

Обзорные статьи

Научная статья

УДК 633.854.78:582.284.21

DOI: 10.25230/2412-608X-2024-3-199-63-72

О возбудителях ржавчины подсолнечника (обзор)

Нина Михайловна Арасланова

Татьяна Сергеевна Антонова

Светлана Леонидовна Саукова

Мария Вячеславовна Ивебор

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

Тел.: (861) 275-86-53

araslanova-nina@mail.ru

Аннотация. Приводится литературный обзор исследований, посвящённых ржавчине подсолнечника. Ржавчина подсолнечника, возбудителем которой является облигатный паразит *Puccinia helianthi* Schwein., вновь стала препятствием на пути производства семян подсолнечника. В совокупности с погодными условиями такая ситуация вызвана появлением новых вирулентных патотипов возбудителя. Нами идентифицировано 27 биотипов *P. helianthi* Schwein., поражающих подсолнечник в разных регионах Российской Федерации. Такое разнообразие вирулентных биотипов может быть связано с интенсивным возделыванием гибридов подсолнечника иностранной селекции на протяжении трёх последних десятилетий. Из литературных источников известно о четырёх видах возбудителя ржавчины, которые теоретически могли бы быть занесены на поля подсолнечника в РФ. Эти виды, хоть и редко, вызывали ржавчину на культурном и дикорастущих видах подсолнечника в других странах. Виды *P. enceliae* и *P. massalis* можно отличить от *P. helianthi* на подсолнечнике по морфологическим признакам телиоспор. Среди исследованных нами образцов поражённых ржавчиной листьев, собранных в разных регионах РФ, они не встречались. *P. xanthii*, также известная как ржавчина дурнишника, является микроциклической и способна формировать только телии. *P. canaliculata* формирует урединии и телии только на своем альтернативном хозяине – орешнике. В ходе наблюдений за жизненным циклом возбудителя ржавчины в посевах подсолнеч-

ника нами обнаруживались лишь характерные морфологические признаки телиоспор и пятиступенчатый цикл развития, которые полностью соответствовали описанию *P. helianthi*, выполненному в своё время L.D. Schweinitz и дополненному его последователями. Доминирование в настоящее время этого вида возбудителя ржавчины в посевах подсолнечника в РФ свидетельствует, что именно его вирулентные биотипы необходимо использовать в селекции подсолнечника на иммунитет.

Ключевые слова: подсолнечник, ржавчина, возбудитель, вид, *Puccinia helianthi* Schwein., род, телии, телиоспоры, эции, эциоспоры, урединии, урединиоспоры

Для цитирования: Арасланова Н.М., Антонова Т.С., Саукова С.Л., Ивебор М.В. О возбудителях ржавчины подсолнечника (обзор) // Масличные культуры. 2024. Вып. 3 (199). С. 63–72.

UDC 633.854.78:582.284.21

About rust pathogen on sunflower (review)

Araslanova N.M., leading researcher, PhD in agriculture

Antonova T.S., chief researcher, doctor of biology

Saukova S.L., senior researcher, PhD in biology

Ivebor M.V., leading researcher, PhD in agriculture

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova str., Krasnodar, 350038 Russia

Tel.: (861) 275-86-53

araslanova-nina@mail.ru

Abstract. There is presented a review of literary sources devoted to studies of sunflower rust. Sunflower rust caused by an obligative parasite *Puccinia helianthi* Schwein. is again a limiting factor in the sunflower seed production. Such situation is caused by weather conditions and the development of new virulent pathotypes of the pathogen. We identified 27 biotypes of *P. helianthi* Schwein., which infect sunflower in different regions of Russia. Such diversity of virulent biotypes can be connected with the intensive cultivation of sunflower hybrids of foreign breeding during last thirty years. From the literary sources, we know about four species of rust pathogen; theoretically, they can be introduced on sunflower fields of the Russian Federation. These species, even seldom, caused rust on cultivated and wild sunflower in different countries. Species *P. enceliae* and *P. massalis* are differed from *P. helianthi* on sunflower by morphological traits of teliospores. We did not find them on sunflower leaves infected by rust, that we collected in the different regions of the Russian Federation. *P.*

xanthii, also known as burdock rust, is microcyclic and able to form only telia. *P. canaliculata* forms uredinia and telia only on the own alternative host – a hazel. During observations a life cycle of the rust pathogen in sunflower crops, we detected only specific morphological traits of teliospores and five-step development cycle, which fully corresponded to the description of *P. helianthi*, done by L.D. Schweinitz and added by his followers. Dominance of this species of the rust pathogen in sunflower crops in the Russian Federation certifies that only its virulent biotypes should be obligatory to use in sunflower breeding for immunity.

Key words: sunflower, rust, pathogen, species, *Puccinia helianthi* Schwein., genus, telium, teliospores, aecium, aeciospores, uredinium, urediniospores

Ржавчина (рис. 1) стала одной из первых болезней, которая наносит вред подсолнечнику с самого начала его возделывания в России, чем привлекла внимание учёных. О сильном поражении растений этим грибом, вплоть до их гибели, в 1866–1868 гг. сообщалось из разных регионов возделывания культуры [1].



