

## ЖЕЛТАЯ РЖАВЧИНА ПШЕНИЦЫ. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВРЕДНОСТЬ, МЕРЫ БОРЬБЫ (ОБЗОР)

**Матвеева Ирина Петровна**, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории иммунитета зерновых культур к грибным болезням

**Волкова Галина Владимировна**, доктор биологических наук, заведующая лабораторией иммунитета зерновых культур к грибным болезням

ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений  
350039, Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39; тел.: 89181193772;  
e-mail: irina.matveeva14@yandex.ru; galvol.bpp@yandex.ru

**Ключевые слова:** пшеница, желтая ржавчина, *Puccinia striiformis*, защита растений, болезни пшеницы, распространение, вредность

Желтая ржавчина пшеницы, вызываемая *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, является одним из наиболее значимых заболеваний злаковых культур во всем мире. Инфекция способна поражать (естественно или искусственно) около 320 видов злаковых трав из 50 родов. В обзоре представлена основная информация о патогене, его экономической значимости, распространении, биологических особенностях развития. Актуальными вопросами в развитии патогена остаются влияние альтернативного хозяина на возникновение эпифитотий и значение половой и бесполой стадий развития в его жизненном цикле. Близкоизогенные линии и сорта-дифференциаторы позволяют определять расовый состав популяции *P. striiformis* и следить за его изменением. Исследования популяции по вирулентности и расовому составу ведутся в течение многих лет практически во всех странах производства пшеницы, поэтому изучение генетической структуры популяций *P. striiformis* остается актуальным в связи с появлением новых, более агрессивных рас патогена во всем мире. Описаны основные пути миграции патогена. Многолетние научные исследования и ежегодные обследования посевных территорий выявили, что встречаемость желтой ржавчины пшеницы в мире, в том числе и на юге России, возрастает в виду изменения климата, генетической структуры популяции патогена, заноса инфекции с сопредельных территорий и других причин. Самым эффективным, экономичным и экологичным способом защиты пшеницы от желтой ржавчины является использование устойчивых сортов, селекция которых должна вестись с учетом внутривидовых изменений и эффективности известных генов устойчивости (*Yr*).

**Исследования выполнены согласно государственного задания № 075-00376-19-00 Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме 0686-2019-0008**

### Введение

Ржавчины остаются одними из самых древних заболеваний растений, известных человечеству. Ранние источники литературы по возделыванию пшеницы упоминают об их способности полностью уничтожать зерновые культуры. С момента, когда ржавчины впервые были открыты, многочисленные научные исследования были направлены на изучение их жизненного цикла и методов борьбы. Информация, полученная из научных работ, дала возможность развить более совершенные методы контроля, направленные на снижение влияния болезней. Сегодня всемирные эпифитотии и огромные потери урожая – редкость, хотя болезнь все еще способна развиваться очагово или даже в пределах целых регионов, возделывающих пшеницу.

Способность спор ржавчин оставаться жизнеспособными длительное время обоснована количеством продуцируемых спор, способных распространяться ветром на большие расстояния и заражать растения пшеницы при благоприятных условиях окружающей среды и способностью из-

меняться генетически, образуя новые расы, более агрессивные и вирулентные к устойчивым сортам пшеницы.

### Систематика

Желтая ржавчина впервые была описана в 1777 году. К тому времени бурая и стеблевая ржавчины были уже известны, и в 1827 году Schmidt описал ее как третий вид ржавчины зерновых, дав возбудителю название *Uredo glumarum*. В 1860 году Fuckel назвал изучаемую им ржавчину *Puccinia straminis*, но подвергал сомнению является она подвидом бурой ржавчины или отдельным видом. В 1894 году Westendorp, собрав споры гриба на ржи, описал их как *Puccinia striaeformis*. В 1894 году Eriksson и Henning предположили, что желтая ржавчина – отдельный вид ржавчины злаковых трав и дали ей название *Puccinia glumarum*. В 1953 году Nylander и др. дали патогену название *Puccinia striiformis* West, которое используется и в наши дни [1].

Международное научное название желтой ржавчины – *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici*. Синонимы: *Dicaeoma glumarum*, *Puccinia*

*glumarum*, *Puccini arubigo-vera* и др. Желтая ржавчина пшеницы относится к царству грибов – *Fungi*, отделу базидиальные – *Basidiomycota*, классу урединиомицеты – *Urediniomycetes*, порядку *Uredinales*, семейству ржавчинны – *Pucciniaceae*.

Общее название «полосатая» или «желтая ржавчина» патогену было дано Humphrey и др. в 1924 году. Более детальная история номенклатуры желтой ржавчины описана в монографии Eriksson Henning «Ржавчины злаковых культур» (1896 г.) [1].

С развитием современных методов молекулярной биологии номенклатура возбудителей желтой ржавчины была также изучена с помощью ДНК-полиморфизма Liu и Hambleton, в результате чего они выделили еще четыре линии желтой ржавчины (*P. striiformis*, *P. striiformoides*, *P. pseudostriiformis*, *P. gansensis*), которые имели различные морфологические признаки: размер урединиоспор, форму их поверхностных шипиков, количество проростковых пор, наименьшую ширину телиоспоры и др.

#### Специализация

Изучение специализации и вирулентности желтой ржавчины проводилось в Европе [2], Великобритании, Канаде и США [3]. Специализация патогена на различных родах растений-хозяев означает, что происходят изменения в его инфекционной и репродуктивной способности. На основе этого Eriksson в 1894 году описал пять специальных форм (*formae specialis*) желтой ржавчины: на пшенице – *P. Striiformis* f. sp. *tritici*, на ячмене – *P. Striiformis* f. sp. *hordei*, на ржи – *P. Striiformis* f. sp. *secalis*, на колосняковых (*Elymus* spp.) – *P. Striiformis* f. sp. *Elymi* и на некоторых видах гречихи – *P. Striiformis* f. sp. *Agropyron* (Hovmøller, 2002). Еще одна форма *Puccinia striiformis*, которая поражает дикие виды ячменя (*Hordeums* pp.) была названа *Puccinia striiformis* f. sp. *pseudo-hordei* [4].

#### Симптомы и вредоносность

Ржавчины могут быть вызваны характерным возбудителем из рода *Puccinia*. Все ржавчины имеют схожие симптомы на растении-хозяине и предъявляют примерно одинаковые требования для заражения. Заболевание берет свое название от признаков проявления на растениях. Заражение может возникать на различных надземных органах растений и проявляется в виде пустул, содержащих тысячи сухих желто-оранжевых спор. Эти пустулы и дают начало появлению «ржавчины» на растении.

Полосатая или желтая ржавчина отличается

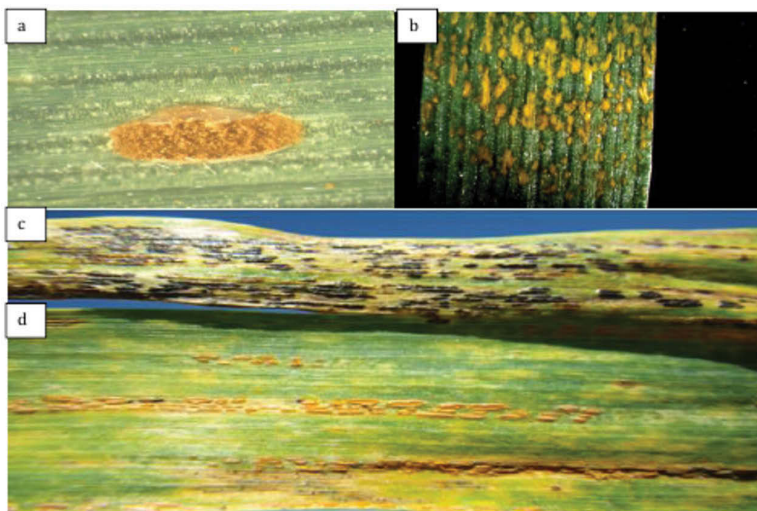


Рис. 1 – Признаки поражения растений пшеницы желтой ржавчиной (*P. striiformis* West. f. sp. *tritici*) (ориг.)

наличием на листьях светло-желтых прямых вытянутых пустул, которые затем сливаются в полосы. Также поражаются листовые влагалища и чешуйки колосков. Пустулы узкие, удлиненные и различные по длине. По мере созревания пустулы продуцируют споры от лимонно-желтого до оранжевого цветов. На стадии прогрессирующего заболевания ткань вокруг пустул темнеет и высыхает в виде ожога. Расположение пустул в виде полос является отличительной характеристикой данного заболевания. Хлорозы или пожелтения листьев могут быть начальной стадией проявления как желтой, так и бурой ржавчины, однако поля, пораженные этими заболеваниями, могут быть выявлены даже на расстоянии [5, 6].

На растении-хозяине желтая ржавчина поражает зеленые части зерновых культур (пшеница, ячмень, тритикале и рожь) и диких злаковых трав. Растения могут быть инфицированы в любую фазу развития: от всходов до созревания. При благоприятных погодных условиях видимые признаки поражения патогеном можно обнаружить через неделю после его внедрения в растение-хозяина, через две недели появляются спороносящие пустулы. Полосы располагаются вдоль жилок листа (рис. 1, 2) [6, 7, 8].

В фазу всходов желтая ржавчина проявляется нечеткими полосами вдоль жилок, а урединиоспоры распространяются по всей поверхности листа [3, 9]. Симптомы первичного проявления заключаются в проявлении небольших хлоротичных островков на пораженных листьях. Каждая пустула может содержать тысячи урединиоспор. Отдельную урединиоспору нельзя увидеть невооруженным глазом, но споровая масса имеет желтую окраску. Заболевание значительно влияет на физиологическое состояние всходов, так как патоген потребляет воду и питательные вещества рас-



**Рис. 2 – Признаки поражения желтой ржавчиной растений пшеницы восприимчивого сорта: а – монопустула на проростке, б – вид пустул на молодой листовой пластинке проростка, с – телиоспории на листовой пластинке взрослого растения, d – строчки уредопустул на листовой пластинке взрослого растения [10].**

тения, тем самым высушивая листья (Fuchs, 1956). Позднее, в период неблагоприятных условий, на месте уредопустул формируются телиоспоры – зимующие споры [9] (рис. 2).

Проросшие телиоспоры желтой ржавчины продуцируют базидиоспоры, которые способны поражать промежуточных или так называемых альтернативных хозяев [11, 12]. Базидиоспоры инфицируют листья некоторых видов барбариса (*Berberis* spp.) и производят субэпидермальные тела в форме пикнид с пикноспорами на верхней стороне листа и эции с эциоспорами на нижней. Красноватые пикниды и эции встречаются так же на орегонском винограде (*Mahonia aquifolium* – Магония паддуболистная), который является близкородственным барбарису и еще одним промежуточным хозяином желтой ржавчины [13, 14].

