



НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗАХИСТУ РОСЛИН

**ЕПІДЕМІОЛОГІЧНИЙ СТАН ПОПУЛЯЦІЇ
ЗБУДНИКА БУРОЇ ІРЖІ ПШЕНИЦІ
(ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА І МІНЛИВІСТЬ)
У ЗОНІ ПРАВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**

МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

Київ - 2018

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗАХИСТУ РОСЛИН

ЕПІДЕМІОЛОГІЧНИЙ СТАН ПОПУЛЯЦІЇ ЗБУДНИКА БУРОЇ ІРЖІ
ПШЕНИЦІ (ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА І МІНЛИВІСТЬ) У ЗОНІ
ПРАВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

Київ - 2018

УДК 633.11: 632

ЕПІДЕМІОЛОГІЧНИЙ СТАН ПОПУЛЯЦІЇ ЗБУДНИКА БУРОЇ ІРЖІ
ПШЕНИЦІ (ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА І МІНЛИВІСТЬ) У ЗОНІ
ПРАВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ (Методичні рекомендації)

Автор

Лісова Г.М., кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, завідувача лабораторією імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб Інституту захисту рослин НААН

Рецензенти:

Петренко В.П. – доктор сільськогосподарських наук, професор, член-кореспондент НААН, керівник відділу теоретичних досліджень в рослинництві та генетичних ресурсів рослин Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН;

Ретман С.В. - доктор сільськогосподарських наук, професор, заступник директора з наукової роботи Інституту захисту рослин НААН, завідувач лабораторією фітопатології Інституту захисту рослин НААН.

Рекомендовано до видання вченою радою Інституту захисту рослин НААН (протокол № 8' від 30.08.2017 р.).

ЗМІСТ

Вступ.	4
1. Методи визначення структури популяції збудника	
<i>Puccinia recondita f. sp. tritici</i>	6
1.1. Умови проведення досліджень.	6
1.2. Збір інфекційного матеріалу.	7
1.3. Виділення і розмноження монопустульних ізолятів гриба.	8
1.4. Інокуляція проростків пшениці та сортів-диференціаторів.	14
1.5. Диференціація популяції гриба на фенотипи за ознакою вірулентності.	16
1.6. Диференціація популяції гриба за фізіологічними расами.	20
1.7. Відбір і розмноження інфекційного матеріалу для створення штучних інфекційних фонів.	22
2. Визначення ефективності генів стійкості пшениці.	23
3. Генетична структура та мінливість популяції збудника бурої іржі пшениці.	28
3.1. Визначення складу популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України.	28
3.2. Визначення генетичної структури вірулентності популяції <i>P. recondita</i> в зоні Правобережного Лісостепу України.	41
Літературні джерела.	53

Вступ

При вирощуванні пшениці найбільші втрати врожаю спостерігаються саме від грибних захворювань. Серед них збудник бурої іржі (*Puccinia recondita* Rob.ex Desm. f. sp. *tritici* Erikss (син. *P. tritricina* Erikss.)) займає не останнє місце за своєю шкодочинністю. Одним із засобів подолання такого негативного впливу є введення у виробництво нових сортів з високими показниками стійкості проти збудника бурої іржі. Селекціонерами створюються сорти, які деякий час зберігають свою стійкість, але в наслідок процесів мінливості патогена (мутаційної, комбінаційної, популяційної) і процесу міграції спор, постійно з'являються нові раси, що несуть гени вірулентності, здатні подолати захисну дію генів стійкості рослини-господаря. Тому вивчення генетики вірулентності збудника бурої іржі є невід'ємною частиною наукової основи селекції пшениці.

Враховувати вище зазначені аспекти також радять деякі дослідники [1-5], які вважають, що вся селекція повинна ґрунтуватися на глибоких знаннях генетики стійкості пшениці, вірулентності збудника і їх взаємодії. В окремих регіонах популяція збудника бурої іржі представлена набором різних за вірулентністю рас і біотипів [1, 4-6]. Це ще раз підкреслює необхідність проведення досліджень расового складу популяції патогена в конкретних зонах вирощування пшениці. Сьогодні кращим методом вивчення расового складу збудника бурої іржі вважається генетична диференціація. В якості диференціаторів використовують серії ізогенних ліній, які відрізняються за алейним станом тільки одного з локусів, що контролює стійкість [7]. Ступінь прояву ознаки стійкості залежить від взаємодії двох організмів: хазяїна і паразита. Теоретичну основу цієї взаємодії сформулював М.І. Вавілов [8], а згодом конкретизував ґ. Флог постулатом “ген на ген”: кожному гену стійкості хазяїна відповідає комплементарний йому ген вірулентності збудника, який дає йому можливість подолати захисну дію гена стійкості [9, 10].

Взаємодія збудника бурої іржі і пшениці відповідає постулату «ген на ген» при моногенній стійкості. Ефективність одного і того ж гена стійкості в різних районах вирощування пшениці може досить суттєво відрізнятись в залежності від частоти відповідних генів вірулентності в місцевих популяціях збудника. Виходячи з цього, важливим є проведення оцінки ефективності генів стійкості пшениці до ендемічних рас збудника бурої іржі. Такі роботи широко проводяться [6, 11-13]. Необхідність виконання таких досліджень також можна пояснити важливістю створення банків генів стійкості до широкого спектру рас патогена. Це особливо важливо для побудови програм селекції, спрямованих на створення стійких до дії збудника бурої іржі сортів пшениці.

В зоні Правобережного Лісостепу України субпопуляція *P. recondita f. sp. tritici* не вважається самостійною через відсутність географічної ізоляції від інших зон України, Центральнo-Черноземної зони Росії, Північнокавказького регіону, територій східної і західної Європи і входить до складу європейської популяції збудника. На територію України відбувається міграція спор збудника бурої іржі повітряними потоками, які з Північної Африки через Середземномор'я об'єднуються з повітряними масами Туреччини і Середньої Азії потрапляють на Кавказ, а звідти на територію України [13]. За іншим напрямком повітряні маси з Центрального Сибіру потрапляють на Урал, а звідти знову на територію України [15]. Тобто одним з шляхів зміни місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці є перенесення інфекційного матеріалу (спор) з інших регіонів. Встановлено, що на території України наприкінці 90-х років минулого сторіччя виявлено раси патогенна, які були вперше ідентифіковані в 70-х роках ХХ сторіччя в Західному Сибіру та на Північному Кавказі [16].

Зміни генотипу в структурі патогена в основному відбуваються під впливом рослини-господаря (тиск добору). Тому моніторинг генетичного складу популяції збудника *P. recondita f. sp. tritici* залишається важливим етапом в фітоімунологічних дослідженнях, що показано на прикладі нашої

роботи, проведеної в 2005-2013 рр. В методичних рекомендаціях викладено модифікації методу дослідження популяції гриба, визначення ефективності генів стійкості, показано, як вивчається расовий склад збудника (фізіологічні раси) і виявляються потенційно небезпечні гени вірулентності патогенна.

1. Методи визначення структури популяції збудника

Puccinia recondita f. sp. tritici.

В природних умовах збудники захворювань представлені різними за вірулентністю популяціями рас, біотипів і штамів. Селекціонеру для вдалого проведення робіт з виведення стійких сортів пшениці необхідно мати у розпорядженні інформацію щодо складу місцевої популяції збудника захворювання, його вірулентності і можливостей її зміни у майбутньому та, як наслідок, можливості прогнозування можливої тривалості ефективної стійкості сортів пшениці. Тому вивчення расового складу популяції патогена, динаміки його зміни і спеціалізації є необхідним для зони майбутнього районування сортів.

1.1. Умови проведення досліджень

Для диференціації популяції збудника бурої іржі пшениці використовують кліматичні камери (з регульованими показниками температури, світлового режиму, вологості) або роботи проводять в теплиці за сприятливих умов (кінець літа-осінь, кінець зими-весна). Оптимальною температурою для розвитку збудника бурої іржі є 18-25⁰С з тривалістю світлового дня не менше 12 і не більше 16 годин. Інтенсивність освітлення не менше 10 тис. лк. відносна вологість повітря при проведенні робіт повинна бути в межах 60-70%.

1.2. Збір інфекційного матеріалу

Збір інфекційного матеріалу збудника бурої іржі пшениці проводять в період максимального розвитку захворювання – в фазу молочно-воскової стиглості зерна. Збір ведуть на посівах різного призначення – з районованих сортів у виробництві, з посівів держсортодільниць, з колекційних розсадників і на посівах селекційних установ, на яких представлено широкий спектр генотипів рослини-господаря.

Відбір зразків необхідно проводити вдень за сухої погоди, коли уредініоспори максимально підсушені. При проведенні збору зразків доцільно керуватися правилом Г.Грина, що застосовується для іржастих грибів: співвідношення ізолят-раса повинно дорівнювати 20:1 [17, 18]. Якщо збір проводиться на виробничих посівах, то можна збільшувати кількість ізолятів з одного зразка, або збільшити кількість зразків, при відборі матеріалу з великого сортового масиву. Під терміном зразок розуміється інфекційний матеріал з одного сорту. Так, наприклад, на полі (на виробничих посівах) з рівномірно віддалених місць збирають не менше 50 уражених листків кожного сорту.

Листки з добре розвинутими уредініоспорами збудника бурої іржі складають одним шаром в пакети з фільтрувального паперу, на яких вказують місце (область, назву господарства чи установи), дату збору, сорт, етап органогенезу рослин в період відбору зразка, прізвище виконавця. При слабкому розвитку бурої іржі (в окремі роки досліджень) відбирають навіть листки з поодинокими пустулами з уражених рослин. Після збору пакети з листям розміщують під пресом, потім остаточно просушують в лабораторних умовах. Якщо не має можливості одразу використати зібраний матеріал в роботі, пакети з інфекційним матеріалом розміщують в побутовому холодильнику. Зберігають в холодильній камері при температурі 2-6°C не більше 3-4 місяців, за температури 6-10°C зразки можуть зберігатися до трьох-чотирьох тижнів. Пізніше життєздатність уредініоспор різко знижується.

При зборі інфекційного матеріалу на дослідній ділянці уредініоспори збирають легким струшуванням (а не зшкрябуванням за допомогою скальпеля) з листків рослин в пробірки. Для цього можна використовувати пиłosос типу "Циклон" або прилаштувавши в пиłosбірник звичайного пиłosоса білу міцну тканину. Зібраний матеріал висипають в пробірку, закривають марлею і розміщують в ексикаторі з чистою сірчаною кислотою (96%) або силікагелем (рис. 1), де він просушується півтори доби. Просушені спори висипають в ампулу, запаяють і зберігають у холодильній камері при температурі 3-5⁰С. Просушений, запаяний і збережений таким чином інфекційний матеріал може зберігати життєздатність протягом 2-5 років. При правильному зберіганні і не порушенні герметичності ампули в наших дослідях уредініоспори зберігали життєздатність більше 7 років після просушування і запаявання.



Рис. 1. Висушування уредініоспор збудника бурої іржі в ексикаторі з силікагелем

1.3. Виділення і розмноження монопустульних ізолятів гриба

Для виділення і розмноження монопустульних ізолятів використовують універсально сприйнятливий сорт. Для кожного регіону підбирають свій сорт, який відповідає умові – сприйнятливості до всіх рас і

біотипів патогена і має широку листову пластинку. В нашій зоні найбільш придатним для цього є сорт пшениці озимої Еритроспермум 15. 10-12 зерен цього сорту висівають і вирощують рослини в умовах теплиці до десятиденного віку (до появи другого листка) в горщиках з ґрунтом. З листків рослин знімають восковий шар, пропускаючи листок між змоченими у воді пальцями і обприскують з пульверизатора з дрібним розпилом суспензією спор. Ставлять у горщик етикетку з датою зараження і номером зразка.

Суспензію готують наступним чином. Для використання законсервованого інфекційного матеріалу після тривалого зберігання, його необхідно вивести із стану анабіозу за добу до використання. Пакети з листям виймають з холодильника і залишають при кімнатній температурі на 16-18 годин. Потім розміщують в термостаті на 2 години і витримують при температурі 31⁰C. Для свіжо-зібраних уредініоспор і уредініоспор, які тільки що пройшли сушку, прогрівання не потрібно. Листки зразків з інфекційним матеріалом із сортів пшениці, що були відібрані в полі, нарізають ножицями на дрібні шматочки розміром до 1-2 см і поміщають до невеликої колби. Заливають дистильованою водою з додаванням детергенту Твін 80 (1-2 краплі на 200 мл) і збовтують протягом 1-2 хвилин до отримання стійкої суспензії уредініоспор. При необхідності її розводять дистильованою водою, для отримання концентрації три-п'ять уредініоспор в полі зору малого збільшення мікроскопа.

Зараження сприйнятливого сорту можна проводити з відібраних в польових умовах зразках пшениці скальпелем. Для цього скальпелем знімають з лиска спори пустул і поміщають на часове (предметне) скло, на якому наносять дві-три краплини дистильованої води. Ретельно перемішують і отриману суспензію наносять скальпелем на рослини сприйнятливого сорту не пошкоджуючи поверхню листка. Після цього рослини злегка обприскують водою і горщики розміщують у вологій камері на 18-24 години при температурі не менше 16-20⁰C, оптимум 21-23⁰C. Волога камера для

горщиків з рослинами представляє собою металевий каркас обтягнутий декількома шарами марлі і покритий ковпаком із плівки (рис. 2).



Рис. 2. Волога камера для горщиків з інокульованими рослинами пшениці в теплиці

Марлю на каркасі зволожують водою. Горщики з інокульованими рослинами ставлять у піддон з водою і покривають зверху вологою камерою так, щоб нижня частина каркасу була занурена у воду. Наступного дня вологу камеру знімають, а рослини переносять в ізольовані бокси теплиці чи до кліматичної камери, в яких дотримуються умов зазначених у підпункті 1.1.

