (1). P. 89–94. <https://doi.org/10.1094/PHTO-99-1-0089>
- Milus E.A., Seyran E., McNew R. Aggressiveness of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* isolates in the South Central United States. *Plant Dis.* 2006. V. 90 (7). P. 847–852. <https://doi.org/10.1094/PD-90-0847>
- Shaydayuk E.L., Yakovleva D.R., Abdullaev K.M. et al. Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii.* 2021. V. 182 (3). P. 174–181 (in Russ.). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-174-181>
- Wheat rust in Asia: meeting the challenges with old and new technologies. In: *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress; Brisbane, Australia. 2004.* http://www.cropsscience.org.au/icsc2004/symposia/3/7/141_singhrp.htm
- Walter S., Ali S., Kemen E. et al. Molecular markers for tracking the origin and worldwide distribution of invasive strains of *Puccinia striiformis*. *Ecol Evol.* 2016. V. 6 (9). P. 2790–2804. <https://doi.org/10.1002/ece3.2069>
- Wellings C.R. Global status of stripe rust: A review of historical and current threats. *Euphytica.* 2011. V. 179 (1). P. 129–141. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0360-y>
- Wellings C.R. *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. *Aust. J. Agric. Res.* 2007. V. 58 (6). P. 567–575. <https://doi.org/10.1071/AR07130>
- Zadoks J.C. Yellow rust on wheat studies in epidemiology and physiologic specialization. *Tijdschr. Planteziekten.* 1961. V. 67. P. 69–256.
- Фурсов С. (Fursov) Роль пшеницы в реализации экспортного потенциала зернового рынка на основе достижений селекции. *АПК: экономика, управление.* 2018. № 5. С. 44–50.
- Шайдаюк Е.Л., Яковлева Д.Р., Абдуллаев К.М. и др. (Shaydayuk et al.) Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2021. V. 182 (3). P. 174–181. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-174-181>

A Highly Aggressive Invasive Race Group *PstS2* in Russian Populations of the Wheat Yellow Rust Pathogen

E. L. Shaydayuk^{a, #} and E. I. Gulyaeva^{a, ##}

^aAll Russian Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Russia

[#]e-mail: eshaydayuk@bk.ru

^{##}e-mail: eigulyaeva@gmail.com

The expansion of the area of harmfulness of the wheat yellow rust pathogen (*Puccinia striiformis*) (*Pst*) has been observed all over the world in the 2000s. This is due to the emergence of new highly aggressive invasive groups of races *PstS1* and *PstS2*, adopted to the high temperatures, and also as a result of virulence mutations of regional pathogen populations. SCAR-markers were developed for identification of invasive races, and pathogen collections from many countries were studied. In these studies in first in Russia, the analysis of regional populations of *P. striiformis* for the presence of invasive races *PstS1* and *PstS2* was carried out. Single pustule isolates were obtained from urediosamples collected from common and durum wheat, triticale and wild grasses in seven regions of the Russian Federation (North Caucasian, Northwestern, Central Black Earth, Lower Volga, Middle Volga,

Volga-Vyatka, West Siberian) in 2019–2020. In total 82 isolates were studied. Using SCAR markers, three genotypes were identified in the studied collection of *P. striiformis*, and one of which belongs to the invasive group *PstS2*. The other two genotypes had a different origin (other). Isolates of *PstS2* group were received from pathogen population samples collected in the Russian Northwest in 2020. Virulence analysis revealed two phenotypes among them: *PstS2_R1* (3 isolates) and *PstS2_R2* (1 isolate). According to information from the Global Rust Reference Center (<http://www.wheatrust.org/>), the main characteristic of isolates from invasive *PstS2* group is virulence to wheat lines with resistance genes *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9* and *Yr25*. The Russian R1 phenotype *PstS2* was also characterized by virulence to these genes, as well as to *Yr1*, *Yr32*, and *YrSp*. The *PstS2_R2* phenotype differed from *PstS2_R1* for avirulence to *Yr25* and virulence to *Yr3* and *Yr4*. The main difference of Russian *PstS2* isolates with detected in other countries is virulence to wheat lines with genes *Yr4*, *Yr32*, and *YrSp*. The first detection of invasive races in the Northwest of Russia indicates the relevance of annual monitoring of regional populations of *P. striiformis*.

Keywords: invasive races, molecular markers, *Puccinia striiformis*, *Yr*-genes, population, *Triticum aestivum*