Ежегодно желтая ржавчина вызывает большие потери урожая [15, 16]. Значимость заболевания зависит от условий окружающей среды, инокулюма и восприимчивости сорта растения-хозяина [4]. Желтая ржавчина влияет на качество и урожайность зерна. Семена растений, пораженных этим заболеванием, теряют всхожесть, слабо прорастают. Для районов с благоприятными условиями, где возможно раннее заражение и развитие патогена в течение нескольких месяцев, потери урожая могут составлять 100 %. Объем потерянного урожая зависит от устойчивости сорта, длительности периода с благоприятными условиями, времени развития первичной инфекции, скорости развития заболевания и его продолжительности [7, 17].

Потери урожая до 20 % в 1968 году [18] и до 75 % в 1978 году [1] были отмечены в США. Воспри-

имчивые сорта и благоприятные погодные условия стали результатом первой эпифитотии в Южной Африке в 1996 году. Все новые эпифитотии наблюдались там же в 1997-1998 годах. Вследствие эпифитотии, произошедшей в 1998 году в восточной части Свободного государства Южной Африки, потери были оценены в 2,5 млн. долл. США [7]. В 2002 году эпифитотия в Китае на территории 66 млн. га пшеницы нанесла ущерб урожаю в размере 13 млн. т [14]. Желтая ржавчина стала причиной потерь 20-40 % в 1999 и 2000 годах в Центральной Азии. В Австралии было потрачено 40 млн. австралийских долларов на защиту зерновых против желтой ржавчины в 2003 году [19]. Самая разрушительная эпифитотия желтой ржавчины произошла в США в 2000 году, когда заболевание развивалось по меньшей мере в 20 штатах. Потери от этой эпифитотии были колоссальными [7].

В условиях производства Канады 5 % урожая, потерянного из-за желтой ржавчины, могут составить около 1 млн. т. зерна [20, 21].

Пандемии желтой ржавчины в 1970-х в Северной Африке, Индийском субконтиненте, на Ближнем Востоке в высокогорных районах Восточной Африки и Китая произошли потому, что в большинстве высеянных сортов присутствовал ген *Yr2*, тогда как в популяции в большом количестве присутствовали вирулентные ему антигены [7, 22].

Патоген существует в виде множества физиологических рас, которые различаются по агрессивности и вирулентности на разных растениях-хозяевах. Современная селекция позволяет развивать генетическую устойчивость (или задержать свойство толерантности) сортов пшеницы к расам ржавчины. Однако мутации и рекомбинации позволяют патогену формировать новые расы. Поэтому селекционеры используют как ранее созданные сорта для продления устойчивости к патогену, так и создают новые сорта с улучшенной устойчивостью к новым и ранее встречавшимся расам [18, 12].

### Биология

На сегодняшний день известно, что ржавчинные грибы имеют сложный цикл развития, который требует наличия двух хозяев (промежуточного и основного) и в ходе которого присутствуют пять стадий с различными видами спороношений [5]. Поиски промежуточного хозяина желтой ржавчины оставались безуспешными до 2010 года [23].

В 1900-1930 гг. ученые заражали растения предполагаемых промежуточных хозяев проросшими телиоспорами, однако эти попытки оказывались безрезультатными [23, 24, 25]. Mains утверж-

дал, что виды барбариса являются хозяевами многих видов рода *Puccinia* spp., в том числе и *Puccinia striiformis*. Однако, Hart и Becker инокулировали *Berberis vulgaris*, но безуспешно. Все эти эксперименты в поисках промежуточного хозяина привели ученых к выводу о том, что для желтой ржавчины его просто не существует, и она сохраняет жизнеспособность путем бесполого размножения с последующим перезаражением урединиоспорами [9]. В 2010 году промежуточный (альтернативный) хозяин гриба *P. striiformis* был найден. Инокуляция диких трав эциоспорами, собранными с барбариса видов *Berberis chinensis* и *B. koreana*, зараженных естественным путем, привела к появлению заражения на злаке *Poa pratensis*. На нем проявились уредопустулы, характерные для желтой ржавчины. Анализ PCR real-time подтвердил, что возбудитель этой ржавчины – *P. striiformis*. В результате инокуляции на *B. chinensis*, *B. holstii*, *B. koreana* проросшими телиоспорами *P. Striiformis* f.sp. *tritici* были получены пикниды и эции. Инокуляция пшеницы эциями с *B. chinensis* привела к появлению урединий, продемонстрировав, что *Berberis* spp. могут служить промежуточными хозяевами для возбудителя желтой ржавчины пшеницы [23].

При температуре +12°C и наличии капельной влаги телиоспоры прорастают в промицелий из четырех клеток, в которых мейотически формируются отдельные гаплоидные ядра и образуют базидиоспоры. Они попадают на листья барбариса и образуют на верхней стороне их пикниды, содержащие пикноспоры [5, 26]. На нижней стороне листа располагаются парные гифы (+ и –), в результате гибридизации которых образуются эции с эциоспорами. Эциоспоры, попадая на растения пшеницы – основного хозяина, дают начало патологическому процессу, вслед за которым наступает следующая стадия развития патогена, в которой образуются пустулы с урединиоспорами, активно перезаражающими здоровые растения с образованием новых пустул [27]. Жизненный цикл желтой ржавчины представлен на рис. 3.

Значимое влияние на прорастание, заражение и выживание спор оказывает влажность. Урединиоспорам необходимо минимум 3 ч непрерывного увлажнения (в виде росы) на поверхности растения для прорастания и заражения [28]. Высокая влажность также оказывает неблагоприятное воздействие для выживания спор. Урединиоспоры, хранившиеся при условиях высокой влажности, теряют жизнеспособность быстрее, чем сухие [7, 29]. Высокая влажность приводит к лучшему прилипанию урединиоспор к листьям [28].

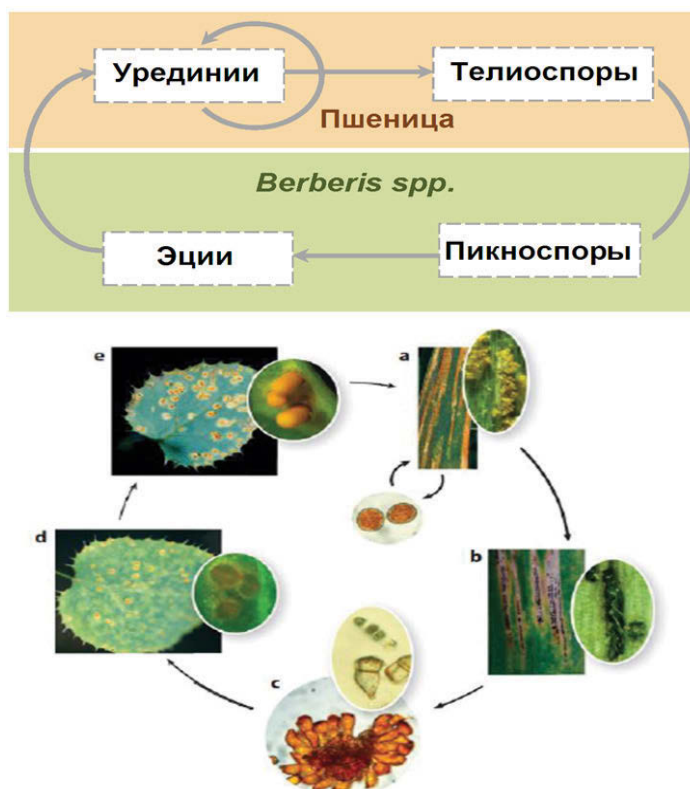


Рис. 3 – Жизненный цикл развития желтой ржавчины *Puccinia striiformis* West. f.sp. *tritici* [10]

Температура также является важным абиотическим фактором и влияет на прорастание спор, заражение, латентный (инкубационный) период, количество образованного инокулюма, выживание спор и устойчивость растения-хозяина. Установлено, что урединоспоры могут выживать на сухих листьях до появления влаги, достаточной для прорастания и заражения в течение 4 суток и даже более длительный период [11, 30].

Оптимальной температурой для развития большинства рас является 9-15 °C. Температурный минимум точно не установлен. Burleigh и Hendrix проростили споры на водном, глюкозном и сахарозном агаре при минус 1 °C. На растении патоген способен образовывать споры при температуре около 0 °C [1]. Температурный максимум также различен в зависимости от расы и происхождения. Как правило, он находится между 23-26 °C. Влияние температуры на желтую ржавчину было подробно изучено в работах Rapilly (1979) и Hungerford (1923). Температура – главный фактор, влияющий на перезимовку возбудителя желтой ржавчины. Холодные погодные условия снижают перезимовку патогена зимой, убивая его в зараженных листьях [31, 32].

Для интенсивного развития желтой ржавчины необходим прохладный климат с прерывистыми осадками или частыми росами. Влага на поверхности листа необходима для прорастания урединиоспор. Свет также играет немаловажную роль

в развитии патогена. Оптимальным считается светообеспечение в 10-14 тыс. лк [7]. При благоприятных условиях заражение завершается уже через 6-8 часов, а уредоспоры, способные к перезаражению, появляются через 7-10 дней [33]. При неблагоприятных условиях период может растянуться до 21 дня [31]. Уредоспоры относительно ограничены в периоде жизнеспособности в сравнении с другими стадиями продуцируемых ржавчиной спор.

Большое количество спор легко распространяется ветром. В местах с мягкими зимами уредоспоры остаются жизнеспособными круглый год [33]. При высоких устойчивых температурах наступает телиостадия, которая является зимующей для патогена, а также служит для сохранения его в неблагоприятные периоды.

На Украине И.О. Бойко с 1967 по 1973 годы изучал перезимовку возбудителя желтой ржавчины на всходах различных по устойчивости сортов озимой пшеницы. В своих исследованиях он показал, что возбудитель болезни перезимовывает уредомицелием на зараженных с осени листьях озимой пшеницы [34]. Отмечено, что на посевах около лесной полосы перезимовал несколько больший процент зараженных растений, чем в открытом поле. При этом были выявлены сорта, на которых инфекция сохранялась зимой в наибольшем количестве, и сорта, на которых патоген зимой не выживал или количество инфекции было минимальным.

#### **Подходы к изучению вирулентности**

В селекционно-генетическом методе защиты растений особая роль отводится физиологическим расам патогена. Физиологическая раса – совокупность особей в пределах вида, характеризующихся узкой специализацией по отношению к биологическим формам и сортовому разнообразию растения-хозяина. Расы определяют по способности сортов растения-хозяина проявлять определенный тип реакции при искусственной инокуляции патогеном [35, 36].