Рисунок 1 – Поражённые возбудителем ржавчины *Puccinia helianthi* Schwein.: растение (1), лист (2), обвёртка корзинки (3), черешок листа (4) подсолнечника (ориг.)

М.С. Воронин определил возбудителя болезни как *Puccinia helianthi* Schwein. и описал цикл его развития [1]. Большой вклад в изучение болезней подсолнечника, в том числе и ржавчины, внёс А.А. Ячевский [2]. Н.И. Вавилов отмечал, что «из грибных паразитов подсолнечник в России больше всего страдает от ржавчины» [3]. Исследованиями Н.А. Целле [4] установлено, что в зависимости от степени поражения растений подсолнечника ржавчиной происходило уменьшение диаметра корзинки на 7,5–16 %, снижение урожая – на 14–38 % и масличности – на 4–12 %. Н.А. Наумов [5] изложил теоретические основы эволюции паразитизма у грибов на примере ржавчины «хлебных злаков» и обобщил имеющиеся сведения по ржавчине и другим болезням подсолнечника. Как сообщала С.Н. Лекомцева, гриб впервые был обнаружен на родине подсолнечника – в Америке, и завезён сначала в Европу, а затем в Россию [6]. По свидетельствам учёных J.C. Arthur [7; 8], J.H. Craigie [9; 10], сообщения о поражении подсолнечника ржавчиной в Канаде, Германии, Австрии, Италии, Румынии, Сербии, Швеции появились во второй половине XVIII века. Из этих же источников известно, что возбудитель болезни был впервые описан в 1822 г. L.D. Schweinitz. Сначала патоген был назван *Aecidium helianthi-mollis*, а затем переименован в *Puccinia helianthi-mollis*, позже название было изменено на *Puccinia helianthi*. Макроциклическая природа возбудителя была подтверждена J.C. Arthur [7] в 1900 и 1903 гг. Гетероталличность *P. helianthi* была установлена J.H. Craigie [9] в 20-е годы XIX века и подтверждена С.М.Р. Hennessy and W.E. Sackston [11].

Классификация ржавчинных грибов менялась с течением времени. В начале прошлого века в таксономии преобладал морфологический подход, связанный с изучением форм спороношения и типов развития, а также структуры телеоморфы. J.C. Arthur [8] наряду с признаками те-

лиоспор важное значение придавал анаморфе – спермогониям, и указал на их роль в цикле развития ржавчины. На основании своих исследований он разделил ржавчинные грибы на три семейства, а в их пределах – на подсемейства и трибы. Однако роды, вошедшие в трибы, отличались по количеству форм спороношения в цикле развития гриба, вследствие чего филогенетически близкие виды попали в разные роды [7; 8]. В 1928 г. Р. Dietel [12] предложил новую классификацию, выделив в пределах Uredinales два семейства Melampsoraceae и Pucciniaceae. Эта система ржавчинных грибов была одобрена зарубежными и отечественными микологами и существовала в течение длительного времени [13; 14]. По мнению З.М. Азбукиной [15], попытки её модернизации отличались по-прежнему только морфологическими признаками телиоспор и базидий. Появление и использование в дальнейших исследованиях сначала светового, а затем сканирующего и трансмиссионного микроскопов позволило выявить в пределах некоторых родов межвидовые различия по структуре эциев, количеству и характеру расположения пор в спорах, формирующихся в урединиях [15]. В конце XX столетия японскими учёными G.V. Cummins and Y. Hiratsuka [16; 17] была предложена новая система, в основу которой положены таксономические и онтогенетические признаки различных форм спороношения и типов развития грибов. Анализ её достоинств и недостатков подробно представлен З.М. Азбукиной [15].

Из перечисленных выше работ известно также, что возбудитель ржавчины подсолнечника относится к базидиальным грибам и является облигатным паразитом с узкой специализацией [8; 9; 10; 11; 14]. Однако некоторые исследователи подвергали сомнению его «узкую специализацию». Например, В.Г. Траншель [18] в 1939 г. сообщал, что *P. helianthi*, кроме подсолнечника, способен поражать дурнишник *Xanthium strumarium*. Е.Н. Лукь-

янова [19] в 1946 г. при изучении специализации *P. helianthi* сделала заключение, что он является возбудителем ржавчины большого количества видов рода *Helianthus*, а также *Xanthium strumarium* и *Guzotia abyssinica* семейства Asteraceae. В 2013 г. Ю.Я. Тихоненко с соавторами [20] обнаружили ржавчину на *Cyclachaena xanthiifolia* и методом анализа ДНК подтвердили принадлежность её возбудителя к виду *P. helianthi*.