За необхідності можна інокулювати відрізки листків пшениці в чашках Петрі на розчині бензімідазолу. Для цього з рослин універсально сприйнятливого сорту Еритроспермум 15 зрізують перші листки і щільно розкладають в чашки Петрі на зволожений 0,004% водним розчином бензімідазолу шар вати. Верхні і нижні кінці листків фіксують смужками фільтрувального паперу, притискаючи до вати. Після інокуляції суспензіїю спор за допомогою пульверизатора в чашку вкладають етикетку з номером зразка та датою зараження і накривають кришкою із зволоженим у дистильованій воді папером всередині - створюють вологу камеру. Чашки з інокульованими відрізками листків пшениці повинні знаходитись при температурі 20-24⁰С добу. Після цього папір видаляють, чашку накривають прозорою чистою кришкою і поміщають до клімокамери з освітленням не

менше 8-10 тис. люкс і температурою 22-24⁰С (рис. 3, 4). При відсутності кліматичної камери чашки можна розташувати в добре освітленому приміщенні на розсіяному світлі, але з дотриманням інтенсивності і тривалості освітлення і температурного режиму.

Після зараження одного зразка і проведення однієї маніпуляції із зразком інфекційного матеріалу, або виділеним моноізолятом потрібно ретельно стерилізувати інструменти, руки та робоче місце ваткою, змоченою в етиловому спирті. Пульверизатор промивають після зараження кожного зразка дистильованою водою, потім дезінфікують етиловим спиртом і знову промивають дистильованою водою.

На четвертий-п'ятий день після інокуляції ретельно оглядають горщики чи чашки Петрі. На листках з'являються перші симптоми захворювання – хлоротичні плями в місцях майбутнього утворення уредініопустул. Симптоми хвороби зазвичай проявляються на 7-8-й день після інокуляції. Надалі проводять відбір листків, на яких є лише одна хлоротична пляма, залишаючи в горщиках від однієї до п'яти рослин. Кожну рослину з моноізолятом в горщику накривають ізоляційною скляною трубкою і також залишають в умовах теплиці до повного досягнення уредініоспор (рис. 5).

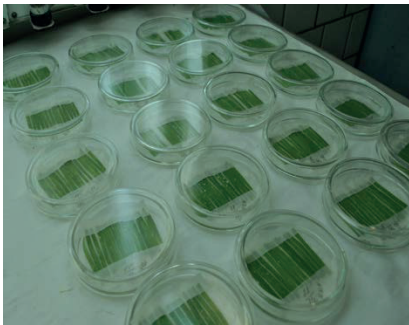


Рис. 3. Листки сприйнятливого сорту пшениці озимої Еритроспермум 15, після інокуляції в чашках Петрі.

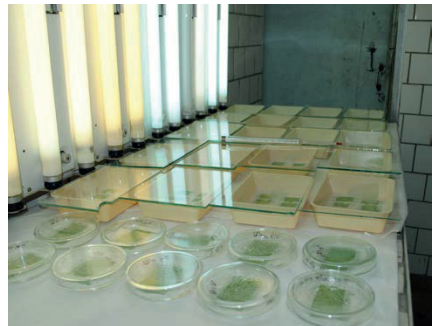


Рис. 4. Розташування інокульованих відрізків листків пшениці в чашках Петрі і в кюветах в кліматичній камері.



Рис. 5. Ізоляція монопустул скляними трубками на листках пшениці в горщиках.

В чашках Петрі також видаляють пінцетом листки з великою кількістю хлоротичних плям, залишаючи листки з окремими плямами. З одного зразка потрібно виділити 10-20 моноізолятів (моноізолят - це потомство однієї уредініоспори). До появи пустул в чашках Петрі залишають 14-15 листків з хлоротичними плямами з одного номера (варіанта дослід), а в горщиках до 7 рослин на випадок, якщо частина пустул не сформується чи виявиться занадто дрібними. Після цього чашки Петрі накривають кришками, а горщики з ізольованими моно пустулами залишають у піддонах до повного прояву і розкриття уредініопустул (достигання уредініоспор). Відбувається це на 8-10 добу після інокуляції. При цьому кожна пустула є окремим моноізолятом (рис. 6).

Коли уредініоспори достигнуть (пустули розкриються), проводять розмноження моноізолятів. Їх знову розмножують на сходах сприйнятливого сорту в умовах строгої ізоляції і дезінфекції. Для розмноження в чашках Петрі також повторюють всі вище наведені етапи.



Рис. 6. Розвиток уредініопустул на листках пшениці грецького сорту Pontos в чашці Петрі на розчині бензімідазолу.

Для розмноження в горщиках з ізолюваних листків знімають скляні трубки, обережно зрізають листок з пустою. Скальпелем знімають з пустоли спори на часове (предметне) скло з декількома краплями дистильованої води і перемішують. Наносять скальпелем суспензію на лиски рослин сприйнятливих сорту і знову обприскують рослини дистильованою водою. Заражені рослини у горщиках підписують і ставлять до вологої камери, яку через добу знімають. Заражені рослини переносять до боксу в теплиці де їх ізолюють в целофанові ізолятори ретельно прикриваючи рослини в горщику з усіх боків (рис. 7). Коли на рослинах сприйнятливих сорту "дозріють" всі уредініоспори, з горщиків обережно знімають целофанові ізолятори і збирають з рослин інфекційний матеріал. Збір проводять чи шляхом зтривування уредініоспор в пробірку, або зрізування уредініоспор на листках і розміщення їх в паперових пакетах, на яких зазначається номер зразка і дата збору. Якщо кількості розмножених уредініопустул було недостатньо для зараження тест-сортів, то проводять повторне розмноження (перезараження).



Рис. 7. Ізоляція рослин пшениці в горщиках, інокульованих з одного монопустульного ізоляту з використанням целофанових ізоляторів.

Інфекційний матеріал з розмноженого моноізоляту використовують для зараження сортів-диференціаторів. Якщо провести інокуляцію тест-сортів не можливо, інфекційний матеріал в пакетиках висушують при кімнатній температурі і зберігають в холодильній камері при температурі 2-6⁰С не більше трьох-чотирьох тижнів. Пізніше життєздатність уредініоспор різко падає.

1.4. Інокуляція проростків пшениці майже ізогенних ліній та сортів-диференціаторів

Для визначення складу популяції збудника бурої іржі пшениці необхідно, щоб його клони були маркеровані різними ознаками (фенами). Для облігатних паразитів, до яких відноситься *P. recondita*, найбільш доступною фенотиповою ознакою є вірулентність до спеціально відібраних тестерів.

Рослини пшениці вирощують в спеціальних горщиках на 100 мл, набитих піском, на гідропонії з використанням поживного розчину Кнопа. Для приготування маточного розчину на 1 л використовують:

100 г - азотнокислого кальцію;

25 г - фосфорного калію;

25 г – сірчанокислового магнеію;

12,5 г – хлористого калію;

0,1 г – хлорного заліза.

Для поливу рослин 100 мл маточного розчину розводять в 10 л води.

Рослини можна вирощувати у ґрунті універсального складу у горщиках з дренажем (тирса, керамзит, галька). Але за таких умов рослини в горщиках діаметром до 12 см можуть рости тільки до появи четвертого листка, надалі спостерігається пожовтіння і відмирання нижніх листків.

Для ідентифікації кожного виділеного моноізоляту гриба висівають лінії чи сорти з відомими генами стійкості. Інокуляцію рослин провадять в горщиках, за наведеними вище етапами. Суспензію спор роблять середньої концентрації – 10-20 уредініоспор в полі малого збільшення мікроскопу. За кожною кюветою закріплюється номер ізоляту на етикетці з датою інокуляції.

Для ідентифікації складу популяції збудника бурої іржі пшениці за фізіологічними расами використовують Міжнародний стандартний набір сортів-диференціаторів з восьми сортів, які містять певні шени стійкості – Malakoff, Karina, Brevit, Webster, Loros, Mediterranean, Hussar і Democrat. Для ідентифікації біотипів раси 77 використовують додатковий набір сортів-диференціаторів з шести сортів: Харківська 46, Мічурінка, Новомічурінка, Кавказ, Рубіж і Одеська ювілейна [19].

Рослини тест-сортів вирощують до 10-12 денного віку (до стадії добре розвинутого першого листка – появи другого). З листків знімають восковий шар. Перші листки зрізають і нарізають на відрізки довжиною 3-4 см. В кювети кладуть по 5 відрізків кожного сорту на вату, змочену 0,004% водним розчином бензімідазолу і фіксують відрізками фільтрувального паперу. Групи листків сортів нумерують у відповідному порядку, чи розташовують їх згідно порядку в Міжнародному стандартному наборі сортів-диференціаторів. Листки інокулюють суспензією спор з одного розмноженого ізоляту за допомогою пульверизатора.

Суспензію готують з розрахунку, щоб в полі зору малого збільшення мікроскопа було 8-10 уредініоспор. Після роботи з кожним зразком ретельно стерилізують етиловим спиртом руки, інструменти, прибори, посуд та робоче місце. Для кожної кювети створюють вологу камеру (накривають склом із зволеним фільтрувальним папером), яку через 18-20 годин знімають. Кювети переносять до кліматичної камери з температурою 22°C і освітленням не менше 5-6 тис. люкс, де їх витримують до повного прояву розвитку захворювання (рис.4).

1.5 Диференціація популяції гриба на фенотипи за ознакою вірулентності.

На 10-12 день після інокуляції, коли чітко проявлено розвиток захворювання (дозрілі, відкриті уредініопустули з розпиленими уредініоспорами) (рис. 8), оцінюють в балах типи реакцій сортів-диференціаторів на розчині бензимидазолу чи майже ізогенних ліній, вирощених на гідропонії, за шкалою Мейнса і Джексона [20] (табл. 1).

Результати спостережень за розвитком захворювання і реакцією ліній і сортів-диференціаторів заносять до робочого журналу.



Рис. 8. Ідентифікація фізіологічних рас 77 і 21 на стандартному наборі сортів-диференціаторів на розчині бензимидазолі (умови кліматичної камери)

Таблиця 1. – Шкала для оцінки типів реакції рослин зернових колосових культур, уражених збудником бурої іржі пшениці [20]

Тип реакції, бал	Класифікація реакції рослини-господаря	Симптоми ураження
0	Повністю імунний	Симптоми захворювання не проявляються
0;	Практично імунний	На листках відмічаються невеликі хлоротичні або некротичні плями
1	Дуже стійкий (високо-стійкий)	Уредініопустули мало-чисельні, дуже дрібні, оторочені некротичною тканиною. Фіксуються некротичні плями.
2	Помірно стійкий	Пустули невеликої кількості, дрібні або середнього розміру, розміщені на осередках зеленого листка, оточені хлоротичною (жовтуватою) тканиною. Некротичні плями зустрічаються досить рідко.
3	Помірно сприйнятливий	Пустули середнього розміру, великої кількості, некрози відсутні, але іноді, є слабкий хлороз у вигляді ореола навколо пустули
4	Дуже сприйнятливий	Пустули багато-чисельні, великі, деякі з'єднані разом, некрозів і хлорозів не спостерігається.
X	Гетерогенний	Ураження представлено різними типами і перехідними формами, розмір пустул дуже мінливий

Ідентифікацію фенотипів патогена здійснюють за міжнародною системою з використанням наборів майже ізогенних за генами стійкості ліній пшениці сорту Thatcher, які містять певні гени стійкості пшениці (табл. 2).

Більшість генів стійкості ідентифіковані в геномі м'якої пшениці. Проте ряд генів перенесені в м'яку пшеницю від диких її родичів і дикорослих злаків (див. таблицю 2).

Для диференціації клонів гриба за вірулентністю найбільш підходять лінії чи сорти з генами стійкості, прояв (експресія) яких мало залежить від температури. Тому роботу з диференціації клонів слід проводити при оптимальних температурах для розвитку збудника бурої іржі пшениці. Опис вірулентності кожного клону проводять за методикою Г. Грина [18].

Таблиця 2. – Перелік майже ізогенних за генами стійкості ліній пшениці сорту Thatcher, які використовуються для тестування вірулентності клонів і фізіологічних рас збудника *P. recondita f. sp. tritici* [21, 22]

Ген стійкості	Локалізація в хромосомах геному пшениці	Назва, номер лінії	Джерело гена стійкості	Ступінь прояву (експресії) гена за різних температурних умов
1	2	3	4	5
Lr1	5DL	Centenario/6*Thatcher, RL6003	Malakoff	Низька
Lr2a	2DS	Webster /6*Thatcher, RL6016	Webster	середня, більш ефективний за високих температур
Lr2b	2DS	Thatcher * 6/Carina, RL6019	Carina	Середня
Lr2c	2DS	Thatcher* 6/Loros, RL6025	Brevit	Середня
Lr3	6B	Thatcher* 6/Democrat, RL6002	Democrat	Низька
Lr3ka	6B	Thatcher* 6/ Klein Aniversario, RL6007	Klein Aniversario	Низька
Lr3bg	6B	Bage/6 * Thatcher, RL6042	Bage	Низька
Lr9	6BL	Thatcher * 6/Transfer, RL6010	<i>Aegilops umbellulata</i>	Низька
Lr10	1A	Thatcher * 6/Exchange, RL6004	Lee	Середня
Lr11	2A	Hussar	Hussar	більш ефективний при низьких температурах
Lr12*	4B	Exchange/6 * Thatcher, RL6011	Exchange	Низька
Lr13*	2BS	Manitou	Frontana	Висока
Lr14a	7BL	Selkirk/6 * Thatcher, RL6013	Hope	висока, більш ефективний при температурах нижче 20°C
Lr14b	7BL	Thatcher * 6/Maria Escobar, RL6006	Bowie	менш ефективний при підвищених температурах
Lr15	2DS	Thatcher* 6/Kenya W 1483, RL6052	Kenya 1-12 E-19-J	Низька
Lr16	4B	Thatcher* 6/Exchange, RL6005	Exchange	низька, більш ефективний при низьких температурах
Lr17	2AS	Klein Lucero/6 * Thatcher, RL6008	Klein Lucero	низька, більш ефективний при низьких температурах