Hungerford и Owens впервые установили «специализированные вариации», встречающиеся у возбудителя желтой ржавчины, основанные на специфике рода пшеницы и трав [11]. В 1930 году Allison и Isenbeck определили существование рас у *P. Striiformis* f.sp. *tritici*, основанных на специфике сортов пшеницы [37]. В Европе подробным изучением рас желтой ржавчины пшеницы занимались Gassner и Straib (1932) в Германии в 1930-х годах. Они представили набор из 11 сортов-дифференциаторов для установления рас гриба [38, 39]. В набор вошли сорта мягкой пшеницы: Michigan Amber, Blerouged' Ecosse, Strubes Dickkopf, Webster C.I. 3780, Holzapfels Früh, Vilmorin 23, Heines Kolben, Carstens V, Spaldings Prolific, Chinese 166, Rouge prolificue

barbu. После этого активно начались исследования в области изучения физиологических рас *P. striiformis* в Европе, Центральной Америке, на Ближнем Востоке, в Восточной Азии, Индии и Северной Африке.

С 1950 года в печати стали появляться статьи о несовершенстве предложенного набора сортов-дифференциаторов [3, 40, 41]. В 1956 году на первой Европейской конференции по желтой ржавчине в Брауншвейге Е. Фукс сообщила о трудностях в работе с данными дифференциаторами из-за их неустойчивой реакции [42]. Подробно охарактеризовав каждый сорт, она отмечала, что только Michigan Amber, Heines Kolben и Chinese 166 являются подходящими для дифференциации сортами [43]. Такого же мнения придерживался Zadoks, хотя для определения рас он использовал сорта Vilmorin 23 и Carstens V [44].

По данным японских исследователей, сорт Heines Kolben, на котором хорошо дифференцируются европейские расы гриба, при заражении их популяцией, давал неясный тип реакции: 2-4 балла. Сорт Michigan Amber, не проявил похожую реакцию к японским изолятам гриба, в отличие от европейских. Сорт часто давал расщепление, причем от 50 до 80 % растений были иммунными [8].

В нашей стране изучение расового состава возбудителя желтой ржавчины по методу Gassner и Straib началось с 1963 года. Советские исследователи при дифференциации рас возбудителя желтой ржавчины столкнулись с аналогичными трудностями. А.Е. Георгиевская сообщила о неоднородности реакции сортов-дифференциаторов при различных режимах температуры [45]. По данным Т.И. Федотовой высоковосприимчивый сорт Michigan Amber в определенных условиях нередко проявлял иммунитет или нулевой тип реакции [46].

Из-за подобных недостатков сортов-дифференциаторов исследователи либо совершенно заменяли их сортами местного происхождения, либо вводили дополнительные сорта, позволявшие установить различия между физиологическими расами гриба. Поэтому в каждой стране сформировалась своя номенклатура рас. В Голландии таковые обозначались W1, W2 и т.д.; в Англии – 2В, 8В; в Германии – 1Х, 2Х и т.д.; в СССР – 1М, 2М или 1К, 2К и т.д.

В 1970 году состоялось совещание европейских исследователей, на котором обсуждали проблему идентификации физиологических рас возбудителя желтой ржавчины [47]. Необходимо было выработать единую стратегию относительно подбора сортов-дифференциаторов и номенклатуры рас гриба, чтобы в дальнейшем можно было достоверно сравнивать информацию из различных стран мира. В результате было предложено

два набора сортов-дифференциаторов: международный (Chinese 166, Lee, Heines Kolben, Vilmorin 23, Moro, Strubes Dickkopf, Suwon 92xOmar) и европейский (Hybrid 46, Reichersberg 42, Heines Peko, Nord Desprez, Compair, Carstens V, Spaldings Prolific, Heines VII). Преимущество этой системы состояло в том, что каждый из набора сортов можно было дополнить сортами, способными идентифицировать местную популяцию гриба, без изменения нумерации рас возбудителя желтой ржавчины. Позже в мировой набор был добавлен сорт Clement [47, 48] а также *Triticum aestivum* sub sp. *spelta* (L.) Thell. «Album». Нумерация рас основана на использовании бинарной системы R. Nabgood [48]. Эта система до сих пор используется в странах Европы и в некоторых странах на других континентах [19, 49, 50, 51].

Совместно со стандартным мировым и европейским набором дифференциаторов использовались дополнительные наборы близкородственных линий для описания вирулентности или авирулентности изолятов *P. Striiformis* f.sp. *tritici* [19, 49, 52].

В декабре 1977 года в Ленинграде прошло совещание представителей стран СЭВ по проблеме «Разработка принципов устойчивости растения к болезням» [53]. Было принято предложение проводить мониторинг расового состава возбудителя желтой ржавчины на 18 сортах пшеницы: Salzmünder Bartweizen 14/44, Chinese 166, Bon Fermier, Hybrid 46, Tadorna, Ibis, Flevina, Michigan Amber, Moro, Vilmorin 23, CarstensV, *Triticum spelta* album, Suwon 92xOmar, Lely, Winnetou, Heines Peco, Lee, Compair.

При идентификации рас *P. Striiformis* f.sp. *tritici* в Китае ученые использовали различные наборы дифференциаторов пшеницы. Fang провел первое исследование, с использованием семи сортов-дифференциаторов пшеницы (Carstens V, Heines Kolben, Vilmorin 23, 9H77, Hybrid 128, Carina и Michigan Amber) и один сорт ячменя Heils Franken, и идентифицировал девять рас на Юго-западе Китая [54]. Lu и др. на 14 дифференциаторах генотипов Gassner и Streib (1932) идентифицировал 16 рас из 50 выборок [30]. Позднее китайскими учеными было установлено, что сорта-дифференциаторы, использовавшиеся в Европе, не подходят для того, чтобы дифференцировать расы в Китае. Ими были выбраны семь генотипов пшеницы для дифференциации. Расы *P. Striiformis* f.sp. *tritici* обозначены как CYR (Chinese yellow rust) и порядковый номер [55]. Хотя изменения среди дифференциаторов совершались не один раз, система расовой номенклатуры оставалась неизменной. Текущий китайский набор состоит из 17 генотипов пшеницы (Trigo Eureka, Fulhard, Letescens 128, Mentana, Virgilio, Abbondanza, Early Premium, Funo, Danish

1, Jubilejina 2, Fengchan 3, Lovrin 13, Kargyin 655, Shuiyuan 11, Zhong 4, Lovrin 10 и Hybrid 46). Из них только Hybrid 46 входит в список европейского набора сортов-дифференциаторов.

Первая идентификация рас *P. Striiformis* f.sp. *tritici* в Северной Америке была получена благодаря изучению ареала хозяина и устойчивости сорта [37, 11]. Line сделал обзор исследований по идентификации рас в Северной Америке, начиная с 1920-х годов. Существующая система для идентификации рас в США была впервые установлена Line и его коллегами в 1968 году [24]. Первый набор дифференциаторов состоял из пяти сортов пшеницы (Lemhi, Chinese 166, Heines VII, Moro и Suwon 92xOmar). В последнее время количество пшеничных генотипов, используемых для дифференциации рас *P. Striiformis* f.sp. *tritici*, достигло 20 (Lemhi, Chinese 166, HeinesVII, Moro, Paha, Druchamp, Riebesel 47/51, Produra, Yamhill, Stephens, Lee, Fielder, Tyee, Tres, Nyak, Express, Yr8, Yr9, Clement, Compair) [7].

Для определения рас патогена растения помещали в темноту на 16-24 ч при постоянной температуре +10 °C во влажную камеру во время заражения, затем создавали условия с циклом температур, варьирующих от 4 °C до 20 °C, с учетом фотопериода в 16 ч после инокуляции. Типы инфекции растений учитывали спустя 18-22 суток после заражения с помощью девятибалльной шкалы от 0 до 9 [11, 23]. Расы *P. Striiformis* f.sp. *tritici* в Северной Америке до 2000 года последовательно обозначались CDL с номером [25]. Аббревиатура CDL расшифровывается как Лаборатория зерновых болезней (Cereal Disease Laboratory) департамента сельского хозяйства в Соединенных Штатах, исследовательской службы, которая находится в Пулмане, Вашингтон. Позже эта аббревиатура рас была изменена на PST для *P. Striiformis* f.sp. *tritici*, так как название лаборатории было изменено, и потому, что PSH использовался как префикс для рас *P. Striiformis* f.sp. *hordei* [7].

Всего в США найдено от 120 до 137 рас возбудителя желтой ржавчины, из которых 59 были обнаружены до 2000 года, а остальные после 2000 года [7, 56]. Большинство рас были зарегистрированы в последние несколько лет по причине более широкого распространения патогена в эти периоды. Таким образом, было добавлено несколько сортов-дифференциаторов. Расы патогена с большим набором генов вирулентности являются преобладающими в США.

Частота расы определяется двумя противостоящими силами. Первая – вирулентность, которая является основой для облигатного паразита такого, как *P. striiformis*, чтобы заразить растение-хозяина, расти и размножаться. Большая часть ви-

рулентных рас имеют гены, способные заражать большинство сортов, увеличивая их частоту в популяционном составе патогена. Вторая сила – расход ненужной вирулентности. Широкий спектр вирулентности может привести к снижению выживаемости и агрессивности [25, 57]. Оказание сопротивления со стороны растения-хозяина оказывает большой эффект на вирулентность патогена. Если основная популяция растения-хозяина содержит много устойчивых генов, расы способны преодолевать больше этих генов, становясь преобладающими [58, 59].

По общему мнению исследователей, ряд сортов, входящих в состав наборов: Гасснера и Штрайба, международного, европейского, американского, китайского и дополнительных сортов, мало приемлемы для дифференциации рас патогена, поскольку устойчивость большинства из них обуславливается идентичными генами. Присутствие двух или более генов в одном дифференцирующем генотипе мешает быстро обнаружить новые расы, которые вирулентны к единственному гену устойчивости.

Wellings C.R. и др. в Институте селекции растений (университет Сиднея, Коббит, NSW, Австралия) создали близкоизогенные линии, включив в *Avocet Susceptible* 16 генов *Yr: 1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 17, 18, 24, 26, 27, 32, A, Sp*, которые используют во всем мире для контроля вирулентности генов *P. striiformis f. sp. tritici* [60]. На настоящий момент в набор добавлены NIL *Avocet Yr 25, 28, 29, 31* [21].

Много усилий необходимо для создания изогенных линий для других генов устойчивости *Yr*. Изогенные линии с *Yr* генами должны заместить текущие сорта-дифференциаторы, используемые для дифференциации рас.

Изогенные линии отличаются от стандартных наборов сортов-дифференциаторов тем, что могут использоваться, во-первых, как дифференциаторы; во-вторых, как источники устойчивости для селекционеров; в-третьих, как тестеры в генетических исследованиях для изучения взаимоотношений в патосистеме хозяин-паразит [7, 27, 35].

Изменение популяционного состава ржавчинных грибов в пространстве и времени определяется мутациями, миграциями рас, изоляцией, давлением отбора [61, 62, 63]. В процессе отбора в популяции патогена накапливаются формы, адаптивные к экологическим и климатическим условиям региона [64, 65].

Также изменение структуры популяции может происходить на фоне появления новой расы в соседнем регионе, причем воздушные потоки, способствующие миграции спор на большие расстояния, играют значительную роль [61, 64].