Вследствие многочисленных исследований микологов разных поколений был собран огромный материал, на основе которого С.Н. Лекомцева [6] сделала заключение, что семейство Pucciniaceae – одно из многочисленных в порядке ржавчинных грибов. В нем около 1800 видов. Они могут развиваться на одном хозяине с полным циклом развития и разных хозяевах – с редуцированным циклом развития. Эти грибы паразитируют преимущественно на злаках, осоках, лилейных, зонтичных, сложноцветных [9; 10; 11; 12; 13]. Дифференциация видов ржавчинных грибов осуществлялась по морфологическим признакам телиоспор и особенностям развития эциев, а главное, по специализации в отношении растений-хозяев [14; 15; 18]. По свидетельствам Т.Ж. Гулыа et al. [21; 22; 23], гриб *P. helianthi* может инфицировать все известные виды дикорастущего *Helianthus* в Северной Америке, а также весь культурный, включая декоративный подсолнечник. Из работ А. Friskop et al. [24], L. Alcorn and J.K. Kochman [25], а также коллектива авторов В.С. Sendall et al. [26], известно о пяти возбудителях ржавчины, способных паразитировать на дикорастущем и культурном подсолнечнике. Три из них: *P. massalis* Arth., *P. enceliae* Dietl & Holw. и *P. xanthii* Schwein., относятся к роду Puccinia, как и *P. helianthi* Schwein. При этом *P. enceliae* и *P. massalis* представляют собой возбудителей ржавчины полного цикла, у которых пять стадий развития с разными типами спороношения так же, как и у *P. helianthi*. Из родов

Coleosporium и *Uromyces* было выявлено по одному виду – *Coleosporium helianthi* (Schwein.) Art. и *Uromyces junci* (Desmaz.) [24; 25; 26].

Жизненный цикл *P. helianthi*, как и других макроциклических, аутоэциальных, гетероталлических представителей рода *Puccinia*, проходит на одном и том же хозяине с образованием пяти стадий спороношения: спермации (мужские гаметы), эциоспоры (однократно образующиеся споры), в результате прорастания которых формируется дикариотический мицелий, урединиоспоры (воспроизводящиеся споры, образующиеся на дикариотическом мицелии), телиоспоры (зимующие споры, прорастающие базидиями) и базидиоспоры (монокариотические споры). Двухклеточная телиоспора – единственная настоящая диплоидная стадия, становящаяся таковой, когда два ядра в каждой клетке сливаются во время созревания [20; 21; 27].

Перечисленные выше авторы, а также S. Markell et al. [28] отмечали, что роды ржавчинных грибов *Coleosporium* и *Uromyces* отличаются признаками телиоспор и положением базидий в тканях растений. Возбудителю *Coleosporium helianthi* (Schwein.) Art. для завершения жизненного цикла требуется в качестве хозяина двухигольная сосна [28]. Эцидиальными хозяевами *Uromyces junci* (Desmaz.) и *U. silphii* Art. являются *Helianthus* spp. Tul., при этом остальная часть жизненного цикла этих возбудителей проходит на тростнике (*Juncus* spp.) [28]. *P. enceliae* и *P. massalis* не были обнаружены на возделываемом подсолнечнике, а гриб *P. xanthii* наблюдался лишь на нескольких сортах в Австралии [26; 28; 29]. К *Coleosporium helianthi* восприимчивы некоторые генотипы топинамбура (*H. tuberosus* L.) [24; 25; 26; 28].

T.J. Gulya et al. утверждали, что хозяевами *P. xanthii* являются виды родов *Ambrosia* и *Xanthii*, которые встречаются в Австралии, Северной Америке, Карибском бассейне, Южной Европе, Японии и

Индии [21; 22; 23]. L. Alcorn and J.K. Kochman [25] обнаружили *P. xanthii* на календуле (*Calendula* spp.).

В перечисленных выше источниках также показано, что *P. canaliculata* представляет собой ржавчину полного цикла, урединиальными хозяевами которой являются *Cyperus* (осоки), а эцидиальными – растения из родов *Helianthus*, *Ambrosia*, *Cosmos*, *Senecio* и *Xanthium*. Для завершения жизненного цикла гриба два хозяина должны находиться в непосредственной близости друг от друга [26].

Некоторые исследователи называли *P. canaliculata* осоковой, а *P. xanthii* дурнишниковой ржавчиной [24; 25; 26]. G.V. Cummins and Y. Hiratsuka [16; 17] применяли дихотомические ключи для дифференциации этих четырех видов. Для идентификации *P. massalis* использовали специальные методы окрашивания с целью установления положения пор урединиоспор [15]. *P. canaliculata* была зарегистрирована на видах-хозяевах семейства *Asteraceae* на Среднем Западе Соединенных Штатов и рода *Cyperus* (осоки). Далее она распространилась в Южную Америку, Африку и Азию [27; 28; 29; 30]. *P. enceliae* обнаружена в засушливых районах юго-запада Соединенных Штатов, Мексики и Центральной Америки на подсолнечнике и некоторых пустынных кустарниках из родов *Encelia*, *Enceliopsis*, *Simsia*, *Tithonia* и *Viguiera* [28]. Как сообщали T.J. Gulya et al. [31], *P. massalis* была обнаружена только в долине реки Рио-Гранде от Нью-Мексико до Биг-Бенд в Техасе, а *P. xanthii* – космополит, встречается везде, где присутствует её хозяин, и редко – в Соединенных Штатах [22; 27]. Авторы предполагали, что эпидемиологические признаки этих видов *Puccinia* такие же, как у *P. helianthi* [27; 28; 29]. Известно, что у *P. xanthii* существует несколько специальных форм, и не все они способны поражать подсолнечник [27; 28]. По данным S. Markell et al. [28], *C. helianthi* встречается на двух- и трехигольных