1	2	3	4	5
Lr18	5BL	Thatcher * 7/ South Africa 43, RL6009	South Africa 43	висока, з підвищенням температури ефективність знижується
Lr19	7DL	Thatcher * 7/Agatha, RL6040	<i>Agropyron elongatum</i>	Низька
Lr20	7AL	Thew, W3201	Thew	ефективний при низьких температурах, при 30,5°C не ефективний
Lr21	1D	Thatcher * 6/RL5406, RL6043	<i>Triticum tauschii</i>	Низька
Lr22a*	2DS	Thatcher * 6/RL5404, RL6044	<i>T. tauschii</i>	Низька
Lr22b*	-	Thatcher	Thatcher	Низька
Lr23	2BS	Lee FL310/6 * Thatcher, RL6012	Gabo	висока, більш ефективний при температурі вище 20°C (від 25°C)
Lr24	3DL	Thatcher * 6/Agent, RL6064	<i>A. elongatum</i>	Середня
Lr25	4DS	Thatcher * 7/Transec, RL6084	<i>Rosen rye</i>	Низька
Lr26	1B (1BL/1RS)	Thatcher* 6/ST-1-25, RL6078	<i>Imperial rye</i>	Низька
Lr27+31	3BS	Gatcher	Gatcher	-
Lr28	4AL	CS 2D-2M 3/8(C77.1), RL6079	<i>T. speltoides</i>	Низька
Lr29	7DS	Thatcher * 6/CS-7AG-11, RL6080	<i>A. elongatum</i>	Низька
Lr30	4AL	Thatcher * 6/Terenzio, RL6049	Terenzio	більш ефективний при високих температурах
Lr32	3D	Tc (Lr32), RL5497	<i>T. tauschii</i>	Низька
Lr33	1BL	Thatcher * 6/RI58548, RL6057	RI58548	-
Lr34	7D	Thatcher* 6/PI58548, RL6058	RI58548	більш ефективний при низьких температурах (від 10°C)
Lr35*	2B	Thatcher * 6/RL5711	<i>T. speltoides</i>	-
Lr36	6BS	E84-018	<i>T. speltoides</i>	-
Lr37	2AS	Thatcher * 8/VPM1, RL6081	<i>A. ventricosa</i>	більш ефективний при низьких температурах (від 18°C)
Lr38	1DL, 2AL, 3DS, 5AS, 6DL	Thatcher * 6/T7, RL6097	<i>A. intermedium</i>	-

1	2	3	4	5
Lr39**	2DS	KS86WGRC02	<i>T. tauschii</i>	-
Lr40**	1D	KS89WGRS07	<i>T. tauschii</i>	-
Lr41**	2DS	KS90WGRC10	<i>T. tauschii</i>	-
Lr42	1D	KS91WGRC11	<i>T. tauschii</i>	-
Lr43**	1D	KS92WGRC16	<i>T. tauschii</i>	-
Lr43+24	-	TAM200	-	-
LrTm*	6A	KS92WGRC23	<i>T. monococcum</i>	-
LrB	-	Thatcher * 6/Carina, RL6051	Brevit	-

Примітки:

* - гени стійкості дорослих рослин (більшість дослідників не вивчають їх в фазу проростків).

** - Lr39=Lr41; Lr40=Lr21; ген Lr43 не ізольований, лінія містить гени Lr21 і Lr39.

Лінії (сорт) з типом реакції 0, 0;, 1, 2 за шкалою Мейнса і Джексона вважають стійкими до дії даного ізоляту, а гени, що входять в них ефективними. Лінії (сорт) з типом реакції 3 і 4 вважають сприйнятливими, а їх гени неефективними. За реакцією ліній (сортів) складають формулу вірулентності, де в знаменнику вказують ефективні гени господаря, а в чисельнику неефективні. Іноді для стислості записують тільки неефективні гени.

1.6. Диференціація популяції гриба за фізіологічними расами

Після визначення типів реакції ізолятів гриба на сортах-диференціаторах їх розділяють на три групи: R – стійкі (бали 0-2); S – сприйнятливі (бали 3 і 4); I – проміжні (бал X). Рослини з типом реакції X найчастіше відносять до категорії сприйнятливих.

За отриманими результатами визначають фізіологічні раси патогена за Міжнародним ключем визначення рас [23]. Біоти́пи раси 77 визначають за Регіональним реєстром визначення біотипів раси 77. За час вивчення расового складу в Інституті захисту рослин НААНУ (ІЗР) в лабораторії імунітету сільськогосподарських культур до хвороб було визначено нові так

звані “іксові” раси, які не входили до Міжнародного ключа визначення рас (роботи проводились в 70–80-х рр. минулого століття) (табл. 3). Серед них в місцевій популяції патогена закріпилась раса Х-4, яка домінує досить тривалий період часу.

Таблиця 3. – Перелік нових “іксових” рас, виявлених в популяції збудника бурої іржі пшениці в 70-х-80-х роках минулого століття в зоні Північного (сучасного Правобережного) Лісостепу України в лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб (ІЗР)

Номер раси	Реакція на міжнародному наборі сортів-диференціаторів							
	Malakoff	Carina	Brevit	Webster	Loros	Mediterranean	Hussar	Democrat
1	2	3	4	5	6	7	8	9
X-1	S ¹	S	S	S	S	R ²	R	R
X-2	S	R	S	R	R	S	R	S
X-3	R	R	R	S	S	S	S	S
X-4	S	R	S	R	R	S	S	S
X-5	S	S	S	R	R	S	S	S
X-6	R	R	S	S	R	S	S	S
X-7	S	R	R	S	R	S	S	S
X-8	R	R	S	R	R	S	R	R
X-9	S	S	R	R	R	S	R	S
X-10	S	R	S	S	R	S	S	S
X-11	S	S	R	S	S	R	S	S
X-12	S	S	S	R	R	R	S	S
1	2	3	4	5	6	7	8	9
X-13	S	S	S	S	R	S	S	R
X-14	S	S	R	R	R	S	S	S
X-15	S	R	R	R	S	S	S	R
X-16	R	R	S	R	S	S	S	R
X-17	R	S	R	R	S	S	S	S
X-18	R	S	R	R	S	S	S	S
X-19	S	R	S	R	R	R	R	S

Примітки:

¹ - S - сприйнятливий тип реакції;

² - R - стійкий тип реакції

1.7. Відбір і розмноження інфекційного матеріалу для створення штучних інфекційних фонів

Як зазначалось вище, якщо в місці проведення досліджень розвиток збудника відмічаються в поодинокі роки – створюють штучні інфекційні фони. Для створення штучного інфекційного фону, використання якого б дало можливість отримати достовірні результати, необхідним є виконання деяких обов'язкових моментів. Відбір рас і біотипів з певними властивостями вірулентності проводиться на основі інформації щодо расового складу популяції патогена в даному регіоні, де проводять дослідження. Увага звертається на частоти присутності рас, біотипів з різними фенотипами вірулентності. Штучна популяція патогена, яка буде використовуватися для інокуляції в умовах поля (або лабораторних умовах при вивченні ювенільної стійкості) повинна містити раси і біотиби, які є типовими для даного регіону. Раси повинні мати різний рівень вірулентності і агресивності. До її складу повинні входити патотипи найбільш вірулентні і агресивні до більшості сортів і ліній, що вирощуються в даній місцевості. Інфекційний матеріал збирають з виробничих посівів, або з посівів колекційних розсадників, де представлено широкий спектр генотипів рослини-господаря. Ідентифікацію його і напрацювання необхідної кількості для створення штучної популяції проводять як описано в розділі 1 в умовах теплиці (рис. 8) і кліматичної камери.

Ділянку, де буде створюватись штучний інфекційний фон, у вечірній час (перед заходом сонця) рясно поливають. Інокулюм наносити можна двома способами. Перший, це розпилювати сухі уредініоспори з невеликим додаванням тальку (співвідношення 1:100) для рівномірності розпилю. Концентрація уредініоспор 20 мг/м². Другий спосіб, це обприскувати водною суспензією спор. Концентрація спор у розчині повинна бути 70-100 мг на 1 л води з додаванням Твін-80 або агар-агару (0,1%). Суспензію розпилюють за допомогою обприскувача з дрібним розпилом. Витрата суспензії 60 мл/м². Після інокуляції рослини вкривають плівкою, а краї її прикопують чи

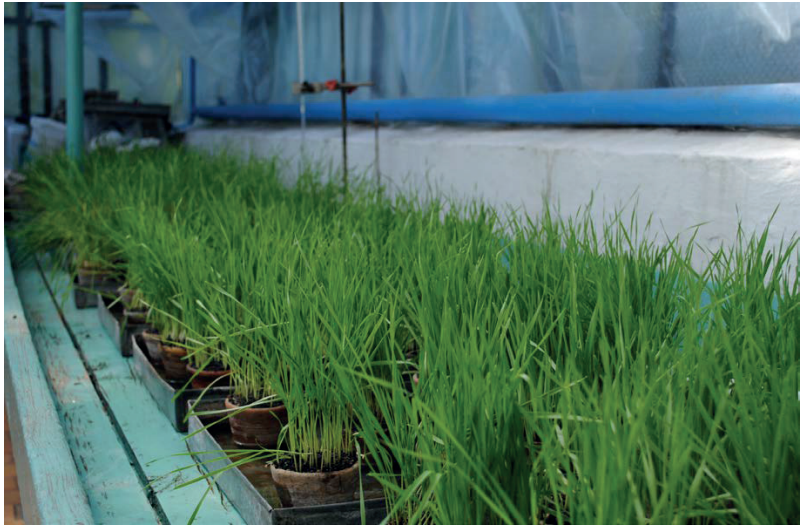


Рис. 8. Розмноження уредініоспорового матеріалу збудника бурої іржі пшениці в умовах теплиці на вазонах з рослинами пшениці універсально сприйнятливого сорту Еритроспермум 15.

притискають до землі. Через 8-12 годин плівку знімають. Якщо створити штучний інфекційний фон треба на великій площі, інокуляцію рослин на ділянках проводять ввечері перед вечірньою рососою, збільшуючи кількість прилипача, без зволоження ґрунту.

Обліки типів реакції провадять на 15 добу після інокуляції за шкалою Мейнса і Джексона (таблиця 1), а ступінь ураження визначають за шкалою Страхова Т.Д. [24].

2. Визначення ефективності генів стійкості пшениці

Ефективність відомих генів стійкості вивчають щодо найбільш поширених і потенційно небезпечних рас і біотипів в місцевій популяції збудника бурої іржі. Для цього використовують набір майже ізогенних за генами стійкості ліній пшениці сорту Thatcher. На даний момент відомо

більше 70 генів стійкості і місце їх локалізації в геномі пшениці [22]. Більша частина з них входить до вище названого набору майже ізогенних ліній пшениці і широко використовується в дослідженнях (табл.2).

Для визначення ефективності генів в фазу проростків (визначення ювенільної стійкості) рослини майже ізогенні лінії висівають в теплиці (лабораторії) і вирощують до появи другого листка (див. підрозділ 1.4) та інокують окремою расою чи біотипом, або сумішшю рас, яка є типовою для окремого регіону. Рослини можна висівати у горщиках, ящиках чи проводити дослідження на ізольованих листках в чашках Петрі або кюветах на водному розчині бензімідазолу (див. підрозділ 1.4).

Для визначення ефективності генів дорослих рослин ізогенні лінії висівають в полі (на дослідній ділянці). За умов постійної присутності збудника бурої іржі в місцевому агроценозі обліки стійкості проводять до природної популяції патогена. Якщо захворювання проявляється не кожен рік, необхідно створювати штучний інфекційний фон. Для цього використовують інфекційний матеріал, зібраний з виробничих посівів чи колекційних розсадників, які знаходяться в зоні проведення досліджень. В залежності від цілей досліджень обліки можна проводити декілька разів з моменту прояву захворювання до максимального його розвитку чи тільки при максимальному розвитку, який, за звичай, настає в фазу молочно-воскової стиглості рослини-господаря. Для оцінки стійкості використовують Інтегровану шкалу оцінок стійкості зернових колосових культур до *Puccinia recondita* [25] (табл. 4). За реакцією ізогенних ліній роблять висновок про ефективність відповідних генів стійкості.

За період 2005-2013 рр. нами вивчалась ефективність генів стійкості пшениці до дії місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці на дослідній ділянці Інституту захисту рослин НААН в зоні Правобережного Лісостепу України. Оцінку стійкості проводили під час максимального розвитку захворювання в фазу молочно-воскової стиглості, використовуючи

Таблиця 4. - Інтегрована шкала оцінок стійкості зернових колосових культур до *Puccinia recondita* [25]

Бал	Характер прояву хвороби	Ступінь стійкості, сприйнятливості
9	Ознаки хвороби відсутні	Дуже висока і висока стійкість
8	На листках поодинокі хлорозні та некротичні плями, можливо з дуже дрібними уредініопустулами, інтенсивністю до 5%	
7	Дрібні і середні уредініопустули можливо в хлоротичних і некротичних плямах, інтенсивністю до 10%	Стійкість
6	Дрібні і середні уредініопустули можливо в хлоротичних і некротичних плямах, інтенсивністю до 15%	
5	Інтенсивність уредініопустул до 25%, можливо з слабкими хлорозами і некрозами	Слабка сприйнятливість
4	Середні або великі уредініопустули інтенсивністю до 40%, можливо з слабким хлорозом	Сприйнятливість
3	Середні або великі уредініопустули інтенсивністю до 65%, можливо з слабким хлорозом	
2	Великі уредініопустули, що зливаються, інтенсивністю до 90%	Висока і дуже висока сприйнятливість
1	Великі уредініопустули, що зливаються, інтенсивністю до 100%	

Інтегровану шкалу оцінок стійкості зернових колосових культур до *P. recondita*. Результати такої оцінки наведені в таблиці 5.