Основную часть в различных популяциях

составляют отдельные расы, доминантность которых зависит от климатических условий, но в большей степени от структуры возделываемых сортов. Представленность расы на сорте зависит от взаимодействия генотипа патогена с генотипом растения-хозяина, при этом генотип последнего является определяющим фактором [66].

Ситуация с *P. Striiformis f. sp. tritici* в Австралии – яркий пример того, как патоген способен изменять вирулентность. Желтая ржавчина пшеницы впервые появилась в Австралии в 1979 году. Затем патоген мигрировал в Новую Зеландию в 1980 году и существовал там как единственная раса, которая затем развилась в 15 рас за 10 лет. Первая раса была вирулентна к *Yr2*. Позже расы имели различные комбинации вирулентности к *Yr: 1, 2, A, 5, 6, 7, 8* и *Sp* [67, 68]. Хотя появление некоторых вирулентных генов не было связано с использованием соответствующих устойчивых генов в производстве пшеницы, как случилось с *Yr5*. Преобладающие расы со специфическими вирулентными комбинациями, такими как вирулентные к *Yr7* и *Yr17*, отбирались широко выращиваемыми сортами пшеницы [19]. Последний раз обнаруженная раса в западной Австралии появилась в 2002 году и распространилась в восточную Австралию в 2003 году. Она была вирулентной к *Yr: 6, 7, 8, 9* и *A* [4, 60]. Подобные вирулентные комбинации произошли в популяции *P. Striiformis f. sp. tritici* в Северной Америке [7], Южной Америке [69], Европе и Китае [52].

#### Распространение патогена

Желтая ржавчина распространена на всех континентах, кроме Антарктики. Исторической родиной желтой ржавчины считается Евразия [9]. В Европе она является распространенным заболеванием пшеницы и встречается во Франции, Нидерландах, Германии, Дании, Великобритании и других странах.

Однако в Великобритании желтая ржавчина считается эндемичным видом и довольно редко имеет экономическое значение. Ущерб от желтой ржавчины на яровой и озимой пшенице составляет 8-20 %. Максимальные потери урожая возможны при полном поражении листьев пустулами и при поражении колосьев [18, 26].

С 1970-х годов в Центральной, Западной Азии, а также Северной Африке (регионы ЦЗАКА) было зафиксировано по меньшей мере три ширококомасштабные эпифитотии; в Восточной и Южной Азии заболевание все еще остается серьезной проблемой в Индии, Пакистане и Китае [70]. В Австралии ржавчина впервые, как уже отмечалось, была зафиксирована в 1979 году [60, 71]. Затем в 1980 году распространилась на Новую Зеландию, предположительно с потоками ветра [19].

Первые факты появления патогена в Африке

были зафиксированы в Замбии в 1958 году, а через тридцать лет заболевание распространилось в Южную часть континента. В настоящее время желтая ржавчина распространена по всей Южной Африке, в Северной Африке (регионы со средиземноморским климатом) на возвышенностях Восточной Африки, где климат умеренно теплый [7].

С 1980-х годов в Канаде появились первые сообщения о снижении качества зерна и значительных потерях от желтой ржавчины, особенно яровой мягкой пшеницы. В последние несколько лет эпидемии желтой ржавчины в Канаде показывают, что заболевание так же может вызывать значительные потери урожая в Канадских прериях. Восприимчивые сорта и благоприятные условия среды являются основными требованиями для развития желтой ржавчины. Эпифитотии в Центральной Альберте (Канада) были зафиксированы в 1990-х годах. На опытном участке пшеницы в 2005 году эпидемия желтой ржавчины привела к потере 100 % урожая зерна. Даже в районах, где заболевание имеет небольшое развитие, потери урожая могут достигать 35 % на восприимчивых сортах [7, 21].

В Казахстане основной ареал желтой ржавчины находится в южном и юго-восточном регионах. Постоянный природный очаг локализован в горной зоне Алматинской области на высоте 1500-2000 м над уровнем моря. В последние годы локальные эпифитотии желтой ржавчины на пшенице наблюдались в 1992, 1999, 2000, 2002 годах [72].

На территории России, и в первую очередь на Северном Кавказе, межвегетационный период пшеницы составляет около трех месяцев. За это время заразное начало на послеуборочных остатках полностью погибает. Источником инфекции пшеницы могут быть злаковые травы. В годы с влажным прохладным летом на злаковых многолетних травах желтая ржавчина может развиваться до глубокой осени. Однако в сухое жаркое лето злаки практически не вегетируют. В такие годы жизнеспособный инокулюм сохраняется на травах лишь в предгорной и горной зонах. Осенью уредоспоры отсюда распространяются и служат источником заражения всходов озимой пшеницы в других районах [73]. В 2001 году во всех агроклиматических зонах наблюдалось эпифитотийное развитие желтой ржавчины [74]. В 2004 и 2008 годах развитие желтой ржавчины, особенно в южно-предгорной зоне края, достигало 20-40 % при потерях урожая 10-15 %. Доля *P. striiformis* в патоккомплексе за 2001-2008 годы в среднем составила 8 % и колебалась по годам от 5 до 22 %, в 2004 году отмечено ее умеренное развитие, в 2001-2003, 2005-2007 годы – депрессия [31, 75]. В 2009-2011 годах развитие желтой ржавчины колебалось в пределах от 0,3

до 6,1 %. В 2012 году патоген не был обнаружен ни в одной из агроклиматических зон Северного Кавказа, что, вероятнее всего, связано с низкими температурами (до минус 20 С) в зимний период [31]. В дальнейшем 2013-2017 гг. развитие и распространение желтой ржавчины оставалось на уровне прошлых лет и колебалось в пределах 0,2-3,5 %. В 2018 году развитие заболевания колебалось в пределах 2 % [76].

### Меры борьбы

Наиболее экономически выгодным и экологически безопасным методом борьбы с ржавчиной является использование устойчивых сортов. Для эффективной селекции сортов, устойчивых к желтой ржавчине, большое значение имеют источники устойчивости, обеспечивающие эффективную и длительную защиту культуры от патогенов [7, 31, 77]. Н.И. Вавилов в своих исследованиях отмечал, что наиболее надежными источниками являются дикие сородичи культурных растений [78]. Дикорастущие виды пшеницы часто обладают устойчивостью к ржавчинам и другим болезням и служат «банком» генетического разнообразия.

Высокоэффективные и эффективные гены устойчивости *Yr* способны обеспечить надежную защиту пшеницы к патогену и рекомендуются для использования в селекции для создания сортов, устойчивых как к желтой, так и другим видам ржавчин. Согласно последним данным всемирной базы генетических ресурсов пшеницы KOMUGI, известно уже более 114 эффективных генов *Yr* устойчивых по отношению к *P. striiformis*, из которых 72 имеют установленное название, остальные – экспериментальные линии с кодовым шифром [79]. При наличии таких источников возможно создание новых перспективных сортов, устойчивых к возбудителю заболевания. Применительно к северокавказской популяции *P. striiformis*, гены ювенильной расспецифической устойчивости *Yr5*, *Yr9* и *Yr 26*, полученные мягкой пшеницей от ее дикорастущих форм, способны противостоять болезни в течение всей вегетации растений [31].

Из-за постоянной трансформации патогена и его способности формировать множество новых рас на сортах пшеницы, которые ранее считались устойчивыми, спустя некоторый период наблюдаются признаки восприимчивости. Устойчивость сортов в таком случае может оставаться стабильной около 3-4 лет, затем она постепенно теряется, и сорт переходит в категорию восприимчивых.

Уничтожение растительных остатков и падалицы посредством вспашки или гербицидов – еще один важный шаг в борьбе сразу с несколькими заболеваниями. Ликвидация таких «зеленых мостиков» предотвращает механизм переноса инфекции из одного вегетационного сезона в другой [17].



Севооборот культур так же способствует снижению развития желтой ржавчины, так как болезнь является специфичной по отношению к растению-хозяину и способна увеличивать количество инокулюма, если пшеница возделывается по принципу монокультуры (т.е. из года в год) [5].

В последние годы в защите растений против ржавчин все большее внимание и значимость отводится сортосмешанным посевам [31, 80]. В работах Стебуга и Регеля отмечается способность смешанных посевов противостоять неблагоприятным факторам внешней среды. Сортосмешанные посевы возможны для таких культур, как пшеница, рис, хлопчатник и прочие культуры, для которых характерен способ самоопыления. Суть метода сортосмешанных посевов не заключается в повышении качества продовольственного зерна за счет механического смешивания партий с высокими хлебопекарными качествами и низкокачественным зерном для улучшения технологических показателей. Цель достигается за счет смешанных посевов разных сортов, в том числе с низкими хлебопекарными свойствами [81]. Процесс создания сортосмеси является сложным на стадии подбора сортов. Для достижения максимальной эффективности должны выполняться следующие условия: в смеси необходимо включать районированные сорта для данного региона, выровненные по биометрическим показателям и срокам созревания, и обязательно они должны различаться по типу устойчивости, т.е. иметь отличную друг от друга генетическую основу.

В середине 70-х годов прошлого столетия с помощью математической модели предпринимались попытки оценить два возможных варианта развития эпифитотии на смеси сортов: первый, когда вирулентность патогена остается неизменной, и второй, когда в результате болезни популяция патогена накапливает генотипы, способные поражать все сорта смеси. Предшествующие модели учитывали лишь динамику генотипического состава популяции патогена [31, 82].

При выращивании сортосмесей необходимо строго соблюдать принцип ротации факторов устойчивости, избегая использования сортов с общими генами устойчивости, способными вызвать направленный отбор соответствующих генов вирулентности паразита [83, 84]. Эффективность сортосмесей объясняется уменьшением пространственной плотности восприимчивых растений, барьерным эффектом невосприимчивых растений, что в конечном итоге индуцирует устойчивость.

В штате Орегон (США) в течение 3-х сезонов 5 сортов озимой пшеницы, 6 двухкомпонентных смесей сортов и 1 четырехкомпонентную смесь выращивали в присутствии возбудителя желтой

ржавчины, желтой пятнистости листьев, обеих болезней или при их отсутствии. Применение данного метода привело к снижению потерь урожая от *P. striiformis* в сравнении с однородными посевами до 54 %. Кроме того, сортосмесь из 4-х компонентов обеспечивала лучший контроль над желтой ржавчиной, чем 2-х компонентная. Посевы смесей увеличивали урожайность по сравнению с однородными на 6,2 % в присутствии желтой ржавчины [80].

Актуальным и высокоэффективным остается химический метод защиты растений. На сегодняшний день в «Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации в 2019 году» против возбудителя желтой ржавчины озимой и яровой пшеницы зарегистрированы 73 фунгицида [85]. Их повсеместное производственное применение (при разных условиях развития желтой ржавчины) показывает, что при полном соблюдении технологии эффективность составляет 90-100 % [77].