соснах (*Pinus Banksiana*, *P. echinata* и *P. virginiana*), произрастающих в восточной части Северной Америки. Другими хозяевами *C. helianthi* являются *Iva* и *Silphium* spp. [31; 32]. *Puccinia xanthii* Schwein., широко распространенная в Северной Америке, в 50 годы прошлого столетия была обнаружена во Франции, Италии, Румынии и Японии [33; 34; 35; 36]. В Российской Федерации этот вид был найден З.М. Азбукиной на Дальнем Востоке на острове Кунашир, а в 1968 г. – М.И. Николаевой в Воронежской области [37]. В отечественной литературе того времени отсутствовали сведения об этом грибе, поэтому указанные учёные привели полную библиографию и синонимику. По их мнению, на дурнишнике встречаются два вида возбудителя ржавчины: *P. helianthi* и *P. xanthii*. Приведены фотографии морфологических различий телиоспор этих видов [37].

У *P. xanthii*, паразитирующего на дурнишнике, отсутствуют как эцидиальная, так и урединиальная стадии, и весь жизненный цикл заключается в образовании телий с телиоспорами. Телии шоколадно-коричневые, большие (10 мм), круглые и приподнятые, встречаются только на нижней поверхности листа и обычно окружены хлоротичным ореолом [37]. Вид *P. xanthii* наблюдался на масличных генотипах подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) в Австралии и на декоративных – в Южной Африке. Как сообщали Т.Г. Gulya and Л.Д. Charlet [38], в сентябре 1999 г. на адаксиальной поверхности листьев растений подсолнечника масличного (Dekalb 3790) недалеко от Хеттингера, Северная Дакота, были обнаружены большие (4–10 мм) приподнятые хлоротичные пятна. Телии в количестве больше 12 пустул были на абаксиальной поверхности листа. Телия гипофильная, компактная, пустулы крупные темно-коричневые с хлоротичным ореолом; разделены узкими рядами вертикальных парафиз. Телиоспоры двухклеточные на коротких ножках. При этом на поле под-

солнечника было поражено около 10 % растений, с одной или двумя пустулами на листе. Телиоспоры возбудителя были коричневые, двухклеточные и имели средний размер 49×17 мкм, с заметно более толстой стенкой на вершине споры и устойчивой ножкой, длиной в среднем 40 мкм [39]. На дурнишнике телиоспоры этого вида были морфологически подобны таковым с подсолнечника и имели средний размер 46×16 мкм, что совпадает с описанием, приведенным З.М. Азбукиной [37]: «ножка крепкая, светло-бурая, короче споры, встречаются одноклеточные мезоспоры».

Мы наблюдали ржавчину на дурнишнике с телиями на нижней стороне листа. Урединии на листьях дурнишника отсутствовали. Среди телиоспор обнаружены присущие ржавчинным грибам мезоспоры – одноклеточные телиоспоры. Телиоспоры прорастали в воде через два–три часа базидиями с базидиоспорами (рис. 2).



Рисунок 2 – Телии (1) и телиоспоры (2) *Puccinia xanthii* Schwein. на листе дурнишника *Xanthium strumarium* L. (стрелкой указана мезоспора), б – базидия проросшей телиоспоры, видны базидиоспоры (ориг.)

Суспензией с полученными базидиоспорами заражали растения подсолнечника, наносили её на поверхность листьев, выдерживали сутки во влажной камере при температуре 20 °С. В течение 30 суток растения выращивали в условиях дневного освещения при температуре

25 °С. Симптомов поражения не обнаружили. Возможно, для их появления необходим более длительный период, либо другие условия выращивания. Можно предположить, что для развития телий было недостаточно времени, поскольку у этого вида возбудителя ржавчины только одна стадия развития.

Для сравнения приводится фотография телий *Puccinia helianthi* Schwein. на листе подсолнечника. Телиоспоры *P. helianthi* на подсолнечнике двухклеточные, размером 35–63 × 20–28 мкм, с длинной прочной бесцветной ножкой 87–120 мкм (рис. 3).



Рисунок 3 – Телии (1) и телиоспоры (2) возбудителя ржавчины *Puccinia helianthi* Schwein. на подсолнечнике (ориг.)

По нашим наблюдениям и литературным данным, у *P. helianthi* телии формируются примерно через месяц после заражения на том же двухъядерном мицелии, они постепенно заменяют урединии. При сборе изолятов патогена для их идентификации мы часто наблюдали телиоспоры вместе с урединиоспорами в разном соотношении. По данным С.М.Р. Hennessy & W.E. Sackston [11], телиоспоры *P. helianthi* формировались через 22 дня после инокуляции урединиоспорами и прорастали через 15 дней. Данные наших многочисленных наблюдений всех стадий развития *P. helianthi*, а также морфологических признаков эциев, эциоспор, урединий, урединиоспор, телиоспор на поражённых ржавчиной растениях подсолнечника совпадают с вышеприведёнными (рис. 4, 5).

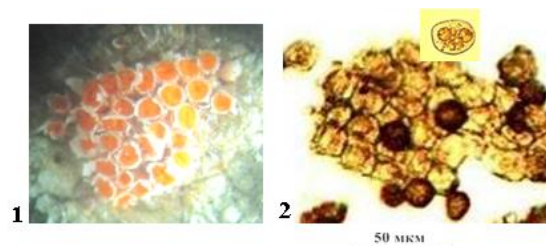


Рисунок 4 – Эции (1) возбудителя ржавчины *Puccinia helianthi* Schwein. на подсолнечнике, отделяющиеся эциоспоры (2) (ориг.)