В 2005, 2007, 2010, 2012 і 2013 роках відмічено епіфітотійний розвиток захворювання на буру іржу пшениці. Особливим випробовуванням "на міцність" ефективності генів стійкості пшениці стали епіфітотії 2012 і 2013 років. Останніми роками ми фіксуємо збільшення частоти епіфітотій в зоні Правобережного Лісостепу України, що підтверджується і в інших зонах вирощування пшениці [26]. Наприклад, якщо в 1980-х роках в Російській Федерації епіфітотії були 3-4 роки з десяти, то з 2000 по 2012 роки епіфітотії бурої іржі відбулись 7 раз, при цьому втрати врожаю сягали 40% [27]. На території Північного Казахстану бура іржа поширена і наносить шкоди

Таблиця 5. – Ефективність генів стійкості пшениці до дії природної популяції збудника бурї іржі в зоні Правобережного Лісостепу України

Ген стійкості	Оцінка стійкості в роки досліджень, бали								
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Thatcher (Lr22b)	3-2	3-2	3-2	2	3-2	3-2	4-3	5-4	5-4
Lr1	5-4	3-2	3-2	3-2	3	5-4	4-3	4-3	5-4
Lr2a	3	3-2	2-1	4-3	4-3	3	5-4	4-3	5-4
Lr2b	5-4	2	2-1	3-2	5-4	5-4	3-4	4-3	5-4
Lr2c	3-2	3-4	2	2-1	5	3-2	3	3-2	5-4
Lr3	2	4-3	2-1	1-2	3-2	2	4-3	3-2	5-4
Lr3ka	4	2	2	1-2	3-2	4	3-2	3-2	5-4
Lr3bg	4	4-5	3	4-3	4-3	4	4	3	4-5
Lr9	8*	9*	8*	9*	9*	8*	9*	9-8*	8*
Lr10	2	5-4	3	3-2	5-6*	2	3-2	4-3	5
Lr11	2	3-2	2	2	5	2	4-3	4-3	5
Lr12	2	6*	4	5-4	7*	2	8-7*	4-3	5
Lr13	3	6*	4	5-4	7*	3	5-4	5-4	4
Lr14a	2	5-4	4	3	4-3	2	4-3	3-2	4
Lr14b	2-1	5	3-2	3-4	5	2-1	4-3	3-2	5
Lr15	2-1	4-3	2-1	3-2	7*	2-1	7-6*	3-2	5
Lr16	3	3-2	3-2	4-3	5-6*	3	3	3-2	5
Lr17	7-8*	7*	5	7-6*	8*	7-8*	7*	6*-5	4-3
Lr18	8*	8*	6*	7-6*	7-8*	8*	8-7*	6*	6*
Lr19	9*	8*	9*	9*	8*	9*	9*	7-8*	8*
Lr20	3	4-3	2-3	6*-5	6*	3	5	3-2	4
Lr21	7*	6*	6*	7*	7*	7*	7-6*	5-4	4-3
Lr22a	7*	7*	6*	7*	7*	7*	6-7*	3-4	5-4
Lr23	9*	8*	8*	7*	7-8*	9*	7*	8*	7-6*
Lr24	9*	9*	8*	9*	7-8*	9*	9*	8*	7-8*
Lr25	9-8*	9*	9*	9*	9-8*	9-8*	9-8*	8-9*	8*
Lr26	4	3	4-3	5-4	7*	4	4-3	4-5	5
Lr27+31	8*	8*	6*	9*	8-9*	8*	9*	8*	8-9*
Lr28	8-9*	8-9*	9*	9*	9*	8-9*	9*	8*	8-9*
Lr29	9*	7*	6*	9*	9*	9*	9*	5	6*
Lr30	3	3-2	3-2	5	5-4	3	5-4	4	5-4
Lr32	8*	6-7*	6-7*	4-3	4-5	8*	5	4-5	4
Lr33	3	4	3-2	5-4	7*	3	5-4	4	5
Lr34	7-6*	4-3	4-3	9*	9-8*	7-6*	7-6*	4-3	5
Lr35	8*	8*	6*	9*	8*	8*	6*	6*	6*

Lr36	8-9*	8-7*	8*	9*	8-9*	8-9*	9*	5	6*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Lr37	3-2	3-2	5-4	2-1	3-2	2-3	4-3	4	5
Lr39	_*	-	-	7*	9-8*	7-8*	8*	9*	6*
Lr40	-	-	-	7*	8*	7*	9*	9*	7*
Lr41	-	8*	9*	8*	8*	8*	8*	9*	8*
Lr42	-	9*	9*	9*	8*	9-8*	9*	9*	7*
Lr43	-	5-4	9*	5-4	9*	5	8-9*	9*	8-9*
Lr43+24	-	8*	8*	7*	8*	7*	8*	8-9*	8*
LrTm	-	9*	9*	7-6*	7-8*	7*	9*	9*	8-9*
LrB	-	3-2	3-2	2	2-1	3-2	3-2	3-2	5-4

Примітки:

* - помічено найвищі бали стійкості: 9-дуже висока стійкість; 8 – висока стійкість; 7, 6 – стійкість;

** - лінії було отримано і залучено до роботи з 2006 чи 2007 років

більше, ніж інші види іржастих хвороб і проявляється майже кожен рік. так. якщо в 1965-1990 рр. епіфітотії виникали 4 рази, то в 1991-2007 рр. – повторювались 7 раз з поширенням на площі до 4-5 млн. га [27].

За результатами оцінки можна визначити ефективні гени стійкості пшениці до дії місцевої популяції збудника бурої іржі та поділити їх за рівнем експресії на групи:

- 1) гени стійкості здатні обумовити дуже високий рівень стійкості до всіх місцевих рас збудника бурої іржі (бал 9 - ознаки хвороби відсутні; бал 8 – поодинокі некротичні плями) – Lr9, Lr19, Lr25, Lr28, Lr41;
- 2) гени, що обумовлюють високий рівень стійкості до багатьох рас збудника бурої іржі (бали 9, 8, а в окремі роки 7-8 – дрібні уредініопустули з інтенсивністю до 10%) – Lr23, Lr24, Lr40, Lr43+24;
- 3) гени, що обумовлюють стійкість (рослини незначно уражуються патогеном – бали 8, 7 і 6 – дрібні і середні уредініопустули інтенсивністю до 15%) – Lr18, Lr27+31, Lr35, Lr39, Lr42, LrTm;

- 4) гени, стійкості рівень експресії яких визначається як лабільний – Lr12, Lr13, Lr20, Lr29, Lr34, Lr36, Lr43.

Остання група генів стійкості має мінливий характер і залежить від рівня інфекційного навантаження і рівня вірулентності популяції патогена в цілому.

Ген стійкості Lr17 втратив ефективність з 7-8 балів до 5 балів під час епіфітотії 2007 р., відновив її в наступні роки і при епіфітотії 2012 р. знову знизив показники стійкості до 6-5 балів, але під час повторної епіфітотії 2013 р. втратив стійкість (бали 4-3). Гені стійкості Lr21 і Lr22a витримали епіфітотії 2005, 2007 та 2010 років, але під час епіфітотій 2012 і 2013 рр. втратили стійкість. Отже, ці гени не можуть витримувати тривалий епіфітотійний тиск.

Ген стійкості Lr32 витримавши епіфітотійний тиск в 2007 р. в наступні 2008-2009 рр. втратив ефективність до слабкої сприйнятливості – сприйнятливості (бали 5-4-3). Проявив стійкість під час епіфітотії 2010 р. і в наступні роки вже не відновив її. Тобто цей ген не може забезпечити ефективну стабільну стійкість до дії місцевої популяції збудника бурої іржі навіть в роки з не епіфітотійним рівнем розвитку хвороби.

За останнє десятиріччя втратили можливість стабільно забезпечити стійкість гени Lr12 і Lr13 [16, 29, 30]. Неефективними до дії всіх рас популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України є гени Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr22b, Lr26, Lr30, Lr32, Lr33, Lr37, LrB.

3. Генетична структура та мінливість популяції збудника бурої іржі пшениці

3.1. Визначення складу популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України

За період 2005-2013 рр. на дослідній ділянці ІЗР висівали серію майже ізогенних за генами стійкості ліній сорту Thatcher. В період максимального розвитку захворювання проводили обліки стійкості і відбір інфекційного матеріалу за методикою описаною в підрозділі 1.2. Виділення монопустульних ізолятів і їх розмноження проводяться за методиками, наведеними в підрозділі 1.3. Визначення фізіологічних рас місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці проводять згідно методики, описаної в підрозділах 1.4 і 1.6, на ізольованих листках сортів-диференціаторів в кюветах на водному розчині бензімідазолу. З кожної ізогенної лінії виділяють не менше 10 моноізолятів.

В кожен рік досліджень визначено різну кількість рас патогена. Для місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці типовими є раси наведені в таблиці 6.

За роки досліджень відмічено різний рівень природного інфекційного фону. Так, в 2005 р. спостерігався епіфітотійний розвиток захворювання, в 2006 р. зафіксовано високий інфекційний рівень розвитку патогена, в 2007 р. знову виникла епіфітотія збудника бурої іржі пшениці, а в 2008 і в 2009 рр. інфекційний фон мав високий та середній ступінь розвитку, відповідно. Саме в роки епіфітотій в місцевій популяції виявлено найбільшу кількість рас (2005 р. – 40 рас, 2007 р. – 43 раси, 2010 р. – 33 раси, 2012 р. – 28 рас, 2013 р. – 26 рас). В роки з середнім інфекційним рівнем виявлено рас меншої кількості. Проте, в роки подвійної епіфітотії (2012-2013 рр.) їх кількість дорівнювала кількості рас в роки з високим інфекційним рівнем. Можливо, що в 2013 р. відбулась стабілізація расового складу, на що мали вплив як погодні умови, так і сорти пшениці.

Вивчення расового складу популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України проводимо з кінця 90-х років минулого століття [16]. За цей час було виявлено нові раси (табл. 7), які не входили до Міжнародного ключа визначення рас і доповнюють перелік таких рас, виявлених в 70-80-х роках минулого століття в ІЗР (табл. 3). Встановлено відповідність типів реакцій деяких нових "іксових" рас на сортах-диференціаторах, виявлених на території Правобережного Лісостепу України

Таблиця 6. – Специалізація рас *P. rescandita* f. *sp. tritici* на ізогенних лініях в зоні Правобережного Лісостепу України

Ізогенна лінія з відповідним геном стійкості	Склад виявлених рас збудника бурії іржі за роки									
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Thatcher (Lr22b)	6, 52, X-4, X-7, X-10	6, 149, X-4, X-10	1, 6, 52, 149, 176, X-4, X-10	6, 77, 149, X-4	6, 77, 149, X-4, X-10	6, 77, 149, X-4, X-10	6, 77, 149, X-4	6, 77, 130, 149, X-4, X-10	77, 130, 149, X-4	
Lr1	6, 28, 61, 77, 144, 149	6, 61, 77, 144, 149	6, 21, 77, 149, X-4, X-68	6, 21, 77, 144, 149, X-4	6, 28, 61, 77, 144, 149, X-4	6, 28, 61, 77, 144, 149, X-4	6, 77, 144, 149, X-4	6, 77, 144, 149, X-4, X-10, X-71	6, 21, 77, 144, 149	
Lr2a	77, 149, 150, 192	77, 149, 192, X-57	77, 130, 149, X-28, <u>X-71</u> *	77, 130, 149, 192, X-57	1, 77, 130, 149, 192, X-28, X-57	1, 77, 130, 149, 192, X-28, X-57	1, 6, 77, 130, 149, X-4	77, 130, 149, X-4, X-57, X-71	77, 130, 192, X-4, X-10	
Lr2b	6, 8, 21, 77, 149, X-4	6, 77, 149, X-4, X-10	6, 77, 144, 149, 192, X-4, X-69	6, 77, 144, 149, X-4	6, 21, 144, 149, X-4, X-10	6, 21, 144, 149, X-4, X-10	6, 77, 149, X-4, X-10	1, 6, 21, 77, 149, X-4, X-10	6, 21, 77, 149, X-4, X-10	
Lr2c	6, 61, 77, 149	6, 61, 77, 144, 149	6, 61, 77, 144, 149, X-4	6, 61, 77, 144, 149, X-4	6, 61, 144, 149, X-4	6, 61, 144, 149, X-4	6, 77, 149, X-4	6, 61, 77, 149, X-4	6, 77, 130, 144, 149, X-4	
Lr3	6, 120, 149, 173, X-4, X-69	6, 61, 149, X-4, <u>X-69</u>	21, 61, 92, 130, 144, X-14, X-57, <u>X-72</u>	6, 61, 149, X-4, X-14, X-57	6, 61, 130, 149, X-4, X-57, X-71	6, 61, 130, 149, X-4, X-57, X-71	6, 130, 149, X-4, X-57, X-71	1, 6, X-4, X-57, X-71	6, 149, X-55, X-57, X-71	
Lr3ka	6, 77, 149, 167, X-10	6, 61, 77, 149, X-6, X-10	6, 61, 77, 126, 149, X-6, X-10	6, 149, X-4, X-10, X-64	6, 61, 149, 167, X-4, X-6, X-10	6, 61, 149, 167, X-4, X-6, X-10	6, 130, 149, X-4, X-10	1, 6, 77, 130, 149, X-4, X-10	6, 130, 149, X-4, X-10	
Lr3bg	1, 6, 77, 157, X-16, X-57	6, 77, 149, X-4, X-57	1, 6, 52, 77, 149, X-4, X-57	6, 52, 149, X-4, X-57	1, 6, 52, 77, 149, X-4, X-57	1, 6, 52, 77, 149, X-4, X-57	6, 77, 149, X-4, X-57	6, 77, 149, X-4, X-57	6, 77, 149, X-4, X-57	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	