### Заключение

*P. striiformis* f.sp. *tritici* – облигатный паразит растений, принадлежащих семейству злаковых (*Poaceae*). Пшеница и ячмень являются основными хозяевами этой формы желтой ржавчины. *Инфекция способна поражать (естественно или искусственно) около 320 видов злаковых трав из 50 родов*. Основные рода, поражаемые желтой ржавчиной – *Aegilops*, *Agropyron*, *Bromus*, *Elymus*, *Hordeumi Triticum*. Хотя дикие злаковые травы растут повсеместно, их роль в образовании эпифитотий считается малозначительной.

Биология, морфология и цикл развития возбудителя желтой ржавчины пшеницы *P. Striiformis* подробно изучены. Актуальными вопросами в развитии патогена остаются влияние альтернативного хозяина на возникновение эпифитотий и значение половой и бесполой стадий развития в его жизненном цикле.

Мониторинг распространения возбудителя желтой ржавчины играет ключевую роль в построении долгосрочных и краткосрочных прогнозов для данного патогена. Близкоизогенные линии и сорта-дифференциаторы позволяют определять расовый состав популяции *P. striiformis* и следить за его изменением. Исследования популяции по вирулентности и расовому составу ведутся в течение многих лет практически во всех странах производства пшеницы, поэтому изучение генетической структуры и расового состава популяций *P. striiformis* остается актуальным в связи с появлением новых, более агрессивных рас патогена во всем мире.

Многолетние научные исследования и еже-

годные обследования посевных территорий выявили, что частота встречаемости желтой ржавчины пшеницы на юге России возрастает в виду изменения климата, генетической структуры популяции патогена, заноса инфекции с сопредельных территорий и других причин.

Самым эффективным, экономичным и экологичным способом защиты пшеницы от желтой ржавчины является использование устойчивых сортов, селекция которых должна вестись с учетом внутривидовых изменений и эффективности известных генов устойчивости.

#### Библиографический список

1. Roelfs, A.P. The cereal rust: Diseases, distribution, epidemiology control / A.P. Roelfs, W.R. Bushnell // N.Y.: Acad. Press. - 1985. – Vol. 2. – P.512.
2. Zadoks, J.C. Epidemiology of wheat rusts in Europe / J.C. Zadoks // FAO Plant Protection Bulletin. - 1965. – № 13. – P. 1-12.
3. Manners, J.C. Studies of the physiologic specialization of yellow rust (*Puccinia glumarum* (Schm.) Erikss. and Henn.) in Great Britain / J.C. Manners // Ann. Appl. Biol. - 1950. - № 37. – P. 187-214.
4. Wellings, C.R. *Puccinia striiformis* f. sp. tritici in Australasia: pathogenic changes during the first 10 years / C.R. Wellings, R.A. McIntosh // Plant Pathology. -1990. - № 39. – P. 316–325.
5. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* sp. *Tritici* / W.Chen, C. Wellings, X. Chen, K.Zhengsheng // Molecular Plant Pathology.- 2014. - Jun;15(5):433-46.DOI: 10.1111/mpp.12116.
6. Line, R.F. Stripe rust of wheat and barley in North America: a retrospective historical review / R.F. Line // Annual Reviews of Phytopathology. - 2002. - № 40. –P.75-118.
7. Chen, X.M. Epidemiology and control of stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. tritici) on wheat / X.M.Chen // Canadian Journal of Plant Pathology. - 2005. - № 27. –P. 314-337.
8. Knott, D.R. Introduction. In Knot, D.R. ed., The wheat rusts – Breeding for Resistance: monograph on Theoretical and Applied Genetics 12. - Berlin: Springer-Verlag, 1989. -P. 1-3.
9. Mains, E.B. Studies concerning heteroecious rusts / E.B. Mains //Mycologia. - 1933. - №25. – P. 407-417.
10. Doling, D.A. The effect of yellow rust on yield of spring and winter wheat / D.A. Doling, J.K. Doodson // Brit. Mycol. Soc. - 1968. – Vol. 51. – P. 427-434.
11. Jin, Y. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of *Berberis* as an alternate host / Y. Jin, L.J. Szabo, M. Carson // Phytopathology. - 2010. - № 100. – P. 432-435.
12. Identification of eighteen *Berberis* species as alternate hosts of *Puccinia striiformis* f. sp. *Tritici* and virulence variation in the pathogen isolates from natural infection of barberry plants in China. / J. Zhao, L. Wang, Z. Wang, X.Chen, H. Zhang, J. Yao, G. Zhan, W. Chen, L. Huang, Kang Zhensheng // Phytopathology. - 2013.- № 103. – P. 927-934.
13. Shaner, G.E. The oversummering and dispersal of inoculum of *Puccinia striiformis* in Oregon / G.E. Shaner, R.L. Powelson // Phytopathology. - 1973.-№ 63. –P. 13-17.
14. Wang, M.N. First report of Oregon grape (*Mahonia aquifolium*) as an alternate host for the wheat stripe rust pathogen (*Puccinia striiformis* sp. *tritici*) under artificial inoculation / M.N. Wang, X.M. Chen // Plant Disease. -2013.- № 97. – P. 839.
15. Fang, C.T. Physiological specialization of *Puccinia glumarum* Erikss. and Henn. in China / C.T. Fang// Phytopathology. - 1944. - № 34. – P. 1020–1024.
16. Sharma-Poudyal, D. Potential over summering and overwintering regions for the wheat stripe rust pathogen in the contiguous United States / D Sharma-Poudyal, X.M. Chen, R.A.Rupp // Int J Biometeorol.- 2014.-№ 58.-P. 987–997. - DOI: 10.1007/s00484-013-0683-6 PMID: 23722926
17. Sharma-Poudyal, D. Models for predicting potential yield loss of wheat caused by stripe rust in the US Pacific Northwest / D. Sharma-Poudyal, X. M. Chen// Phytopathology.-2011.-№ 101.-P. 544–554. -DOI: 10.1094/PHYTO-08-10-0215 PMID: 21190424
18. Emge, R.G. Growth of the sporulating zone of *Puccinia striiformis* and its relationship to Stripe Rust epiphytology / R.G.Emge, C.H. Kingsolver, D.R.Johnson // Phytopathology. - 1975. - Vol.65. – P 679-81.
19. Wellings, C.R. Pathogen dynamics associated with historic stripe (yellow) rust epidemics in Australia in 2002 and 2003 / C.R. Wellings, K.R. Kandel // In Proceedings of the 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference.- 2004.– Mode of access: <http://www.crpmb.org/icrpmb11/abstracts.htm>.
20. Boshoff, W.H.P. Establishment, distribution, and pathogenicity of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici in South Africa / W.H.P. Boshoff, Z.A. Pretorius, B.D. Van Niekerk // Plant Dis. - 2002. - № 86. – P. 485–492.
21. Brar, G.S. 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/G.S Brar, R.H.Kutcher // Plant Disease. -2016. –April. - p. 1744-1753. DOI: 10.1094/PDIS-12-15-1410-RE
22. Vechet, L. Interakce rez pšenice (*Puccinia recondite* var. *tritici*) – Pšenice ozima ve smesi odrud / L. Vechet // Ochr. rostl.- 1996. – Vol. 32, №2. – P. 145-152.
23. Johnson, R. A new nomenclature for physiologic races of *Puccinia striiformis* / R. Johnson // Proc. of the Europ. and Mediter. Cereal Rusts Conference. – Praha, 1972. – P. 147-150.

24. Line, R.F. A system for differentiating races of *Puccinia striiformis* in the United States / R.F. Line, E.L. Sharp, R.L. Powelson // Plant Dis. Rep. - 1970. - № 54. - P. 992-994.
25. Line, R.F. Virulence, aggressiveness, evolution, and distribution of races of *Puccinia striiformis* (the cause of stripe rust of wheat) in North America, 1968-87 / R.F. Line, A. Qayoum // U.S. Department of Agriculture Technical Bulletin 1992. - No. 1788. - 44 pp.
26. Cheng, P. Grass hosts harbor more diverse isolates of *Puccinia striiformis* than cereal crops / P. Cheng, X.M. Chen, D.R. See // Population Biology. - 2015. - Vol. 106. - P. 362-371.
27. Virulence of *Puccinia striiformis* on wheat and barley in central Alberta / K. Kumar, M.D. Holtz, K. Xi, T.K. Turkington // Can. J. Plant Pathol. - 2012. - № 34. - P. 551-561.
28. Rapilly, F. Yellow rust epidemiology / F. Rapilly // Annu. Rev. Phytopathol. - 1979. - № 17. - P. 59-73.
29. Habgood, R.M. Designation of physiologic races of plant pathogens / R.M. Habgood // Nature. - 1970. - Vol. 227, № 5264. - P. 1268-1269.
30. Studies on stripe rust of wheat. 1. Physiologic specialization of *Puccinia glumarum* (Schmidt) Erikss. & Henn / S.I. Lu, K.F. Fan, S.M. Shia, W.T. Mu, S.L. Kong, T.M. Yang, K.N. Wang, S.P. Lee // Chin. J. Plant Pathol. - 1956. - № 2. - P. 153-166.
31. Шумилов, Юрий Валерьевич. Агробиологическое обоснование приемов снижения инфекционного потенциала возбудителя желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.07 / Ю.В. Шумилов. - Саратов, 2013. - 141 с.
32. Effect of Low Temperature and Wheat Winter-Hardiness on Survival of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* under Controlled Conditions / L. Ma, J. Qiao, X. Kong, Y. Zou, X. Xu, X. Chen [et al.] // journal. pone. - 2015. - № 10(6). - 1-17 pp. DOI: 10.1371/journal.pone.0130691
33. Cheng, P. Virulence and molecular analyses support asexual reproduction of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in the U.S. Pacific Northwest / P. Cheng, X.M. Chen // Phytopathology. - 2014. - Vol. 104, № 11. - P. 1210-1220.
34. Бойко, Ю.И. Особенности перезимовки возбудителя желтой ржавчины пшеницы в условиях лесостепи Украине / Ю.И. Бойко // Научные труды Украинской сельскохозяйственной академии. - 1979. - № 230. - С. 64-67.
35. Гешеле, Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений / Э.Э. Гешеле. - М.: Колос, 1978. - 208 с.
36. Наумов, Н.А. Ржавчина хлебных злаков СССР / Н.А. Наумов. - М.: Сельхозиздат, 1932. - 404 с.
37. Allison, C. Biologische Spezialisierung von *Puccinia glumarum tritici* Erikss und Henn / C. Allison, K. Isenbeck // Phytopathol. - 1930. - № 2. - P. 87-98.
38. Gassner, G. Untersuchungen über das Auftreten biologischer Rassen des Weizengelbrostes in Jahre 1932 / G. Gassner, W. Straib // Arb. Biol. Reichsanst. - 1934. - № 21. - P. 59-72.
39. The importance of weather and agronomic factors for the overwinter survival of yellow rust (*Puccinia striiformis*) and subsequent disease risk in commercial wheat crops in England / P. Gladders, S.D. Langton, I.A. Barrie, N.V. Hardwick, M.C. Taylor, N.D. Paveley // Ann Appl Biol. - 2007. - Vol. 150. - P. 371-382.
40. Nover, I. Ergebnisse der in Halle seit dem Jahre 1945 durchgeführten Forschungsarbeiten über Gelbrost / I. Nover, M. Klinkowski, S. Irmgard // Phytopathologische Institut. Ex. 100. Fakultät handw. Hall. - 1963. p. 257-262.
41. Vallega, J. Wheat rust races in South America / J. Vallega // Phytopathology. - 1955. - Vol. 45, № 5. - P. 242-246.
42. Fuchs, E. Physiologische Rassen bei Gelbrost (*Puccinia glumarum* / Schm. / Erikss. and Henn.) auf Weizen / E. Fuchs // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschut. - 1960. - № 4. - P. 49-63.
43. Gassner, G. Die Bestimmung der biologischen Rassen des Weizengelbrostes (*Puccinia glumarum* f. sp. *tritici* (Schm.) Erikss. and Henn.) / G. Gassner, W. Straib // Arb. Biol. Reichsanst. - 1932. - № 21. - P. 141-164.
44. Zadoks, J.C. Yellow rust on wheat studies in the epidemiology and physiology specialization / J.C. Zadoks // Tijdschr. Planteziekten. - 1961. - № 67. - P. 69-256.
45. Георгиевская, Н.А. Биологические особенности развития желтой ржавчины пшеницы / Н.А. Георгиевская // Итоги работы IV Всесоюзного совещания по иммунитету сельскохозяйственных растений. - Кишинев, 1966. - С. 3-8
46. Федотова, Т.И. Расообразовательные процессы у возбудителей болезней растений / Т.И. Федотова // Итоги работы IV Всесоюзного совещания по иммунитету сельскохозяйственных растений. - Кишинев, 1966. - Том I. - С. 73-115.
47. Johnson, R. Yellow rust of wheat / R. Johnson, A.J. Taylor // Annual Report, 1975. - Cambridge: Plant Breeding Institute, UK, 1976. - P. 106-109.
48. Kajiwara, T. Unter suchungen über die physiologische Spezialisierung des weizengelbrostes *P. striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss. and Henn. In Japan / T. Kajiwara, I. Ueda, I. Iwata // Phytopat. Zeitschrift. - 1964. - Vol. 51, № 1. - P. 19-28.
49. Calonnec, A. Genetic analyses of resistance of the wheat differential cultivars Carstens V and Spaldings Prolific to two races of *Puccinia striiformis* / A. Calonnec, R. Johnson, C. de Vallavieille-Pope // Plant Pathol. - 2002. - № 51. - P. 777-786.
50. Chen, X.M. Challenges and solutions for