Рисунок 5 – Урединии возбудителя ржавчины *Puccinia helianthi* Schwein. на верхней (1) и нижней (2) сторонах листа подсолнечника, урединиоспоры (3) (ориг.)

Среди большого количества изолятов возбудителя ржавчины из разных регионов РФ нами не было обнаружено других видов ржавчинных грибов, кроме *P. helianthi*, по описанным выше морфологическим признакам.

Для ржавчинных грибов характерна массовая миграция клонов урединиоспор. Известно, что споры ржавчинных грибов могут распространяться на расстояние в несколько тысяч километров, при этом они могут подниматься с воздушными потоками на высоту до 3 км и, оставаясь длительное время в воздухе, не теряют жизнеспособности [39]. Переносимые ветром на многие километры споры ржавчинных грибов, оседают на листьях растений-хозяев и прорастают, вызывая множество местных очагов инфекции, что может вызвать возникновение болезни в местности, отдаленной от первичного источника образования спор. Сохранение их жизнеспособности зависит от биологических особенностей возбудителя, а также от условий, создающихся в воздушном

потоке: температуры, влажности, солнечной радиации и других [39].

Распространение болезни может также начаться от перезимовавших телиоспор на локально рассредоточенных остатках растений подсолнечника. Так начинается ранняя болезнь, которая при благоприятных для патогена условиях приводит к увеличению потерь урожая [34; 35; 36]. Наличие пикний или эций свидетельствует об успешной перезимовке телиоспор и последующем завершении полового цикла. Чаще всего производители семян подсолнечника не замечают ржавчину до стадии формирования урединий. В районах с мягкой зимой распространение болезни может возникать от локально зимующих урединиоспор [40].

Периодически возникающие вспышки болезни и интенсивное её распространение связаны с появлением новых биотипов возбудителя, преодолевающих действие генов устойчивости подсолнечника. Генетическое разнообразие вирулентности ржавчинных грибов происходит вследствие рекомбинаций, мутаций и миграции урединиоспор [20]. Идентичные по вирулентности расы возбудителя ржавчины (324, 334, 724, 736 и 737) обнаруживались в разных странах: в Австралии, Китае и США [40; 41; 42]. Биотип 736 был идентифицирован нами в РФ в 2019 г. [43]. Также были выявлены 704 и 744, аналогичные аргентинским и американским. Идентифицированный нами впервые в 2022 г. биотип 777 [44] изредка ранее наблюдался в США [39]. Т.Ж. Gulya [30] на основании результатов генетического сравнения вирулентности южноафриканских, австралийских и американских изолятов *P. helianthi* Schwein. сгруппировал по идентичности некоторые австралийские изоляты с южноамериканскими, что позволило предположить обмен урединиоспорами с воздушными потоками через Индийский океан по аналогии с межконтинентальной интродукцией возбудителя бурой ржавчины пшеницы [30]. Миграцию рас возбудителя бурой ржавчины пшеницы в регионы Северной Америки из Мексики предположили S.M. Yang et al. [41] на основании

AFLP-анализа и высокой степени сходства SSR-генотипов и фенотипов по вирулентности для носителей генов Lr17, Lr3bg и Lrb.

Не исключается также распространение вирулентных биотипов с телиоспорами на семянках подсолнечника [42].

Очередная волна интенсивного распространения ржавчины на подсолнечнике в Российской Федерации в последние двадцать лет обусловлена появлением новых более вирулентных биотипов возбудителя. Нами были идентифицированы в соответствии с международно принятой номенклатурой 27 новых биотипов *P. helianthi* Schwein. Такое разнообразие вирулентных биотипов может быть связано с интенсивным возделыванием здесь гибридов подсолнечника иностранной селекции на протяжении трёх последних десятилетий.

Заключение. Согласно литературным источникам, существуют еще четыре вида возбудителя ржавчины, споры которых воздушными потоками теоретически могли бы быть занесены на поля подсолнечника Российской Федерации. Наблюдения за жизненным циклом возбудителя ржавчины, изоляты которого были собраны в производственных посевах подсолнечника в последние годы в различных регионах РФ, подтверждают, что характерные морфологические признаки телиоспор и пятиступенчатый цикл развития полностью соответствуют описанию, выполненному в своё время L.D. Schweinitz и дополненному его последователями для *P. helianthi*.

Принимая во внимание возможность обнаружения в посевах подсолнечника в РФ других видов возбудителей ржавчины, необходимо учитывать преобладание *Puccinia helianthi* Schwein. в полях. Доминирование в настоящее время этого вида возбудителя ржавчины свидетельствует, что именно его необходимо использовать в селекции подсолнечника на иммунитет. При этом следует принимать во внимание внутривидовые различия биотипов паразита по их вирулентности и распространённости.