Lr9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr10	1, 58, 77, 130, 149, 167	1, 6, 61, 77, 149, 167, 192, X-4	6, 61, 77, 130, 167, 192, X-35	6, 61, 149, 167, X-4	6, 61, 77, 149, 167, X-4	6, 61, 77, 149, 167, X-4	6, 61, 77, 149, 167, X-4	6, 77, 130, 167, X-4	6, 77, 149, X-4	-
Lr11	1, 6, 149, 157, 176, X-10, X-68, X-69, X-70	1, 6, 149, 156, 157, X-10, X-69	6, 77, 149, 157, X-10, X-13	6, 105, 149, 157, X-4, X-10, X-69	1, 6, 149, 176, X-4, X-10, X-69, X-71	1, 6, 149, 176, X-4, X-10, X-69, X-71	6, 77, 149, X-4, X-69, X-71	6, 77, 149, X-4, X-71	6, 21, 77, 149, X-4, X-5, X-71	-
Lr12	6, 77, X-4	6, 77, X-4	6, 77, X-4, X-7, X-16	6, 149, 167, X-4	-**	6, 77, X-4, X-6, X-10, X-28	6, 77, 149, X-4, X-10	6, 77, 149, X-4, X-10	6, 77, 149, 167, X-4, X-10	-
Lr13	1, 50, 144, 157, X-5, X-6, X-38, X-68	1, 6, 62, 144, 157, X-4, X-6, X-38, X-68	6, 77, 123, 130, 144, 149, 184, X-10, X-73	6, 62, 77, 149, X-4, X-10	-	6, 62, 144, 149, 157, X-4, X-10, X-68	6, 144, 149, X-4, X-68	6, 130, 144, 149, X-68, X-71	6, 28, 149, X-4, X-68, X-71	-
Lr14a	1, 6, 61, 149, 149, X-4, X-6	6, 61, 149, 192, X-4, X-6	6, 77, 149, X-7, X-10	6, 61, 149, 157, X-4, X-10	6, 61, 149, X-4, X-10	6, 61, 149, X-4, X-10	6, 149, X-4, X-10	6, 61, 77, 143, 149, 153, X-4, X-10	6, 61, 149, X-4, X-10	-
Lr14b	6, 62, 77, 141, 144, 149, X-4	6, 62, 77, 144, 149, X-4	6, 21, 62, 77, 92, 149, X-4	6, 61, 62, 144, 149, X-4	6, 21, 61, 62, 77, 144, 149, X-4	6, 21, 61, 62, 77, 144, 149, X-4	6, 21, 77, 149, X-4	6, 21, 77, 144, 149, X-4	6, 77, 62, 149, X-4	-
Lr15	6, 77, 144, 149, 167, X-6	6, 77, 92, 123, 192, X-34, X-38	6, 8, 61, 144, 149, 167	6, 8, 61, 149, 167	-	6, 8, 61, 144, 149, X-144, 149, X-34	6, 61, 77, 144, 149, X-34	6, 61, 77, 144, 149, X-34	6, 61, 144, 149, X-34	-
Lr16	1, 6, 77, 123, 192, X-34	6, 77, 92, 123, 192, X-34, X-38	6, 77, 92, 123, 149, X-34	6, 77, 123, 149	6, 61, 62, 92, 123, 149, X-34	6, 61, 62, 92, 123, 149, X-34	6, 21, 62, 149, X-4, X-28	61, 77, 123, 149, X-4, X-34	6, 61, 77, 123, 149	-
Lr17	-	-	6, 21, 62, X-7, X-10, X-74	6, 21, 62, X-4, X-10	-	-	-	21, 62, 77, 129, X-4, X-10, X-28	6, 21, 62, 77, X-4, X-10, X-28	-
Lr18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	-

Lr19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr20	2, 6, 77, 123, 149	2, 6, 77, 123, 149, X-35	2, 6, 52, 123, 144, X-10	6, 52, 144, 149, x-10	6, 52, 144, 149, X-10	6, 52, 144, 149, X-10	6, 52, 77, 123, 149, X-10, X-35	6, 77, 123, 149, X-10, X-35	6, 77, 123, 149, X-10, X-35	6, 77, 123, 149, X-10	-
Lr21	-	-	6, 144, 149, X-5, X-41	-	-	-	6, 144, 149, X-4	6, 77, 144, 149, X-4	6, 77, 144, 149, X-4	6, 144, 149, X-4	6, 144, 149, X-4
Lr22a	-	-	21, 77, 144	-	1, 6, 21, 77, 144, 204	1, 6, 21, 77, 144, 204	6, 21, 77, 144	6, 21, 77, 144	6, 21, 77, 144	6, 21, 77, 144	6, 21, 77, 144
Lr23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr26	1, 53, 123, 161, 192, X-4, X-8	1, 92, 161, 192, X-4, X-37	6, 21, 58, 77, 149, 192, X-57	6, 21, 77, 149, X-4, X-57	-	6, 53, 123, 149, 161, X-4, X-8, X-57	6, 77, 123, 149, X-4, X-57	6, 57, 77, 123, 149, X-4, X-57, X-74	6, 57, 77, 123, 149, X-4, X-57, X-74	6, 77, 123, 149, X-57, X-74	6, 77, 123, 149, X-57, X-74
Lr27+3 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr29	-	-	6, 77, 144, 149, 192, X-4	-	-	-	-	6, 21, 77, 144	6, 21, 77, 144	-	-
Lr30	77, 149, 163, X-4	6, 77, 149, 163, X-4, X-10, X-37	6, 77, 149, 163, 167, X-4, X-10	6, 149, 163, X-4, X-10	6, 149, 163, 167, X-4, X-10	6, 149, 163, 167, X-4, X-10	6, 77, x-4, X-10	6, 77, 149, 167, X-4, X-10	6, 77, 149, 167, X-4, X-10	6, 149, X-4, X-10	6, 149, X-4, X-10
Lr32	-	-	-	-	21, 52, 130, X-10	21, 52, 130, X-10	21, 77, 130, X-10	21, 77, 130, 149, 167, X-10	21, 77, 130, 149, 167, X-10	21, 77, 130, X-10	21, 77, 130, X-10
Lr33	1, 6, 52, 61, 176, X-4	1, 6, 61, 176, X-4, X-37	6, 52, 61, 130, X-4	6, 61, 130, X-4	-	6, 52, 61, 130, 176, X-4, X-37	6, 61, 130, 149, X-4, X-71	6, 61, 77, 149, X-3, X-4, X-71, <u>X-75</u>	6, 61, 77, 149, X-3, X-4, X-71, <u>X-75</u>	6, 149, X-3, X-71, X-75	6, 149, X-3, X-71, X-75
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		

Lr34	-	-	6, 52, 61, 130, X-4	-	-	-	6, 52, 61, 130, 176, X- 4, X-37	6, 61, 130, 149, X-4, X-71	6, 61, 130, 149, X-4	6, 130, 149, X-4
Lr35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr37	77, 123, 149, 192	77, 92, 123, 149, 192	77, 92, 123, 130, 149	77, 123, 130, 149, 192	123, 130, 149, 192	123, 130, 149, 192	6, 77, 123, 130, 144, 149, X-55	6, 77, 123, 130, 144, 149, X-55	21, 77, 130, 149, X-14, X-69, X-75	21, 77, 123, 130, 142, 144, X-75
Lr39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lr43+24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LrTm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LrV	-	-	-	-	-	-	6, 61, 77, 123, 149, X- 4, X-10, X- 34	6, 61, 77, 149, X-4, X-10, X-34	6, 21, 77, 149, X-4, X-10	6, 21, 77, 130, 149
Загальна кількість виявлених рас	40 рас	29 рас	43 раси	22 раси	26 рас	33 раси	21 раса	28 рас	26 рас	26 рас

Примітки:

1. ** - жирним шрифтом позначено раси, які були вперше виділені у відповідний рік досліджень;
2. * - лінія виявилася стійкою, або інфекційного матеріалу було недостатньо для проведення ідентифікації чи життєздатність його була досить низькою;
3. Кольором позначено роки розвитку епіфітотії

Таблиця 7. - Типи реакцій фізіологічних рас збудника бурі іржі на Міжнародному наборі сортів-диференціаторів, вперше виявлених в зоні Правобережного Лісостепу України в 1996 – 2012 рр.

Рік виявлен	Номер раси	Реакція на міжнародному наборі сортів-диференціаторів							
		Malakoff	Carina	Brevit	Webster	Loros	Mediterranean	Hussar	Democrat
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1996	X-20	S ¹	S	S	R ²	R	S	S	R
	X-21	S	S	S	S	I	S	S	S
	X-22 ³ (Д-23)	R	S	R	S	R	S	S	S
1997	X-23	S	R	S	R	R	R	S	R
	X-24	S	R	R	R	R	R	S	S
	X-25	S	R	R	R	R	S	S	R
	X-26	R	R	R	S	R	R	S	R
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	X-27	R	S	R	S	R	R	R	R
	X-28(Д-18)	R	S	R	S	S	S	S	S
	X-29	S	R	S	R	R	R	R	R
	X-30	R	S	S	R	R	R	R	S
	X-31	R	S	R	R	R	S	R	R
	X-2(Д-8)	R	S	R	R	R	R	R	R
	X-33	R	R	S	S	R	R	R	R
	X-34	R	R	S	S	S	R	S	S
1998	X-35(Д-3)	R	R	S	S	R	S	R	R
	X-36(Д-13)	S	S	S	S	R	R	R	R
	X-37	R	R	R	R	R	S	S	R
	X-38(О-1)	S	R	S	S	R	S	R	R
	X-39	R	S	S	S	R	R	S	S
	X-40	S	S	R	R	R	R	S	R
	X-41	S	R	R	R	R	S	R	R
	X-42	R	S	R	S	S	S	R	R
	X-43	S	S	S	R	R	S	R	R
	X-44	S	R	S	S	R	S	R	S
	X-45	S	S	R	S	R	S	S	S
	X-46	S	S	R	R	S	R	R	S
1999	X-47	S	S	R	R	S	S	S	R
	X-48	S	R	R	S	S	R	R	S
	X-49	R	S	R	R	S	R	R	S
	X-50	R	S	R	S	R	S	R	R
	X-51	R	R	R	S	R	S	R	R
	X-52	R	S	R	R	R	S	S	R
	X-53	R	R	S	R	S	R	R	S

	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	X-54	R	R	R	R	S	R	S	S
	X-55	S	R	S	R	S	R	S	S
	X-56	S	S	S	R	S	R	S	S
	X-57	S	R	S	R	S	S	S	R
	X-58	S	S	S	R	S	S	R	S
2000	X-59	R	S	R	R	R	R	S	R
	X-60	R	S	S	R	S	S	S	R
	X-61	R	S	R	S	S	S	S	R
2001	X-62	S	S	R	S	R	S	R	R
	X-63	S	S	R	R	R	R	R	R
2002	X-64	S	R	S	R	S	S	R	R
	X-65	R	R	S	S	R	S	R	S
2003	X-66	S	R	S	R	R	S	R	R
	X-67	R	S	R	R	S	R	S	S
	X-68	S	R	S	S	S	S	R	S
2005	X-69	S	R	S	S	S	S	S	R
	X-70	R	R	S	S	S	S	S	R
2007	X-71	S	S	R	R	S	S	S	S
	X-72	S	R	R	S	R	R	S	S
	X-73	S	R	R	R	S	R	S	S
	X-74	R	R	R	S	R	S	S	S
2012	X-75	R	R	S	S	R	R	S	S

Примітки:

¹ - S - сприйнятливий тип реакції;

² - R - стійкий тип реакції;

3- Д-3, Д-8, Д-13, Д-18, Д-23 – раси, що були занесені з Північного Кавказу (виявлені вперше м. Дербент); О-1 – раса, що виявлена вперше в Західному Сибіру (Омська субпопуляція) [31].

до рас, вперше визначених на території Західного Сибіру та Північного Кавказу [16, 31]. При аналізі популяції в 2004, 2006, 2008, 2009, 2010 і 2011 рр. нових рас не виявлено. В ці роки зафіксовано високий чи середній інфекційний рівень розвитку захворювання. Відсутність нових рас свідчить про стабілізацію процесів утворення расового складу в популяції патогена, що може бути наслідком стабілізації в складі сортів пшениці, які вирощуються в зоні Правобережного Лісостепу України, чи їх однорідності за генетичним складом.

Визначали вміст кожної з виявлених рас в популяції патогена. Відсотковий склад рас в популяції збудника бурої іржі розраховували за формулою:

$$A\% = \frac{n * 100\%}{N}, \quad (1)$$

де А - відсотковий склад рас в популяції збудника;

n - кількість ізолятів, що уражалися даною расою;

N - загальна кількість проаналізованих ізолятів.

Дані складу популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України наведені в таблиці 8. Приводяться раси, які зустрічаються в популяції патогена і які виявлено в окремі роки досліджень. Порівняння вмісту рас в популяції збудника бурої іржі, як і в подальшому порівняння частот генів вірулентності проводять за критерієм χ^2 [32].

Стабільно домінують в популяції патогена раси 6, 149 та X-4. Раса 77 домінувала три роки з 2005 по 2007 рр., а потім знизила вміст з 19,52% в 2005 р. до 3,89% в 2009 р. В 2010 і 2011 рр. вона зафіксована в кількості 14,4% і 15%, відповідно. Потім її частка знижується, але на фіксується нижче 10% (в 2013 р.). На нашу думку, таке зниження відбулось внаслідок впливу природно-кліматичних умов. З 2008 р. спостерігаються посухи і високий температурний режим саме підчас фази виходу колоса-цвітіння і до воскової стиглості. Такі умови є несприятливі для розвитку раси 77.[33, 34]. Поступово в популяції збільшується кількість рас 61 і 144. Коливається з року в рік вміст рас 21, 52, 123, 167 та 192. Стабільні показники в кожен рік досліджень у раси 163. Серед “іксових” рас збільшується присутність раси X-10 з 1,9% в 2005 р. до 6,67% в 2009 р. Також поступово збільшує свою присутність в популяції раса X-57, вперше виявлена в 1999 р. Закріпилась в популяції і раса X-69, яку виявили в 2005 р. Не залежно від показників вмісту, в популяції патогена стабільно присутні раси 6, 61, 62, 77, 123, 144,

Таблиця 8. – Склад популяції збудника *P. rescendita f. sp. tritici* в зоні Правобережного Лісостепу України
в 2005 – 2013 рр.