stripe rust control in the United States / X.M.Chen // Aust J Agric Res. – 2007. - № 58. –P. 648–655.

51. Singh, R.P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult-plant resistance to stripe rust in bread wheat / R.P. Singh // Phytopathology. 1992. - № 82. – P. 835–838.

52. Hovmøller, M.S. Race typing of *Puccinia striiformis* on wheat. Wheat rust diseases. 1659 / M.S. Hovmøller, J. Rodriguez-Algaba, T. Thach, C.K. Sørensen. – Methods Mol. Biol. 2017;1659:29-40.2017. - P. 29–40. - DOI: 10.1007/978-1-4939-7249-4.

53. Гусева, Н.Н. Надзор за расами и генами вирулентности ржавчинных и мучносторосных грибов на пшенице / Н.Н. Гусева // Микология и фитопатология. – 1978. – Том 12, выпуск 2. – С. 182.

54. Flor, H.H. The complimentary genetic systems in flax and flax rust / H.H. Flor // Advanc. Genet. - 1956. - № 8. – P. 29-54.

55. Studies of the physiological specialization of stripe rust of wheat in China / K.N. Wang, X.W. Hong, Q.M. Si, J.X. Wang, J.P. Shen // Zhiwu Baohu Xuebao (J. Plant Prot.). - 1963. - № 2. – P. 23–35.

56. Chris Khadgi Sørensen. Infection biology and aggressiveness of *Puccinia striiformis* on resistant and susceptible wheat. / Chris Khadgi Sørensen. –Aarhus, 2012. p. 139.

57. Van der Plank, J.E. Plant diseases: epidemics and control /J.E. Van der Plank.- New York: Academic Press, 1963.p.349.

58. Markell, S.G. Emergence of a novel population of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici in Eastern United States / S.G. Markell, E.A. Milus // Phytopathology. - 2008. -№ 98(6). –P. 632–639. - DOI: 10.1093/PHYTO-98-6-0632.

59. Milus, E.A. Characterization of stripe rust resistance in wheat lines with resistance gene *Yr17* and implications for evaluating resistance and virulence /E.A. Milus, K.D. Lee, G. Brown-Guedira // Phytopathol. - 2015. - № 105. –P. 1123-1130.

60. Wellings, C.R. *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution, and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006 / C.R. Wellings // Australian Journal of Agricultural Research . -2007. – № 58. – P. 567–575.

61. Дмитриев, А.П. Особенности микроэволюции у возбудителя ржавчины злаков / А.П. Дмитриев // Микология и фитопатология. – 1995. – Том 29, выпуск 2. – С. 62-73.

62. Степанов, К.М. Грибные эпифитотии / К.М. Степанов. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 470 с.

63. Fuchs, E. Der stand der Rassenspezialisierung beim Gelbrost *P. glumarum*(Schm.) Erikss. et. Henn. In Europe /E.Fuchs // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutz. - 1956. - № 8. – P. 87-93.

64. Воронкова, А.А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к

ржавчине/ А.А. Воронкова. – М.: Колос, 1980. – 190 с.

65. Доброзракова, Т.Л. Сельскохозяйственная фитопатология / Т.Л. Доброзракова. – Л.: Колос, 1966. – 327 с.

66. Genetic diversity within and among acia of the wheat rust fungus *Puccinia striiformis* on the alternate host *Berberis vulgaris* / J. Rodriguez-Algaba, C.K. Sørensen, R. Labouriau, A.F. Justesen, M.S. Hovmøller// Fungal Biology. - 2017. - №121(6–7). –P. 541–549. - DOI: 10.1016/j.funbio.2017.03.003.

67. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region / M.S. Hovmøller, S. Walter, R.A. Bayles, A. Hubbard, K. Flath, N. Sommerfeldt, C.de Vallavieille-Pope // Plant Pathology. -2016. - № 65 (3). –P.402–411. DOI: 10.1111/ppa.12433.

68. Hungerford, C.W. Specialized varieties of *Puccinia glumarum* and hosts for variety *tritici* / C.W. Hungerford, C.E. Owens // J. Agric. Res. - 1923. - № 25. – P. 363–401.

69. Madariaga, R. Significance of wheat yellow rust (Yr) genes in Chile / R. Madariaga, M. Mellado, V. Becerra // Proceedings of the 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference. – Abstr. A2.38, 2005. – Mode of access: Available from <http://www.crpm.org/icrpmc11/abstracts.htm>

70. The growing threat of stripe rust worldwide / M. Solh, K. Nazari, W. Tadess, C.R. Wellings // Borlaug Global Rust Initiative. – China: Technical Workshop Beijing, 2012. - P. 5-10.

71. Occurrence and distribution of wheat stripe rust in Victoria and susceptibility of commercial wheat cultivars / L. O'Brien, J.S. Brown, R.M. Young, I.Pascoe// Australasian Plant Pathology. - 1980. - № 9. – P. 14.

72. Койшибаев, М. Желтая ржавчина зерновых культур в Центральной Азии / М. Койшибаев, А. Яхьяуи, Ж. Оспанбаев // Защита и карантин растений. – 2005. – № 10. – С. 13-15.

73. Методические указания по составлению прогноза развития желтой ржавчины и защите посевов озимой пшеницы./ А.С. Кайдаш, В.И. Терехов, Е.Ф. Гранин – М.: Колос, 1981. – С. 30.

74. Бердыш, Юрий Иванович. Мониторинг фитосанитарного состояния и научное обоснование защиты озимой пшеницы от вредных организмов на черноземах Западного Предкавказья: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.07 / Ю.И. Бердыш. – Краснодар, 2002. – 24 с.

75. Санин, С.С. Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991-2008 гг.) / С.С. Санин, Л.Н. Назарова // Защита и карантин растений. – 2010. – № 2. – С. 69-80.

76. Желтая ржавчина пшеницы на Кубани / Г.В. Волкова, Л.Н. Шуляковская, О.А. Кудинова, И.П. Матвеева // Защита и карантин растений. – 2018. –

№4. - С.22.

77. Волкова, Г.В. Научно обоснованные принципы создания и использования устойчивых к вредоносным болезням сортов пшеницы для стабилизации фитосанитарного состояния агроценозов на юге России [Электронный ресурс] / Г.В. Волкова // Научный журнал КубГАУ. – 2013. – № 91(07).–С. 1-22.Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2013/07/pdf/111.pdf>

78. Вавилов, Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Н.И. Вавилов // Избранные произведения. – М: Наука, 1967. – Том 2. – С. 231-260.

79. National Bio Resource Project. KOMUGI – Wheat Genetic Resources Database [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/>

80. Mundt, C.C. Disease severity and yield of pure-line wheat cultivars and mixtures in the presence of eye spot, yellow rust and their combination / C.C. Mundt, L.S. Brophy, M.S. Schmitt // Plant Pathol. -

1995. – Vol. 44, № 1. – P. 173-182.

81. Озимая пшеница в Ставропольском крае / Ф.И. Бобрышев, А.И. Войсковой, В.В. Дубина, Г.Р. Дорожко, Г.П. Полоус. – Ставрополь: Изд-во СГАУ «АГРУС», 2003. – 307 с.

82. Волкова, Галина Владимировна Резистентность возбудителя желтой ржавчины пшеницы к байлетону: дис. ... канд. биологических наук: 06.01.11 / Г. В. Волкова. – Краснодар, 1996. – 109 с.

83. Стратегия получения стабильной устойчивости ярового ячменя к мучнистой росе / Д. Шпаар, Х. Хартлеб, Ю. Габлер, К. Скадов, Х. Циммерманн // Вести сельскохозяйственной науки. - 1993. – № 11(422). – С. 148-153.

84. Шпаар, Д. Устойчивость растений / Д. Шпаар // Защита растений. - 1994. – № 6. – С. 10-11.

85. Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.mcx.ru>

## YELLOW RUST OF WHEAT.

### EXPANSION, HARM, CONTROL MEASURES (REVIEW)

*Matveeva I. P., Volkova G.V.*

**FSBSI All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection  
350039, Russia, Krasnodar Territory, Krasnodar, p / office 39; Tel: 89181193772;  
e-mail: [irina.matveeva14@yandex.ru](mailto:irina.matveeva14@yandex.ru); [galvol.bpp@yandex.ru](mailto:galvol.bpp@yandex.ru)**

*Key words: wheat, yellow rust, Puccinia striiformis, plant protection, wheat diseases, expansion, harm*

*Yellow rust of wheat caused by Puccinia striiformis f. sp. tritici is one of the most significant diseases of cereal crops in the world. Infection can affect (naturally or artificially) about 320 species of grass of 50 genera. The review presents basic information about the pathogen, its economic significance, expansion, biological features of development. The current issues in the development of a pathogen remain the influence of an alternative host on the occurrence of epiphytotic and the significance of sexual and asexual developmental stages in its life cycle. Closely isogenic lines and differentiating varieties allow to determine the racial composition of the P. striiformis population and to monitor its change. Population studies on virulence and racial composition have been conducted for many years in almost all countries of wheat production, therefore the study of the genetic structure of P. striiformis remains relevant due to the emergence of new, more aggressive races of the pathogen throughout the world. The main ways of pathogen migration are described. Long-term scientific research and annual surveys of sown areas revealed that the occurrence of wheat yellow rust in the world, including in southern Russia, is increasing due to climate change, the genetic structure of the pathogen population, infection from neighboring areas and other causes. The most effective, economical and environmentally friendly way to protect wheat from yellow rust is the use of resistant varieties, the selection of which must be carried out taking into account intrapopulation changes and the effectiveness of the known resistance genes (Yr).*

#### *Bibliography*

1. Roelfs, A.P. The cereal rust: Diseases, distribution, epidemiology control / A.P. Roelfs, W.R. Bushnell // N.Y.: Acad. Press. - 1985. – Vol. 2. – P.512.
2. Zadoks, J.C. Epidemiology of wheat rusts in Europe / J.C. Zadoks // FAO Plant Protection Bulletin. - 1965.– № 13. –P. 1-12.
3. Manners, J.C. Studies of the physiological specialization of yellow rust ((Puccinia glumarum (Schm.) Erikss. and Henn.) in Great Britain / J.C. Manners// Ann. Appl. Biol. - 1950. - № 37. – P. 187-214.
4. Wellings, C.R. Puccinia striiformis f. sp. tritici in Australasia: pathogenic changes during the first 10 years / C.R. Wellings, R.A. McIntosh // Plant Pathology. -1990. - № 39. – P. 316–325.
5. Wheat stripe (yellow) rust caused by Puccinia striiformis f. sp. Tritici / W.Chen, C. Wellings, X. Chen, K.Zhengsheng // Molecular Plant Pathology.- 2014. - Jun;15(5):433-46.DOI: 10.1111/mpp.12116.
6. Line, R.F. Stripe rust of wheat and barley in North America: a retrospective historical review / R.F. Line // Annual Reviews of Phytopathology. - 2002. - № 40. –P.75-118.
7. Chen, X.M. Epidemiology and control of stripe rust (Puccinia striiformis f. sp. tritici) on wheat / X.M.Chen // Canadian Journal of Plant Pathology. - 2005. - № 27. –P. 314-337.
8. Knott, D.R. Introduction. In Knot, D.R. ed., The wheat rusts – Breeding for Resistance: monograph on Theoretical and Applied Genetics 12. - Berlin: Springer-Verlag, 1989. -P. 1-3.
9. Mains, E.B. Studies concerning heteroecious rusts / E.B. Mains //Mycologia. - 1933. - №25. – P. 407-417.
10. Doling, D.A. The effect of yellow rust on yield of spring and winter wheat / D.A. Doling, J.K. Doodson // Brit. Mycol. Soc. - 1968. – Vol. 51. –P. 427-434.
11. Jin, Y. Century-old mystery of Puccinia striiformis life history solved with the identification of Berberis as an alternate host / Y. Jin, L.J. Szabo, M. Carson // Phytopathology. - 2010. - № 100. – P. 432-435.
12. Identification of eighteen Berberis species as alternate hosts of Puccinia striiformis f. sp. Tritici and virulence variation in the pathogen isolates from natural infection of barberry plants in China. / J. Zhao, L. Wang, Z. Wang, X.Chen, H. Zhang, J. Yao, G. Zhan, W. Chen, L. Huang, Kang Zhensheng // Phytopathology. - 2013.- № 103. – P. 927-934.
13. Shaner, G.E. The oversummering and dispersal of inoculum of Puccinia striiformis in Oregon / G.E. Shaner, R.L. Powelson // Phytopathology. - 1973.-№ 63. –P. 13-17.
14. Wang, M.N. First report of Oregon grape (Mahonia aquifolium) as an alternate host for the wheat stripe rust pathogen (Puccinia striiformis f. sp. tritici)

- under artificial inoculation / M.N. Wang, X.M. Chen // *Plant Disease* . -2013.- № 97. – P. 839.
15. Fang, C.T. Physiological specialization of *Puccinia glumarum* Erikss. and Henn. in China / C.T. Fang // *Phytopathology*. - 1944. - № 34. – P. 1020–1024.
  16. Sharma-Poudyal, D. Potential over summering and overwintering regions for the wheat stripe rust pathogen in the contiguous United States / D. Sharma-Poudyal, X.M. Chen, R.A. Rupp // *Int J Biometeorol.* -2014.-№ 58.-P. 987–997. - DOI: 10.1007/s00484-013-0683-6 PMID: 23722926
  17. Sharma-Poudyal, D. Models for predicting potential yield loss of wheat caused by stripe rust in the US Pacific Northwest / D. Sharma-Poudyal, X. M. Chen // *Phytopathology*.-2011.-№ 101.-P. 544–554. -DOI: 10.1094/PHYTO-08-10-0215 PMID: 21190424
  18. Emge, R.G. Growth of the sporulating zone of *Puccinia striiformis* and its relationship to Stripe Rust epiphytology / R.G.Emge, C.H. Kingsolver, D.R.Johnson // *Phytopathology*. - 1975. - Vol.65. – P 679-81.
  19. Wellings, C.R. Pathogen dynamics associated with historic stripe (yellow) rust epidemics in Australia in 2002 and 2003 / C.R. Wellings, K.R. Kandel // *In Proceedings of the 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference.*- 2004.– Mode of access: <http://www.crpmb.org/icrpsc11/abstracts.htm>.
  20. Boshoff, W.H.P. Establishment, distribution, and pathogenicity of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in South Africa / W.H.P. Boshoff, Z.A. Pretorius, B.D. Van Niekerk // *Plant Dis.* - 2002. - № 86. – P. 485–492.
  21. Brar, G.S. 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/G.S Brar, R.H.Kutcher // *Plant Disease*. -2016. –April. - p. 1744-1753. DOI: 10.1094/PDIS-12-15-1410-RE
  22. Vechet, L. Interakce rez pšenice (*Puccinia recondite* var. *tritici*) – Pšenice ozima ve smesi odrud / L. Vechet // *Ochr. rostl.*- 1996. – Vol. 32, №2. – P. 145-152.
  23. Johnson, R. A new nomenclature for physiologic races of *Puccinia striiformis* / R. Johnson // *Proc. of the Europ. and Mediter. Cereal Rusts Conference.* – Praha, 1972. – P. 147-150.
  24. Line, R.F. A system for differentiating races of *Puccinia striiformis* in the United States / R.F. Line, E.L. Sharp, R.L. Powelson // *Plant Dis. Rep.* - 1970. - № 54. – P. 992–994.
  25. Line, R.F. Virulence, aggressiveness, evolution, and distribution of races of *Puccinia striiformis*(the cause of stripe rust of wheat) in North America, 1968–87 / R.F. Line, A. Qayoum // *U.S. Department of Agriculture Technical Bulletin* 1992. - No. 1788. - 44 pp.
  26. Cheng, P. Grass hosts harbor more diverse isolates of *Puccinia striiformis* than cereal crops / P.Cheng, X.M.Chen, D.R. See // *Population Biology*. - 2015. -Vol. 106. – P 362-371.
  27. Virulence of *Puccinia striiformis* on wheat and barley in central Alberta / K.Kumar, M.D. Holtz, K. Xi, T.K. Turkington // *Can. J. Plant Pathol.*- 2012. - № 34. – P.551-561.
  28. Rاپilly, F. Yellow rust epidemiology / F. Rاپilly // *Annu. Rev. Phytopathol.* - 1979. - № 17. – P. 59–73.
  29. Habgood, R.M. Designation of physiologic races of plant pathogens / R.M. Habgood // *Nature*. - 1970. – Vol. 227, № 5264. – P. 1268-1269.
  30. Studies on stripe rust of wheat. 1. Physiologic specialization of *Puccinia glumarum* (Schmidt) Erikss. & Henn / S.I. Lu, K.F. Fan, S.M. Shia, W.T. Mu, S.L. Kong, T.M. Yang, K.N. Wang, S.P. Lee // *Chin. J. Plant Pathol.* - 1956. - № 2. – P. 153–166.
  31. Shumilov, Yuri Valerievich. Agrobiological justification for reducing the infectious potential of the causative agent of yellow rust of wheat in the North Caucasus: dissertation of Candidate of Agriculture: 06.01.07 / Yu.V. Shumilov. - Saratov, 2013.- 141 p.
  32. Effect of Low Temperature and Wheat Winter-Hardiness on Survival of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* under Controlled Conditions / L. Ma, J. Qiao, X. Kong, Y. Zou, X. Xu, X. Chen [et al.] // *journal. pone.* - 2015. - № 10(6). –1-17 pp. DOI: 10.1371/journal.pone.0130691
  33. Cheng, P. Virulence and molecular analyses support asexual reproduction of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in the U.S. Pacific Northwest / P. Cheng, X.M. Chen // *Phytopathology*. - 2014. – Vol. 104, № 11. –P.1210-1220.
  34. Boyko, Yu.I. Peculiarities of overwintering of the causative agent of yellow rust of wheat in the forest-steppe of Ukraine / Yu.I. Boyko // *Scientific works of the Ukrainian Agricultural Academy.* - 1979. - № 230. - P. 64-67.
  35. Geshele, E.E. Basics of phytopathological evaluation in plant breeding / E.E. Geshele. - M.: Kolos, 1978. - 208 p.
  36. Naumov, N.A. Rust cereals of the USSR / N.A. Naumov. - M.: Selkhozizdat, 1932. - 404 p.
  37. Allison, C. Biological specialisation of *Puccinia glumarum tritici* Erikss and Henn / C. Allison, K. Isenbeck // *Phytopathol.* - 1930. – № 2. – P. 87–98.
  38. Gassner, G. Untersuchungen über das Auftreten biologischer Rassen des Weizengelbrostes in Jahre 1932 / G. Gassner, W. Straib // *Arb. Biol. Reichsanst.* - 1934. - № 21. – P. 59-72.
  39. The importance of weather and agronomic factors for the overwinter survival of yellow rust (*Puccinia striiformis*) and subsequent disease risk in commercial wheat crops in England / P.Gladders, S.D. Langton, I.A. Barrie, N.V.Hardwick, M.C. Taylor, N.D. Paveley // *Ann Appl Biol.*– 2007. -Vol.150. –P.371–382.
  40. Nover, I. Ergebnisse der in Halle seit dem Jahre 1945 durchgeführten Forschungsarbeiten über Gelbrost / I. Nover, M. Klinkowski, S. Irmgard // *Phytopathologische Institut. Ex. 100. Facultät handw. Hall.* – 1963. p. 257-262.
  41. Vallega, J. Wheat rust races in South America / J.Vallega // *Phytopathology*.- 1955. – Vol. 45, № 5. – P. 242-246.
  42. Fuchs, E. Physiologische Rassen bei Gelbrost (*Puccinia glumarum* / Schm./Erikss. and Henn.) auf Weizen / E. Fuchs // *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschut.* - 1960. - № 4. – P. 49-63.
  43. Gassner, G. Die Bestimmung der biologischen Rassen des Weizengelbrostes (*Pucciniaglomerum*f.sp. *tritici* (Schm.) Erikss. and Henn.) / G. Gassner, W. Straib // *Arb. Biol. Reichsanst.* - 1932. - № 21. – P. 141-164.
  44. Zadoks, J.C. Yellow rust on wheat studies in the epidemiology and physiology specialization / J.C. Zadoks // *Tijdschr. Planteziekten.* - 1961. - № 67. – P. 69-256.
  45. Georgievskaya, N.A. Biological features of development of wheat yellow rust / N.A. Georgievskaya // *Results of the work of the IV All-Union Conference on the Immunity of Agricultural Plants.* - Chisinau, 1966. - P. 3-8
  46. Fedotova, T.I. Racial processes of plant pathogens / T.I. Fedotova // *Results of the IV All-Union Meeting on the Immunity of Agricultural Plants.* - Chisinau, 1966. - Volume I. - P. 73-115.
  47. Johnson, R. Yellow rust of wheat / R. Johnson, A.J. Taylor // *Annual Report*, 1975. – Cambridge: Plant Breeding Institute, UK, 1976. – P. 106–109.
  48. Kajiwara, T. Unter suchunden über die physiologische Spezialisierung des weisengelbrostes *P. striiformis* West. f.sp. *tritici* Erikss. and Henn. In Japan / T. Kajiwara, I. Ueda, I. Iwata // *Phytopat. Zeitschrift.* - 1964. – Vol. 51, № 1. – P. 19-28.
  49. Calonnec, A. Genetic analyses of resistance of the wheat differential cultivars Carstens V and Spaldings Prolific to two races of *Puccinia striiformis* / A. Calonnec, R. Johnson, C. de Vallavieille-Pope // *Plant Pathol.* - 2002. - № 51. – P. 777–786.
  50. Chen, X.M. Challenges and solutions for stripe rust control in the United States / X.M.Chen // *Aust J Agric Res.*– 2007. - № 58. –P. 648–655.
  51. Singh, R.P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult-plant resistance to stripe rust in bread wheat / R.P. Singh // *Phytopathology*.- 1992. - № 82. – P. 835–838.
  52. Hovmøller, M.S. Race typing of *Puccinia striiformis* on wheat. *Wheat rust diseases*. 1659 / M.S. Hovmøller, J. Rodriguez-Algaba, T. Thach, C.K. Sørensen. – *Methods Mol. Biol.* 2017;1659:29-40.2017. - P. 29–40. - DOI: 10.1007/978-1-4939-7249-4.
  53. Guseva, N.N. Surveillance of the races and virulence genes of rust and farinaceous fungi on wheat / N.N. Guseva // *Mycology and Phytopathology.* - 1978. - Vol. 12, issue 2. - P. 182.
  54. Flor, H.H. The complimentary genetic systems in flax and flax rust / H.H. Flor // *Advanc. Genet.* - 1956. - № 8. – P. 29-54.
  55. Studies of the physiological specialization of stripe rust of wheat in China / K.N. Wang, X.W. Hong, Q.M. Si, J.X. Wang, J.P. Shen // *Zhiwu Baohu Xuebao (J. Plant Prot.)*. - 1963. - № 2. – P. 23–35.
  56. Chris Khadgi Sørensen. Infection biology and aggressiveness of *Puccinia striiformis* on resistant and susceptible wheat. / Chris Khadgi Sørensen. – Aarhus, 2012. p. 139.
  57. Van der Plank, J.E. *Plant diseases: epidemics and control* / J.E. Van der Plank. - New York: Academic Press, 1963.p.349.
  58. Markell, S.G. Emergence of a novel population of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Eastern United States / S.G. Markell, E.A. Milus // *Phytopathology*.