Список литературы

1. Воронин М.С. Исследования над развитием ржавчинного грибка, *Puccinia helianthi* Schwein., причиняющего болезнь подсолнечнику. – СПб., 1871. – 35 с.
2. Ячевский А.А. Болезни растений. – СПб., 1911. – Т. 2. – 240 с.
3. Вавилов Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петровской с.-х. академии. – 1918. – Вып. 1–4. – С. 1–244.
4. Целле М.А. Болезни подсолнечника. – Л., 1932. – 31 с.
5. Наумов Н.А. Болезни сельскохозяйственных растений. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1940. – 557 с.
6. Лекомцева С.Н. Жизнь растений. Грибы / Под ред. Горленко М.В. – 1976. – Т. 2. – С. 362.
7. Arthur J.C. Cultures of Uredineae in 1902 // Jan. 1903. – Vol. 35. – Is. 1. – P. 10–23.
8. Arthur J.C. Uredinales, Aecidiaceae // North Amer. Fl. – 1907. – Т. 6. – Part 2. – 84 p.
9. Craigie J.H. Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi // Nature. – 1927. – 120. – P. 765–768.
10. Craigie J.H. On the occurrence of pycnia and aecia in certain rust fungi // Phytopathology. – 1928. – 18. – P. 1005–1015.
11. Hennessy C.M.R., Sackston W.E. Studies on sunflower rust. XX. Specialization of *Puccinia helianthi* on sunflower in Texas // Canad. J. Bot. – 1972. – V. 50. – No. 9. – P. 1871–1877.
12. Dietel P. Reihe Uredinales // Engler und Prantl., Nat. Pfl. Leipzig. – 1897. – Bd. I. – S. 35; 1900. – Bd 6. – S. 24–81; Aufl. – 1928. – Bd. 6. – S. 24–98.
13. Dietel P., Arthur J.C. Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen // Bot. Centrbl. – 1907. – Bd. 104. – S. 45–48.
14. Dietel P. Betrachtungen zur Entwicklung des Stammbaums der Pucciniastreen // Ann. Mykol. – 1938. – Bd. 36. – S. 1–8.
15. Азбукина З.М. Надродовая классификация ржавчинных грибов (Uredinales) // Комаровские чтения. – Владивосток, 2004. – Вып. 1. – С. 10–27.
16. Cummins G.B., Hiratsuka Y. Families of Uredinales // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). – 1984. – No. 22. – P. 191–208.
17. Cummins G.B., Hiratsuka Y. Illustrated genera of rust fungi. – St. Paul, Minnesota, 2003. – 225 p.
18. Транишель В.Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1939. – 426 с.
19. Лукьянова Е.Н. О некоторых особенностях возбудителя ржавчины подсолнечника // Сб. студенч. науч.-исслед. работ ТСХА. – 1948. – Вып. 1. – С. 21.
20. Тихоненко Ю.Я., Эйм М.К., Вилсон В.Г., Коритнянская В.Г. Новые находки *Puccinia helianthi* Schw. на *Cyclachena xanthiipolia* (Nutt.) Fresen. из Украины // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70. – № 5. – С. 678–680.
21. Gulya T.J., Venette R., Venette J.R., Lamey H.A. Sunflower rust // NDSU Ext. Ser. Bull. – June 1990. – PP-998.
22. Gulya T., Rashid K., Masirevic S. Sunflower diseases // In: Sunflower Technology and Production / Ed. by A.A. Schneiter. – American Society Agronomy, Madison, WI, 1997. – Vol. 35. DOI: 10.2134/agronmonogr35.c6.
23. Gulya T.J., Kong G., Brothers M. Rust resistance in wild *Helianthus annuus* and variation by geographic origin // In: Proc. of the 15th Intern. Sunfl. Conf., Toulouse, France, June 12–15, 2000. – P. 138–142.
24. Friskop A., Markell S., Gulya T., Halley S., Schatz B., Schaefer J., Wunsch M., Meyer S., Kandel H., Acevedo M., Venette J., Venette R. Sunflower rust // North Dakota Cooperative Extension Service Publication. – 2011. – PP-1557.
25. Cummins G.B. Rust fungi on legumes and composites in North America. – University of Arizona Press, Tucson, 1978. – 424 p.
26. Sendall B.C., Kong G.A., Goulter K.C., Aitken E.A.B., Thompson S.M., Mitchell J.H.M., Kochman J.K., Lawson W., Shatte T., Gulya T.J. Diversity in the sunflower: *Puccinia helianthi* pathosystem in Australia // Australasian Plant Pathology. – 2006. – Vol. 35 (6). – P. 657–670.
27. D'Arcy C.J., Eastburn D.M., Schumann G.L. Illustrated Glossary of Plant Pathology. The Plant Health Instructor. – 2001. DOI: 10.1094/PHI-I-2001-0219-01.
28. Markell S., Gulya T., McKay K., Hutter M., Hollingsworth C., Ulstad V., Koch R., Knudsvig A. Widespread occurrence of the aecial stage of sunflower rust caused by *Puccinia helianthi* in North Dakota and Minnesota in 2008 // Plant Dis. – 2009. – Vol. 93. – P. 668.
29. Sackston W.E. Studies on sunflower rust. III. Occurrence, distribution, and significance of races of *Puccinia helianthi* Schwein. // Canadian Journal of Botany. – 1962. – Vol. 40. – P. 1449–1458.
30. Gulya T.J. The sunflower rust situation: current races in the northern and central Great Plains, and resistance in oilseed and confection hybrids // In: Proceedings of the 28th sunflower research workshop. Fargo, ND, 11–12 January 2006. https://www.sunflowernsa.com/research/researchworkshop/documents/Gulya_Rust_06.
31. Gulya T.J., Mathew F., Harveson R., Markell S., Block C. Diseases of sunflower // In: Handbook of Florists' Crops Diseases / Eds: R.J. McGovern and W.H. Elmer. – Springer, 2018. – P. 787–837. DOI: 10.1007/978-3-319-32374-9_27-1.
32. Harveson R. First report of early spore stages of sunflower rust, caused by *Puccinia helianthi*, in Nebraska // Plant Health Progress. 2010. – Vol. 11 (1). DOI: 10.1094/PHP-2010-0315-01-BR.
33. Friskop A.J., Markell S.G., Harveson R.M., Block C.C., Gulya T.J. Rust // In: Compendium of