Номер раси	Вміст в популяції, %									
	2005 p(1)	2006 p.(2)	2007 p.(3)	2008 p.(4)	2009 p.(5)	2010p. (6)	2011 p. (7)	2012 p.(8)	2013 p.(9)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1	4,76	2,27*(1)	0,77*(1,2)	-	2,22*(1,2,3)	1,6*(1,2,3,5)	0,38*(6)	2,0*(6,7)	-	
2	0,48	0,91*(1)	0,38*(1,2)	-	-	-	-	-	-	
6*	16,19	22,27*(1)	16,15*(1,2)	25,45*(1,2,3)	20,0*(1,2,3,4)	22,0*(1,2,3,4,5)	31,15*(6)	21,1*(6,7)	24,44*(6,7,8)	
8	0,48	-	0,77*(1)	0,45*(1,3)	-	0,4*(3,4)	-	-	-	
21	0,48	-	3,85*(1)	1,36*(1,3)	2,78*(1,3,4)	1,6*(1,2,5)	3,85*(6)	3,4*(6)	4,44*(6,8)	
28	0,48	-	-	-	0,56*(1)	0,4*(1)	-	-	0,37	
50	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-	
52	0,95	-	2,69*(1)	0,91*(1,3)	2,78*(1,3,4)	2,4*(1,3,4,5)	0,38*(6)	-	-	
53	0,48	-	-	-	-	0,4*(1)	-	-	-	
57	-	-	0,77	-	-	-	-	0,4*(3)	-	
58	0,48	-	0,38*(1)	-	-	-	-	-	-	
61	2,38	0,91*(1)	3,85*(1,2)	3,64*(1,2,3)	5,0*(1,2,3,4)	4,4*(1,2,3,4,5)	1,93*(1,2,3,4,5,6)	2,3*(6,7)	1,11*(6,7,8)	
62	0,48	0,91*(1)	1,15*(1,2)	1,36*(1,2,3)	1,11*(1,2,3,4)	1,2*(1,2,3,4,5)	0,38*(6)	0,4*(6,7)	0,37*(6,7,8)	
77	19,52	16,82*(1)	13,85*(1,2)	6,36*(1,2,3)	3,89****(1),** (2),*(3,4)	3,2****(1),** (2),*(3,4,5)	14,62*(1,2,3,4,5,6)	20,1*(6,7)	20,74*(6,7,8)	
92	-	1,36	1,54*(2)	-	0,56*(2,3)	0,4*(2,3,5)	-	-	-	
105	-	-	-	0,91	-	-	-	-	-	
120	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	

122	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-
123	2,38	2,27*(1)	2,31*(1,2)	1,36*(1,2,3)	1,67*(1,2,3,4)	2,4*(1,2,3,4,5	1,15*(6)	1,5*(6,7)	1,11*(6,7,8)	-	-
126	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-
129	-	-	-	-	-	-	-	0,4	-	-	-
130	0,48	-	2,69*(1)	1,36*(1,3)	2,78*(1,3,4)	4,0*(1,3,4,5)	4,62*(6)	4,5*(6)	5,56*(6,8)	-	-
141	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
143	-	-	-	-	-	-	-	0,4	-	-	-
144	2,38	1,82*(1)	6,92*(1,2)	3,64*(1,2,3)	5,0*(1,2,3,4)	4,4*(1,2,3,4,5	3,1*(6)	3,0*(6,7)	2,6*(6,7,8)	-	-
149	15,24	15,45*(1)	13,85*(1,2)	18,64*(1,2,3)	18,33*(1,2,3,4)	18,4*(1,2,3,4	14,62*(6)	11,2*(6,7)	14,44*(6,7,8)	-	-
150	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
153	-	-	-	-	-	-	-	0,4	-	-	-
156	-	0,45	-	-	-	-	-	-	-	-	-
157	2,86	0,91*(1)	0,38*(1,2)	0,91*(1,3)	-	0,4*(1,2,4)	-	-	-	-	-
161	0,95	0,45*(1)	0,38*(1,2)	-	-	0,4*(1)	-	-	-	-	-
163	0,95	0,45*(1)	0,38*(1,2)	0,45*(1,2,3)	0,56*(1,2,3,4)	0,4*(1)	-	-	-	-	-
167	1,90	0,91*(1)	1,15*(1,2)	2,73*(1,2,3)	1,67*(1,2,3,4)	0,2*(1,2,3,4,5	-	0,2*(6,7)	0,37*(6,7,8)	-	-
173	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
176	0,95	0,45*(1)	0,38*(1,2)	-	0,56*(1,2,3)	1,2*(1,2,3,5)	-	-	-	-	-
184	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-
192	1,90	5,0*(1)	2,31*(1,2)	0,91*(1,2,3)	1,11*(1,2,3,4)	0,8*(1,2,3,4,5	-	-	0,37*(1,2,3,4,5,6)	-	-
204	-	-	-	-	0,56	0,4*(5)	-	-	-	-	-
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	-	-

X-4	10,48	11,82*(1)	7,31*(1,2)	21,36*(1,2,3)	16,11*(1,2,3,4)	14,4*(1,2,3,4,5)	15,0*(1,2,3,4,5,6)	12,0*(1,2,6,4,5,6)	10,74*(2,3,4,5,6,7,8)
X-5	0,48	-	-	-	-	-	-	-	0,37*(1)
X-6	1,90	0,91*(1)	0,77*(1,2)	-	0,56*(1,2,3)	5,6*(1,2,3,5)	-	-	-
X-7	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-
X-8	0,48	-	-	-	-	1,2*(1)	-	-	-
X-10	1,90	2,73*(1)	3,85*(1,2)	5,0*(1,2,3)	6,67*(1,2,3,4)	0,4*(1,2,3,3,5)	3,46*(1,2,3,4,5,6)	6,0*(1,2,3,4,5,6,7)	4,44*(1,2,3,4,5,6,7,8)
X-13	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-
X-14	-	-	0,38	0,45*(3)	-	-	-	0,4*(3)	-
X-16	0,48	-	1,15*(1)	-	-	-	-	-	-
X-22	-	0,45	-	-	-	-	-	-	-
X-28	-	-	0,38	-	0,56*(3)	0,8*(3,5)	0,38*(3,5,6)	0,4*(5,6,7)	0,37*(5,6,7,8)
X-34	0,48	0,45*(1)	0,38*(1,2)	-	0,56*(1,2,3)	1,2*(1,2,3,5)	0,77*(1,2,3,5,6)	0,8*(1,2,3,5,6,7)	0,37*(1,2,3,5,6,7,8)
X-35	-	0,45	0,38*(2)	-	-	-	0,38*(1)	0,4*(2,6)	-
X-37	-	1,36	-	-	-	0,4*(2)	-	-	-
X-38	0,48	0,91*(1)	-	-	-	-	-	-	-
X-41	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-
X-55	-	-	-	-	-	-	0,38	-	0,37*(7)
X-56	-	-	-	-	-	-	-	-	0,37
X-57	0,48	0,91	1,92	1,82	2,22	1,6	1,15*(1)	2,3*(1,2)	1,82*(1,2,3)
X-60	-	0,45	-	-	-	-	-	-	-
X-64	-	-	-	0,45	-	-	-	-	-
X-68	1,43	1,43	0,38*(1,2)	-	-	0,4*(1,2,3)	0,38*(1,2,3,6)	0,4*(1,2,3,6,7)	0,37*(1,2,6,7,8)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

X-69	0,95	0,95	0,38*(1,2)	0,45*(1,2,3)	0,56*(1,2,3,4)	0,4*(1,2,3,4,5)	0,38*(1,2,4,5,6)	0,4*(1,2,3,4,5,6,7)	-
X-70	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-
X-71	-	-	0,38	-	1,11*(3)	0,8*(3,5)	1,54*(3,5,6)	3,0*(3,5,6,7)	2,6*(3,5,6,7,8)
X-72	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-
X-73	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-
X-74	-	-	0,38	-	-	-	-	0,4*(3)	0,37*(8)
X-75	-	-	-	-	-	-	-	0,8	1,48*(8)

Примітки:

1. * - жирним шрифтом виділено раси, які домінують в популяції збудника бурої іржі пшениці.
2. ** - позначено нові раси, ідентифіковані в популяції патогена.
3. ¹ - цифрами позначено роки досліджень (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8) для відображення рівня достовірності отриманих даних і порівняння з даними за окремі роки досліджень: * - при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,025$; *** - при $P < 0,01$.
4. кольором помічено роки досліджень з епіфітотійним розвитком захворювання

149, 163, 167, 192, X-4, X-10, X-57, X-69.

Під час епіфітотії можна спостерігати зменшення загальної частки домінуючих рас в складі популяції патогена на фоні збільшення загальної кількості виявлених рас, що відбулось в 2007, 2010 і 2012 рр.

Результати досліджень показують стабільне домінування в популяції збудника бурої іржі пшениці рас 6, 77, 149 та X-4. Відмічено значне збільшення в останні роки частки раси 77 в популяції. В складі популяції патогена періодично виявляються нові раси. На зміни в расовому складі місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці могли мати вплив як тиск генів стійкості рослини-господаря, так і природно-кліматичні фактори та особливості розвитку рас під час епіфітотії.

3.2. Визначення генетичної структури вірулентності популяції *P. recondita* в зоні Правобережного Лісостепу України

Враховуючи висунутий Флором [9] постулат “ген-на-ген”: кожному гену стійкості рослини-господаря відповідає комплементарний ген вірулентності патогена, визначається генетичний склад популяції збудника *P. recondita f. sp. tritici*. Тим самим виявляється здатність рас уражати лінії чи сорти пшениці, які мають відповідні їм гени стійкості.

Ґрунтуючись на постулаті «ген-на-ген» визначається які гени вірулентності містить кожна виявлена раса, а також розраховуються частоти, з якими в популяції патогена зустрічаються гени вірулентності. В таблиці 9 наведено дані, які гени вірулентності містить кожна з виявлених рас збудника бурої іржі пшениці.

Частоту трапляння кожного гена вірулентності розраховували згідно з визначеною відсотковою часткою цього гена вірулентності в окремій расі за формулою:

Таблиця 9. – Гени вірулентності, що відповідають ідентифікованим расам збудника бурой іржі пшениці

Ном ер раси	Відповідні гени вірулентності (pr) за								
	2005 р.	2006 р.	2007 р.	2008 р.	2009 р.	2010 р.	2011 р.	2012 р.	2013 р.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	10, 11, 3bg, 13, 14a, 16, 26, 33	10, 11, 13, 26, 33, 34	3bg, 22b	-*	2a, 3bg, 11, 22a	2a, 3bg, 11	2a	2b, 3ka, 3bg	-
2	20	20	20	-	-	-	-	-	-
6**	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 11, 12, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 33	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 30, 33, 34	1, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 17, 20, 21, 22b, 26, 29, 30, 33, 34	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 17, 20, 22b, 26, 30, 33	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 14a, 14b, 16, 20, 22a, 22b, 30	1, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22a, 22b, 26, 30, 33, 34, B	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22a, 22b, 23, 26, 30, 33, 34, 37, B	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 20, 21, 22a, 22b, 26, 29, 30, 33, 34, B	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 17, 20, 21, 22a, 22b, 26, 30, 33, 34, B
8	2b	-	15	15	-	15	-	-	-
21	2b	-	1, 3, 14b, 17, 22a, 26	1, 17, 26	2b, 14b, 22a, 32	2b, 14b, 22a, 32	14b, 16, 22a, 32	2b, 14b, 17, 22a, 29, 32, 37, B	1, 2b, 11, 17, 22a, 32, 37, B
28	1	-	-	-	1	1	-	-	-
50	13	-	-	-	-	-	-	-	-
52	22b, 33	-	3bg, 20, 22b, 33	3bg, 20	3bg, 20, 32	3bg, 20, 32, 33	20	-	-
53	26	-	-	-	-	26	-	-	-
57	-	-	34	-	-	-	-	26	-
58	10	-	26	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
61	1, 2c, 14a, 33	2c, 3, 3ka, 10, 14a, 15, 33	2c, 3, 3ka, 10, 15, 33	2c, 3, 10, 14a, 14b, 15, 33	1, 2c, 3, 3ka, 10, 14a, 14b, 16	1, 2c, 3, 3ka, 10, 14a, 14b, 16, 33, B	15, 33, 34, B	2c, 14a, 15, 16, 33, 34	14a, 15, 16
62	14b	13, 14b	14b, 17	13, 14b, 17	14b, 16	13, 14b, 16	16	17	17
77	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 12, 14b, 15, 16, 20, 30, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 12, 14b, 15, 16, 20, 30, 34, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 16, 22a, 26, 29, 30, 34, 37	1, 2a, 2b, 2c, 13, 16, 26, 22b, 37	1, 2a, 3bg, 10, 14b, 22a, 22b	1, 2a, 3bg, 10, 12, 14b, 22a, 22b, B	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3bg, 10, 11, 12, 14b, 15, 20, 22a, 22b, 26, 30, 32, 37, B	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 14a, 14b, 15, 16, 17, 20, 22a, 22b, 26, 29, 30, 32, 33, 37, B	1, 2a, 2b, 2c, 3bg, 10, 11, 12, 14b, 16, 17, 20, 22a, 22b, 26, 32, 37, B
92	-	16, 26, 37	3, 14b, 16, 37	-	16	16	-	-	-
105	-	-	-	11	-	-	-	-	-
120	3	-	-	-	-	-	-	-	-
122	-	-	13	-	-	-	-	-	-
123	16, 20, 26, 37	16, 20, 26, 37	16, 20, 37	16, 37	16, 37	16, 26, 37, B	20, 26, 37	16, 20, 26	16, 20, 26
126	-	-	3ka	-	-	-	-	-	-
129	-	-	-	-	-	-	-	17	-
130	10	-	2a, 3, 10, 13, 33, 37	2a, 33, 37	2a, 3, 32, 37	2a, 3, 32, 33, 37	2a, 3, 3ka, 10, 32, 33, 34, 37	2a, 3ka, 10, 22b, 32, 34, 37, B	2a, 2c, 3ka, 22b, 34, 37, B
141	14b	-	-	-	-	-	-	-	-
142	-	-	-	-	-	-	-	-	37
143	-	-	-	-	-	-	-	14a	-
144	1, 13, 14b, 15	1, 2c, 13, 14b	2b, 2c, 3, 13, 15, 20, 21, 22a, 22b, 29	1, 2b, 2c, 14b, 20	1, 2b, 2c, 14b, 20, 22a	1, 2b, 2c, 13, 14b, 15, 20, 22a	1, 13, 15, 21, 22a, 37	1, 14b, 15, 21, 22a, 29	1, 2c, 15, 21, 22a, 37
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