- 2008. - № 98(6). - P. 632-639. - DOI: 10.1093/PHYTO-98-6-0632.

59. Milus, E.A. Characterization of stripe rust resistance in wheat lines with resistance gene Yr17 and implications for evaluating resistance and virulence / E.A. Milus, K.D. Lee, G. Brown-Guedira // *Phytopathol.* - 2015. - № 105. - P. 1123-1130.

60. Wellings, C.R. Puccinia striiformis in Australia: a review of the incursion, evolution, and adaptation of stripe rust in the period 1979-2006 / C.R. Wellings // *Australian Journal of Agricultural Research*. - 2007. - № 58. - P. 567-575.

61. Dmitriev, A.P. Peculiarities of microevolution of cereal rust pathogen / A.P. Dmitriev // *Mycology and Phytopathology*. - 1995. - Volume 29, issue 2. - P. 62-73.

62. Stepanov, K.M. *Fungal epiphytotics* / K.M. Stepanov. - M.: Selkhozizdat, 1962. - 470 p.

63. Fuchs, E. Der stand der Rassenspezialisierung beim Gelbrost P. glumarum (Schm.) Erikss. et. Henn. in Europe / E. Fuchs // *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschut.* - 1956. - № 8. - P. 87-93.

64. Voronkova, A.A. Genetic and immunological basis of wheat breeding for rust resistance / A.A. Voronkova. - M.: Kolos, 1980. - 190 p.

65. Dobrozrakova, T.L. *Agricultural Phytopathology* / T.L. Dobrozrakova. - L.: Kolos, 1966. - 327 p.

66. Genetic diversity within and among aecia of the wheat rust fungus Puccinia striiformis on the alternate host Berberis vulgaris / J. Rodriguez-Algaba, C.K. Sørensen, R. Labouriau, A.F. Justesen, M.S. Hovmøller // *Fungal Biology*. - 2017. - №121(6-7). - P. 541-549. - DOI: 10.1016/j.funbio.2017.03.003.

67. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region / M.S. Hovmøller, S. Walter, R.A. Bayles, A. Hubbard, K. Flath, N. Sommerfeldt, C. de Vallavieille-Pope // *Plant Pathology*. - 2016. - № 65 (3). - P.402-411. DOI: 10.1111/ppa.12433.

68. Hungerford, C.W. Specialized varieties of Puccinia glumarum and hosts for variety tritici / C.W. Hungerford, C.E. Owens // *J. Agric. Res.* - 1923. - № 25. - P. 363-401.

69. Madariaga, R. Significance of wheat yellow rust (Yr) genes in Chile / R. Madariaga, M. Mellado, V. Becerra // *Proceedings of the 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference*. - Abstr. A2.38, 2005. - Mode of access: Available from <http://www.crpmb.org/icrpsc11/abstracts.htm>

70. The growing threat of stripe rust worldwide / M. Solh, K. Nazari, W. Tadess, C.R. Wellings // *Borlaug Global Rust Initiative*. - China: Technical Workshop Beijing, 2012. - P. 5-10.

71. Occurrence and distribution of wheat stripe rust in Victoria and susceptibility of commercial wheat cultivars / L. O'Brien, J.S. Brown, R.M. Young, I. Pascoe // *Australasian Plant Pathology*. - 1980. - № 9. - P. 14.

72. Koyshibaev, M. Yellow rust of grain crops in Central Asia / M. Koyshibaev, A. Yakhyai, Zh. Ospanbayev // *Protection and quarantine of plants*. - 2005. - № 10. - P. 13-15.

73. Methodical guidelines for forecasting the development of yellow rust and protection of winter wheat crops. / A.S. Kaidash, V.I. Terekhov, E.F. Granin - M.: Kolos, 1981. - P. 30.

74. Berdysh, Yuri Ivanovich. Monitoring of phytosanitary condition and scientific justification for protection of winter wheat from pests on the black soil of the Western Ciscaucasia: author's abstract of dissertation of Candidate of Agriculture: 06.01.07 / Yu.I. Berdysh. - Krasnodar, 2002. - 24 p.

75. Sanin, S.S. Phytosanitary situation of wheat crops in the Russian Federation (1991-2008) / S.S. Sanin, L.N. Nazarova // *Protection and quarantine of plants*. - 2010. - № 2. - P. 69-80.

76. Yellow rust of wheat in Kuban region / G.V. Volkova, L.N. Shulyakovskaya, O.A. Kudinova, I.P. Matveeva // *Protection and quarantine of plants*. - 2018. - №4. - P.22.

77. Volkova, G.V. Scientifically based principles for creation and use of wheat varieties resistant to harmful diseases to stabilize the phytosanitary condition of agrocenoses in southern Russia [Electronic resource] / G.V. Volkova // *Scientific journal of KubSAU*. - 2013. - № 91 (07). - P. 1-22. Access Mode: <http://ej.kubagro.ru/2013/07/pdf/111.pdf>

78. Vavilov, N.I. The study of plant immunity to infectious diseases / N.I. Vavilov // *Selected Works*. - M.: Nauka, 1967. - Volume 2. - P. 231-260.

79. National Bio Resource Project. KOMUGI - Wheat Genetic Resources Database [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/>

80. Mundt, C.C. Disease severity and yield of pure-line wheat cultivars and mixtures in the presence of eyepot, yellow rust and their combination / C.C. Mundt, L.S. Brophy, M.S. Schmitt // *Plant Pathol.* - 1995. - Vol. 44, № 1. - P. 173-182.

81. Winter wheat in the Stavropol Territory / F.I. Bobryshev, A.I. Voiskovoi, V.V. Dubina, G.R. Dorozhko, G.P. Polous. - Stavropol: Publishing house of the State Agrarian University "AGRUS", 2003. - 307 p.

82. Volkova, Galina Vladimirovna. Resistance of wheat yellow rust causative agent to bayleton: dissertation of Candidate of Biological Sciences: 06.01.11 / G. Volkova. - Krasnodar, 1996. - 109 p.

83. The strategy of obtaining stable resistance of spring barley to powdery mildew / D. Shpaar, Kh. Khartleb, J. Gabler, K. Skadov, Kh. Zimmermann // *News of Agricultural Science*. - 1993. - № 11 (422). - P. 148-153.

84. Shpaar, D. Plant resistance / D. Shpaar // *Plant protection*. - 1994. - № 6. - P. 10-11.

85. The state catalog of pesticides and agrochemicals permitted for use on the territory of the Russian Federation [Electronic resource]. - Access mode: <http://www.mcx.ru>