Sunflower Diseases and Pests. – American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 2016. – P. 23–25.

34. *Harveson R., Markell S., Block C., Gulya T.* Compendium of Sunflower Diseases. – American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 2016. – 140 p.

35. *Harveson R.M.* Discovering the function of pycnia in rust fungi // *Phytopathol. News.* – 2018. – Vol. 52 (3). – P. 29.

36. *Harveson R.M.* Sunflower rust and its influence on today's sunflower production // *Phytopathol. News.* – 2019. – Vol. 53 (11). – P. 152.

37. *Азбукина З.М., Николаева М.И.* *Puccinia xanthii* Schwein. в СССР // *Новости систематики низших растений.* – Л.: Наука, 1970. – С. 232–234.

38. *Gulya T.J., Charlet L.D.* First report of *Puccinia xanthii* on sunflower in North America // *Plant Dis.* – 2002. – Vol. 86. – No 5. – P. 564.1–564.1.

39. *Friskop A.J., Gulya T.J., Harveson R.H., Humann R.M., Acevedo M., Markell S.G.* Phenotypic diversity of *Puccinia helianthi* (sunflower rust) in the United States from 2011 and 2012 // *Plant Dis.* – 2015. – Vol. 99. – P. 1604–1609.

40. *Gulya T.J.* Changes in sunflower disease incidence in the United States during the last decade // *Proc. of 14th Intern. Sunfl. Conf., June 12–20, 1996, Beijing, China.* – Vol. 2. – P. 651–657.

41. *Yang S.M., Antonelli E.E., Luciano H., Lucinai N.D., Yang S.M.* Argentine and Australian sunflower rust differentials to four North American cultures of *Puccinia helianthi* from North Dakota // *Plant Disease.* – 1986. – Vol. 70. – P. 883–886.

42. *Huguet N., Perez J., Quiroz F.* *Puccinia helianthi* Schw., infecciones en híbridos comerciales en Argentina y su evolución durante dos décadas // *Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordoba, Spain.* – 2008. – P. 8–12.

43. *Арасланова Н.М., Ивевбор М.В., Антонова Т.С., Хатнянский В.И.* Определение расовой принадлежности изолятов ржавчины (*Puccinia helianthi* Schwein.), поражающей подсолнечник в некоторых регионах РФ // *Масличные культуры.* – 2019. – Вып. 4 (180). – С. 107–112.

44. *Арасланова Н.М., Антонова Т.С., Саукова С.Л., Ивевбор М.В.* Разнообразие биотипов возбудителя ржавчины подсолнечника в регионах Российской Федерации // *Аграрная наука Северо-Востока.* – 2023. – № 24 (5). – С. 792–798. DOI: 10.30766/2072-9081.2023.24.5.

References

1. *Voronin M.S.* Issledovaniya nad razvitiem rzhavchinnogo gribka, *Puccinia helianthi* Schwein., prichinyayushchego bolezni' podsolnechniku. – SPb., 1871. – 35 s.

2. *Yachevskiy A.A.* Bolezni rasteniy. – SPb., 1911. – Т. 2. – 240 s.

3. *Vavilov N.I.* Immunitet rasteniy k infektsionnym zabolevaniyam // *Izv. Petrovskoy s.-kh. akademii.* – 1918. – Vyp. 1–4. – S. 1–244.

4. *Tselle M.A.* Bolezni podsolnechnika. – L., 1932. – 31 s.

5. *Naumov N.A.* Bolezni sel'skokhozyay-stvennykh rasteniy. – M.-L.: Sel'khozgiz, 1940. – 557 s.

6. *Lekomtseva S.N.* Zhizn' rasteniy. Griby / Pod redaktsiyey Gorlenko M.V. – 1976. – Т. 2. – S. 362.

7. *Arthur J.C.* Cultures of Uredineae in 1902 // *Jan. 1903.* – Vol. 35. – Is. 1. – P. 10–23.

8. *Arthur J.C.* Uredinales, Aecidiaceae // *North Amer. Fl.* – 1907. – Т. 6. – Part 2. – 84 p.

9. *Craigie J.H.* Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi // *Nature.* – 1927. – 120. – P. 765–768.

10. *Craigie J.H.* On the occurrence of pycnia and aecia in certain rust fungi // *Phytopathology.* – 1928. – 18. – P. 1005–1015.