149	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 10, 11, 14a, 14b, 15, 20, 30, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 14a, 14b, 15, 20, 22b, 30, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 21, 26, 29, 30, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 26, 30, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 14a, 14b, 16, 20, 22b, 30, 37	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 26, 30, 34, 37, B	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 26, 33, 34, 37, B	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 26, 30, 34, 37, B	1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 14a, 14b, 15, 16, 17, 20, 21, 22a, 26, 30, 32, 33, 37, B
150	2a	-	-	-	-	-	-	-	-
153	-	-	-	-	-	-	-	14a	-
156	-	11	-	-	-	-	-	-	-
157	3bg, 11, 13	11, 13	11	11, 14a	-	13	-	-	-
161	26	26	34	-	-	26	-	-	-
163	30	30	30	30	30	30	-	-	-
167	3ka, 10, 15	10, 15	10, 15, 30	10, 12, 15, 30	3ka, 10, 30	3ka, 10, 30	-	10, 30, 32	-
173	3	-	-	-	-	-	-	-	-
176	11, 33	33	22b	-	11	11, 33, 34	-	-	-
184	-	-	13	-	-	-	-	-	-
192	2a, 16, 37	2a, 14a, 16, 26, 34, 37	2b, 10, 29, 34	2a, 37	2a, 37	2a, 37	-	-	2a
204	-	-	-	-	22a	22a	-	-	-
X-3	-	-	-	-	-	-	-	33	33
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

X-4	2b, 3, 12, 14a, 14b, 22b, 26, 30, 33	2b, 3, 3bg, 10, 12, 13, 14a, 14b, 22b, 26, 30, 33	1, 2b, 2c, 3bg, 12, 14b, 21, 22b, 29, 30, 33	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 22b, 30	1, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 22b, 26, 30, 32, 33, 34, B	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 16, 17, 21, 22b, 26, 30, 33, 34, B	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 16, 17, 21, 22b, 26, 30, 33, 34, B	2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 16, 17, 21, 22b, 26, 30, 33, 34
X-5	13	-	-	-	-	-	-	11
X-6	13, 14a, 15	3ka, 14a	3ka	3ka	3ka, 12, 15	-	3ka	-
X-7	22b	-	12, 14a, 17	-	-	-	-	-
X-8	26	-	-	-	26	-	-	-
X-10	3ka, 11, 22b	2b, 22b, 30	3ka, 11, 13, 14a, 17, 20, 22b, 30	2b, 3ka, 11, 14a, 20, 22b, 30, 32	2b, 3ka, 12, 13, 14a, 20, 22b, 30, 32, B	2b, 3ka, 12, 14a, 20, 30, 32, B	1, 2b, 3ka, 12, 12, 14a, 17, 20, 22b, 30, 32, B	2b, 3ka, 12, 14a, 17, 21, 30, 34
X-13	-	-	11	-	-	-	-	-
X-14	-	-	3	-	-	-	37	-
X-16	3bg	-	12	-	-	-	-	-
X-22	-	34	-	-	-	-	-	-
X-28	-	-	2a	2a	2a, 12	16	17	17
X-34	16	16	16	16	15, 16, B	15, B	15, 16	15
X-35	-	20	10	-	-	20	20	-
X-37	-	26, 30, 33	-	-	33	-	-	-
X-38	13	13, 16	-	-	-	-	-	-
X-41	-	-	21	-	-	-	-	-
X-55	-	-	-	-	-	37	-	3
X-56					-	-	-	2a
X-57	3bg	2a, 3bg	3, 3bg, 26	2a, 3, 3bg	2a, 3, 3bg, 26	2a, 3bg, 26	2a, 3, 3bg, 26	2a, 3, 3bg, 26
1	2	3	4	6	7	8	9	10

X-60	-	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-
X-64	-	-	-	-	3ka	-	-	-	-	-	-
X-68	11, 13	13	1	-	-	-	13	13	13	13	13
X-69	3, 11	3, 11	2b	11	11	11	11	11	37	-	-
X-70	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
X-71	-	-	2a	-	3, 11	3, 11	3, 11, 33	1, 2a, 3, 11, 13, 33	-	2a, 3, 11, 13, 33	-
X-72	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
X-73	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-
X-74	-	-	17	-	-	-	-	26	26	26	26
X-75	-	-	-	-	-	-	-	33, 37	33, 37	33, 37	33, 37

Примітки:

* - раса у відповідний рік досліджень не виявлялась;

** - жирним шрифтом виділено раси, які домінують в популяції патогена.

$$P\% = \frac{A_1}{n_1} + \frac{A_2}{n_2} + \dots + \frac{A_i}{n_i}, \quad (2)$$

де Р - частота зустрічі окремого гена вірулентності в популяції;

$A_1, A_2, \dots, A_i$ - відсотковий вміст кожної окремої раси в популяції збудника, що розраховано за формулою 1;

$n_1, n_2, \dots, n_i$ - кількість генів вірулентності в кожній окремій расі.

Виходячи із даних в таблицях 8 і 9, використовуючи формулу 2 розраховано частоту трапляння кожного гена вірулентності. В таблиці 10 наведено дані частот, з якими зустрічаються в популяції збудника бурої іржі пшениці певні гени вірулентності.

Враховуючи показники частот генів вірулентності в популяції патогена, всі гени вірулентності поділили на декілька груп

- 1) група генів, які не виявляються в популяції патогена – р9, р18, р19, р23, р24, р25, р27+31, р28, р35, р36, р39, р40, р41, р42, р43+24, рТm;
- 2) гени, частота зустрічі яких коливається в середньому в межах від 2 до майже 4% - р2а, р12, р21, р22а, р32, р34, р37;
- 3) гени з середньою частотою близькою 5% - р2с, р13, р14а, р15, р16, р20, р26, р33, рВ;
- 4) гени з середніми показниками частоти зустрічі від 5% і вище – р1, р11, р14b, р30.

Результати, представлені в таблиці 10 дають можливість виявити тенденції внутрішньо популяційні зміни в структурі гриба. Зокрема, зафіксовано:

- збільшення частоти гена вірулентності (pp): 2а;
- зниження частот генів вірулентності (pp): 2b, 32;
- зниження з подальшим зростанням генів (pp): не виявлено;
- зниження з подальшим зростанням і знову зниження генів (pp): 1, 11, 14а, 14b, 20, 26, 33, 37;
- зростання з подальшим зниженням генів (pp): 22b, 2с, 3, 3ка, 3bg, 10, 12, 13, 16, 30;

Таблиця 10. – Частота генів вірулентності збудника бурої іржі пшениці, з якою вони представлені в популяції патогена зони Правобережного Лісо-stepу України

Ген вірулентності	Частота в популяції, %									
	2005р.(1)	2006 р.(2)	2007 р.(3)	2008р.(4)	2009 р.(5)	2010 р.(6)	2011 р.(7)	2012 р.(8)	2013 р.	
i	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
p22b	3,83	4,04*(1)	4,0*(1)	4,17*(1,2,3)	5,22*(1,2,3,4)	2,8*(1,2,3,4,5)	3,28*(1,2,3,4,5,6)	3,97*(1,2,3,4,5,6,7)	3,17*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p1	5,26	3,72*(1)	3,96*(1,2)	5,35*(1,2,3)	6,42*(1,2,3,4)	4,35*(1,2,3,4,5)	3,72*(1,3,4,5,6)	4,513*(1,2,3,4,5,6,7)	3,89*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p2a	3,61	3,38*(1)	2,76*(1,2)	3,01*(1,2,3)	4,83*(1,2,3,4)	3,77*(1,2,3,4,5)	4,24*(1,2,3,4,5,6)	3,54*(1,2,3,4,5,6,7)	4,14*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p2b	5,7	5,16*(1)	4,6*(1,2)	4,9*(1,2,3)	5,03*(1,2,3,4)	4,25*(1,2,3,4,5)	3,71*(1,2,3,4,5,6)	4,57*(1,2,3,4,5,6,7)	4,65*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p2c	4,18	4,44*(1)	4,3*(1,2)	5,42*(1,2,3)	5,28*(1,2,3,4)	3,59*(1,2,3,4,5)	3,28*(1,2,3,4,5,6)	3,24*(1,2,3,4,5,6)	4,66*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p3	4,78	4,31*(1)	4,21*(1,2)	4,89*(1,2,3)	6,45*(1,2,3,4)	4,64*(1,2,3,4,5)	4,75*(1,2,3,4,5,6)	3,28*(1,2,3,4,5,6,7)	3,04*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p3ka	4,84	4,44*(1)	4,55*(1,2)	3,91*(1,2,3)	6,4*(1,2,3,4)	4,4*(1,3,4,5)	3,56*(1,2,3,4,5,6)	4,64*(1,2,3,4,5,6,7)	3,64*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p3bg	4,99	4,71*(1)	4,64*(1,2)	4,38*(1,2,3)	6,61*(1,2,3,4)	4,53*(1,2,3,4,5)	3,66*(1,2,3,4,5,6)	3,44*(1,2,3,4,5,6,7)	3,93*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p9 ⁴	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
p10	4,69	5,81*(1)	3,9*(1,2)	4,66*(1,2,3)	5,57*(1,2,3,4)	3,8*(1,2,4,5)	3,86*(1,2,4,5)	3,33*(1,2,3,4,5,6,7)	3,53*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p11	6,5	3,9*(1)	3,52*(1,2)	6,11*(1,2,3)	6,89*(1,2,3,4)	4,37*(1,2,3,4,5)	4,17*(1,2,3,4,5,6)	3,36*(1,2,3,4,5,6,7)	4,98*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
p12	2,64	3,28*(1)	4,04*(1,2)	4,14*(1,2,3)	0	3,48*(1,2,3,4)	3,71*(1,2,3,4,6)	3,41*(1,2,3,4,7)	4,46*(1,2,3,4,5,6,7,8)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	

p13	4,92	4,84*(1)	<u>5,04</u> *(1,2)	<u>5,45</u> *(1,2,3)	0	<u>4,95</u> *(2,3,4)	3,37*(2,3,4,6) 7)	2,91*(2,3,4,6, 7)	3,64*(2,3,4,6, 7,8)
p14a	5,17	5,14	3,53*(1,2)	5,27*(1,2,3)	5,28*(1,2,3)	3,6*(1,2,3,4,5)	2,98*(1,2,3,4, 5,6)	<u>4,59</u> *(1,2,3,4, 5,6,7)	3,31*(1,2,3,4, 5,6,7,8)
p14b	<u>6,77</u>	5,17*(1)	4,55*(1,2)	5,16*(1,3)	<u>7,1</u> *(1,2,3,4)	<u>4,85</u> *(1,2,3,4, 5)	4,05*(1,2,3,4, 5,6)	3,95*(1,2,3,4, 5,6,7)	3,53*(1,2,3,4, 5,6,7,8)
p15	5,44	4,44*(1)	4,03*(1,2)	3,85*(1,2,3)	0	3,93*(1,2,3,4)	3,88*(1,2,3,6)	3,67*(1,2,3,4, 5,6,7)	2,92*(1,2,3, 4,5,6,7,8)
p16	4,79	5,06*(1)	3,82*(1,2)	3,59*(1,2,3)	5,63*(1,2,3,4)	3,98*(1,2,4,5)	<u>4,08</u> *(1,2,3,4, 5,6)	3,18*(1,2,3,4, 5,6,7)	3,58*(1,2,3,4, 5,6,7,8)
p17	0	0	3,58	4,26*(3)	0	0	0	3,65*(3,4)	<u>4,7</u> *(3,4,8)
p18	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p19	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p20	4,66	5,21*(1)	3,72*(1,2)	4,22*(1,2,3)	5,07*(2,3,4)	3,59*(1,2,3,4,5)	<u>4,14</u> *(1,2,3,4, 5,6)	3,74*(1,2,3,4, 5,6,7)	3,27*(1,2,3,4, 5,6,7,8)
p21	0	0	3,28	0	0	0	2,99*(3)	3,46*(3,7)	3,37*(3,7,8)
p22a	0	0	2,06	0	4,54*(3)	2,81*(3,5)	3,14*(3,5,6)	2,89*(3,5,6,7)	3,2*(3,5,6,7,8)
p23	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p24	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p26	4,27	4,13*(1)	3,94*(1,2)	5,08*(1,2,3)	0	<u>4,84</u> *(1,2,3,4)	<u>4,04</u> *(1,2,3,4, 6)	<u>4,74</u> *(1,2,3,4, 6,7)	<u>4,04</u> *(1,2,3,4, 6,7,8)
p27+31	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p28	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p29	0	0	4,21	0	0	0	0	3,14*(3)	0
p30	4,61	<u>6,07</u> *(1)	4,18*(1,2)	5,42*(1,2,3)	5,77*(1,2,3,4)	4,0*(1,2,4,5)	3,07*(1,2,3,4, 5,6)	3,81*(1,2,3,4, 5,6,7)	2,94*(1,2,3,4, 5,6,8)
p32	0	0	0	0	3,16	3,82*(5)	2,51*(4,5,6)	3,33*(4,5,6,7)	2,97*(4,5,6,7, 8)
1	2	3	4	5	6	<u>7</u>	<u>8</u>	9	10

p33	4,4	4,17 ^{*(1)}	3,15 ^{*(1,2)}	3,5 ^{*(1,2,3)}	0	<u>4,36</u> ^{*(1,2,3,4)}	<u>4,12</u> ^{*(1,3,4,6)}	<u>4,54</u> ^{*(1,2,3,4,6,7)}	3,38 ^{*(1,2,4,6,7,8)}
p34	0	0	3,19	0	0	3,04	3,61 ^{*(3,6)}	2,96 ^{*(3,6,7)}	3,64 ^{*(3,6,7,8)}
p35	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p37	3,73	3,94 ^{*(1)}	3,16 ^{*(1,2)}	3,23 ^{*(1,2,3)}	3,25	2,68 ^{*(1,2,3,4)}	<u>4,35</u> ^{*(1,2,3,4,6)}	3,58 ^{*(2,3,4,5,6,7)}	3,95 ^{*(1,63,4,5,6,7,8)}
p39	-	-	-	-	-	0	-	-	0
p40	-	-	-	-	-	0	-	-	0
p41	-	-	-	-	-	0	0	0	0
p42	-	-	-	-	-	0	0	0	0
p43	-	-	-	-	-	0	-	0	-
p43+24	-	-	-	-	-	0	0	0	0
pГm	-	-	-	-	-	0	0	0	0
pV	-	-	-	-	-	<u>4,56</u>	<u>4,58</u> ^{*(6)}	3,9 ^{*(6,7)}	<u>4,16</u> ^{*(6,7,8)}

Примітки:

- 1 – цифрами (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9) позначено роки досліджень для відображення рівня достовірності отриманих даних і порівняння з даними за окремі роки досліджень:

* - при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,025$; *** - при $P < 0,01$;

- 1 2 - помічено гени вірулентності, які мають найбільшу частку в популяції патогена.

- 2 3 – помічено гени вірулентності, які мають значну частку в популяції патогена;

- 3 4 - жирним шрифтом помічено гени вірулентності, які не зустрічаються в місцевій популяції патогена;

- зростання в останній рік досліджень генів вірулентності (pp): 17;
- утримання частоти приблизно на одному рівні гена p21, p22a, p34, pB;
- виявлення генів в окремому році досліджень з подальшою їх елімінацією (pp): 29.

За період 2005-2013 pp. найбільшою кількістю в популяції збудника бурої іржі представлені гени pp 1, 2b, 3ка, 11, 14b, 26, 33, В. Деякі з них підтримуються в популяції майже на постійному рівні. Показники домінуючих генів вірулентності змінюються в залежності від кількості виявлених рас і ізолятів кожної раси в окремий рік досліджень, але тенденція домінування, чи присутності в більшій кількості залишається стабільною.

Використання набору майже ізогенних ліній сорту Thatcher в дослідних посівах різних зон вирощування пшениці, проведення на них оцінки стійкості до дії місцевої популяції збудника бурої іржі, подальший відбір інфекційного матеріалу патогена з кожної лінії з відповідним геном стійкості та його диференціація на раси, дає можливість отримати дані:

- ефективності конкретних генів стійкості в зоні проведення досліджень;
- генетичної диференціації збудника при визначенні його фізіологічних рас;
- вірулентності популяції патогенна, яка відображає тенденції мінливості патогенна.

Такий підхід поєднує традиційну диференціацію за Міжнародним набором тест-сортів і генетичної диференціації за майже ізогеними лініями, носіями певних генів стійкості пшениці.

Наприкінці минулого століття Long D.I. та Kolmer J.A. [35] розроблено нову Північноамериканську номенклатуру для ідентифікації *P. recondita f. sp. tritici*. Згідно неї вірулентні комбінації записуються за допомогою трьох-

літерного коду. Для визначення кожної літери використовуються блоки з чотирьох ліній з певними генами стійкості. Поступово почався перехід на цю методику і на сьогодні, в основному, закордонна диференціація ґрунтується саме на цьому методі. Для порівняння даних з іншими світовими регіонами є потреба в застосуванні цього методу. Проте, його застосування не дозволяє порівняти дані з станом популяції минулих років. Представлена методика досліджень дозволяє порівняти сучасний стан популяції патогенна з вже вивченим в попередні десятиліття і провести чіткий аналіз внутрішньої популяційних змін, а також скласти реалістичний прогноз розвитку захворювання в найближчому майбутньому, ґрунтуючись на генетичній диференціації.

Наведені, для прикладу, результати моніторингу генофонду місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці свідчить про те, що на території Правобережного Лісостепу України популяція патогена має високу гетерогенність, пов'язану з активними процесами формоутворення гриба. Коливання вмісту певних генів вірулентності, елімінація деяких з них і виявлення в окремі роки досліджень генів, які ніколи не виявлялися раніше, свідчить саме про ці процеси.

Зміни генофонду гриба визначається багатьма факторами: мутаційним процесом, міжпопуляційними міграціями, ізоляцією, тиском добору. Саме останній відіграє суттєву роль, в наслідок дії якого в популяції накопичуються клони, раси та біотиби, які найбільш адаптовані до екологічних і кліматичних умов даного регіону. Наявність тієї чи іншої раси на сорті чи лінії залежить від взаємодії генотипу патогена і генотипу рослини-господаря. При цьому генотип сорту чи лінії рослини-господаря є домінуючим фактором, що визначає наявність певних рас в популяції. Тому вивчення епідеміологічного стану популяції збудника бурої іржі пшениці в зонах вирощування пшениці є необхідним і актуальним.

ЛІТЕРАТУРНІ ДЖЕРЕЛА

1. Kolmer J.A. (2002) Virulence phenotypes of *Puccinia triticina* in the South Atlantic States in 1999. *Plant Disease*. V.86. N3. P.288-291.
2. Лісовий М.П., Лоханська В.Й. Стійкість колекційного матеріалу озимої м'якої пшениці проти збудників бурої листкової іржі та борошнистої роси. *Захист рослин*. К.: Урожай, 1991. Вип.38. С.3-9.
3. Лісовий М.П., Лоханська В.Й. Функціональна активність генів Lr9 і Lr19. *Захист рослин*. К.: Урожай, 1994. Вип.41. С.12-15.
4. McDonald B.A., Linde C. (2002) The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica*. 124. P.163-180.
5. Леонов О.Ю., Петренкова В.П., Лучна І.С., Суворова К.Ю., Чугаєв С.В. Хвороби пшениці, поширені в Україні: шкідливість, генетичний контроль та результативність селекції на стійкість. *Селекція і насінництво*. 2016. Вип. 109. С.53-93.
4. Христов Ю.А., Штайнерт Т.В. Расовая и генетическая характеристика популяции бурой ржавчины пшеницы. *Генофонд сельскохозяйственных культур для селекции устойчивых сортов*: Сб. науч. трудов. Сиб. НИИ растениеводства и селекции. Новосибирск, 1999. С. 105-109.
5. Wuike R.V., Thakare C.S., Hasabnis S.N., Patil R.J., Narute T.K. (1999) Leaf rust virulence pattern in peninsular India during 1997-1998. *Maharashtra Agr. Univ.* 24, N1. P.50-52.
6. Long D.L., Kolmer J.A., Leonard K.J., Hughes M.E. (2002) Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2000. *Plant Disease*. V.86, №9. P. 981-986.
7. Roelfs A.P., Singh R.P., Saari E.E. (1992) Rust Diseases of Wheat: Concepts and methods of disease management. Mexico, D.F.:CIMMYT. 81 p.

8. Вавилов Н.И. Проблемы иммунитета культурных растений: Избранные труды. М.-Л.: Наука, 1964. Т4, 272 с.

9. Flor H.H. (1955) Host-parasite interaction in flax rust - its genetic and other implications. *Phytopathology*. V.45. P. 680-685.

10. Генетика культурных растений: Зерновые культуры/ ВАСХНИЛ: Под ред. д-ров биол. наук, проф. В.Д. Кобылянского и проф. Т.С. Фатеевой.Л.: Агропромиздат, 1986. 264 с.

11. Моторина И.П., Петренко А.В., Нецветаев В.П. Устойчивость к листостебельным заболеваниям у пшеницы: идентификация новых генов и эффективность известных факторов резистентности к патогену. *Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития*. III Съезд ВОГиС. Москва 6-12 июня 2004 г. Москва, 2004. С. 112.

12. Волкова Г.В. Популяционно-генетические исследования возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе. *Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития*. III съезд ВОГиС. Москва 6-12 июня 2004 г. Москва, 2004. С. 324.

13. Бабаянц О.В., Бабаянц Л.Т., Васильев А.А. Расовый состав *Puccinia triticina* Erikss. в Степи Украины и устойчивость пшеницы с Lr-генами. *Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці: Міжнар. наук.-практич. конф. присвяченої 100-річчю селекції пшениці в Інституті. Селекційно-генетичний інститут - Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення*, 1-3 червня 2016 р., м. Одеса. Вінниця, 2016. С. 59.

14. Лесовой М.П. Теоретические и методические основы генетической защиты сортов и гибридов от вредных организмов. *Информационный бюллетень ВПРС МОББ*. Материалы VII сессии Генеральной Ассамблеи ВПРС МОББ (12-15 мая 1997 г., Познань). Ставрополь, 1998. №32. С. 47-55.

15. Суворова Г.С. Вирулентность популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Украине. *Проблемы защиты растений зерновых культур от фузариоза и др. болезней*. Минск, 1991. С. 18-30.

16. Лісова Г.М., Созінов О.О. Ефективні гени стійкості пшениці до збудника бурої іржі і расовий склад популяції патогена станом на 1998 рік. *Агроекологія і біотехнологія*. Збірник наукових праць. К., 1998. Вип.2. С. 245-253.
17. Методические рекомендации по изучению расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков. М., ВАСХНИЛ, ВНИИФ, 1977. 144 с.
18. Green G.J. (1966) Stem rust of wheat, rye and barley in Canada in 1965 *Can. Plant Disease survey*. V46. N1. P. 20-35.
19. Лесовой М.П., Шкоденко В.И., Пантелеев В.К. Создание сортов пшеницы в связи с динамикой расового состава бурой ржавчины. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1975. №10. С. 111-118.
20. Mains E.B., Jackson H.C. (1926) Physiologic specialization in the leaf rust of wheat: *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*. V.16, N1. P. 89-120.
21. McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. (1995) Wheat Rusts: An atlas of resistance genes. SCIRO: Australia. 220 p.
22. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. (2010) Catalogue of Gene Symbols for Wheat [Pathogenic Disease / Pest Reaction] Available from: URL: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>.
23. Методические рекомендации по изучению расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков (ВАСХНИЛ, ВНИИФ). М., 1977. 114 с.
24. Страхов Т.Д. Оценка сортов пшеницы по иммунности и поражаемости бурой листовой ржавчиной *Puccinia triticina* Erikss. Харьков, 1951. 10 с.
25. Бабаянц О.В., Бабаянц Л.Т. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. О.: СГИ-НЦСС. Одесса: БМВ, 2014. 401 с.

26. Санин С.С., Назарова Л.Н., Соколова Е.А., Стрижекозин Ю.А. Фитосанитарные экспертные системы для защиты растений зерновых культур от эпифитотийных опасных болезней. РАСХН, ВНИИБЗР, Краснодар, 2001. С. 18-20.

27. Маркелова Т.С., Нарышкина Е.А., Баукенова Э.А., Иванова О.В., Салмова М.Ф. Мониторинг особо опасных грибных и вирусных болезней пшеницы в Нижнем Поволжье. *Вестник защиты растений* . 2014. №1. С. 64-67.

28. Койшыбаев М. Особенности распространения особо опасных болезней пшеницы в Казахстане, устойчивость сортов и внутривидовое разнообразие патогенов. *Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика*. Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова, Большие Вяземы, Московская обл. , 17-21 июня 2012 г. Большие Вяземы, 2012. С. 118-125.

29. Лесовая Г.М. Особенности экспрессии генов устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины в условиях Лесостепи Украины. *Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика*. Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова, Большие Вяземы, Московская обл., 17-21 июня 2012 г. Большие Вяземы, 2012. С. 229-237.

30. Коваленко Е.Д., Жемчужина А.И., Киселева М.И., Коломиец Т.М., Лапочкина И.Ф. , Худокормова Ж.Н., Боккельман Х. Современное состояние популяций возбудителя бурой ржавчины и создание генбанка источников и доноров устойчивости пшеницы. *Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика*. Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова, Большие Вяземы, Московская обл. , 17-21 июня 2012 г. Большие Вяземы, 2012. С. 69-80.

31. Берлянд-Кожевников В.М., Дмитриев А.П., Будашкина Е.Б., Шитова И.П., Рейтер Б.Г. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина) Новосибирск: Наука, 1978. 310 с.

32. Рокитский П.Ф. Биологическая статистика Минск: Высшейш. школа, 1967. 328 с.

33. Алексеева Т.П., Смирнова А.А., Терехов В.И. Прогноз состава популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы. *Защита растений*. 1990. №9. С.18.

34. Лісова Г.М. Расовий склад популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Північного Лісостепу України в 2004-2007 рр. *Захист і карантин рослин*. Міжвідомчий тематичний наук. збірник. К., 2011. Вип. 57. С. 105-121.

35. Long D.L., Kolmer J.A. (1989) A North American System of Nomenclature for *Puccinia triticina* f. sp. *tritici*. *Phytopathology*. 79(5). P. 525-529.

11. Бердич-Каминська О.М. Усвідомлення людини, як бурої рідини (чиїм чином розробляти когнітивні процеси в розвитку людини).
О.М. Бердич-Каминська, А.П. Давиденко, І.А. Бульбова, М.П. Шендрик,
В.Г. Родик. – Київ: Київська Нова, 1978. – 310 с.

12. Бердич О.Ф. Еволюційна естетика / О.Ф. Бердич –
Київ: Видавничий центр, 1967. – 204 с.

13. Алексюк Г.П. Прогноз розвитку когнітивних процесів бурого
розуму людини / Г.П. Алексюк, А.А. Сиваченко, В.К. Тарасюк // Українська
естетика. – 1999. – №9. – С.18.

14. Алексюк Г.П. Роль емоцій в когнітивних процесах бурого розуму
людини / Українська Естетика. – 2004. – №1. – С. 1-14. Також в Збірці
«Українська Естетика: міжнародний науковий збірник». – К.: 2011. –
Вип. 57. – С. 105-121.

15. Long D.L. A North American History of Nativism: the Pseudo-
anthropologist in 1900 / D.L. Long, J.H. Kupper. // *Parasitology*. – 1992. – V. 94.
№1. – P. 525-529.

Видавництво ТОВ «Гліф Медіа»

Підписано до друку 26.02.2018

Формат: 60×84/16

Папір офсетний. Друк цифровий.

Умов.-друк. арк. 3,75

Тираж 100 шт.