11. *Hennessy C.M.R., Sackston W.E.* Studies on sunflower rust. XX. Specialization of *Puccinia helianthi* on sunflower in Texas // *Canad. J. Bot.* – 1972. – V. 50. – No. 9. – P. 1871–1877.

12. *Dietel P.* Reihe Uredinales // *Engler und Prantl., Nat. Pfl. Leipzig.* – 1897. – Bd. I. – S. 35; 1900. – Bd 6. – S. 24–81; Aufl. – 1928. – Bd. 6. – S. 24–98.

13. *Dietel P., Arthur J.C.* Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen // *Bot. Centrbl.* – 1907. – Bd. 104. – S. 45–48.

14. *Dietel P.* Betrachtungen zur Entwicklung des Stammbaums der Pucciniastreen // *Ann. Mykol.* – 1938. – Bd. 36. – S. 1–8.

15. *Azbukina Z.M.* Nadrodovaya klassifikatsiya rzhavchinnyykh gribov (Uredinales) // *Komarovskie chteniya.* – Vladivostok, 2004. – Vyp. 1. – S. 10–27.

16. *Cummins G.B., Hiratsuka Y.* Families of Uredinales // *Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.).* – 1984. – No. 22. – P. 191–208.

17. *Cummins G.B., Hiratsuka Y.* Illustrated genera of rust fungi. – St. Paul, Minnesota, 2003. – 225 p.

18. *Tran shel' V.G.* Obzor rzhavchinnyykh gribov SSSR. – M.-L.: Izd. AN SSSR, 1939. – 426 c.

19. *Luk'yanova E.N.* O nekotorykh osobennostyakh vozbuditelya rzhavchiny podsolnechnika // *Sb. studench. nauch.-issled. rabot TSKhA.* – 1948. – Vyp. 1. – S. 21.

20. *Tikhonenko Yu.Ya., Eym M.K., Vilson V.G., Koritnyanskaya V.G.* Novye nakhodki *Puccinia helianthi* Schw. na *Cyclachena xanthiipolia* (Nutt.) Fresen. iz Ukrainy // *Ukr. botan. zhurn.* – 2013. – Т. 70. – № 5. – S. 678–680.

21. *Gulya T.J., Venette R., Venette J.R., Lamey H.A.* Sunflower rust // *NDSU Ext. Ser. Bull.* – June 1990. – PP-998.

22. *Gulya T., Rashid K., Masirevic S.* Sunflower diseases // In: *Sunflower Technology and Production / Ed. by A.A. Schneiter.* – American Society Agronomy, Madison, WI, 1997. – Vol. 35. DOI: 10.2134/agronmonogr35.c6.

23. *Gulya T.J., Kong G., Brothers M.* Rust resistance in wild *Helianthus annuus* and variation by

geographic origin // In: Proc. of the 15th Intern. Sunfl. Conf., Toulouse, France, June 12–15, 2000. – P. 138–142.

24. Friskop A., Markell S., Gulya T., Hal-ley S., Schatz B., Schaefer J., Wunsch M., Meyer S., Kandel H., Acevedo M., Venette J., Venette R. Sunflower rust. North Dakota Cooperative Extension Service Publication. – 2011. – PP-1557.

25. Cummins G.B. Rust fungi on legumes and composites in North America. – University of Arizona Press, Tucson, 1978. – 424 p.

26. Sendall B.C., Kong G.A., Goulter K.C., Aitken E.A.B., Thompson S.M., Mitchell J.H.M., Kochman J.K., Lawson W., Shatte T., Gulya T.J. Diversity in the sunflower: *Puccinia helianthi* pathosystem in Australia // Australasian Plant Pathology. – 2006. – Vol. 35 (6). – P. 657–670.

27. D'Arcy C.J., Eastburn D.M., Schumann G.L. Illustrated Glossary of Plant Pathology. The Plant Health Instructor. – 2001. DOI: 10.1094/PHI-I-2001-0219-01.

28. Markell S., Gulya T., McKay K., Hutter M., Hollingsworth C., Ulstad V., Koch R., Knudsvig A. Widespread occurrence of the aecial stage of sunflower rust caused by *Puccinia helianthi* in North Dakota and Minnesota in 2008 // Plant Dis. – 2009. – Vol. 93. – P. 668.

29. Sackston W.E. Studies on sunflower rust. III. Occurrence, distribution, and significance of races of *Puccinia helianthi* Schwein. // Canadian Journal of Botany. – 1962. – Vol. 40. – P. 1449–1458.

30. Gulya T.J. The sunflower rust situation: current races in the northern and central Great Plains, and resistance in oilseed and confection hybrids // In: Proceedings of the 28th sunflower research workshop. Fargo, ND, 11–12 January 2006. https://www.sunflowerusa.com/research/research-workshop/documents/Gulya_Rust_06.

31. Gulya T. J., Mathew F., Harveson R., Markell S., Block C. Diseases of sunflower // In: Handbook of Florists' Crops Diseases / Eds: R.J. McGovern and W.H. Elmer. – Springer, 2018. – P. 787–837. DOI: 10.1007/978-3-319-32374-9_27-1.

32. Harveson R. First report of early spore stages of sunflower rust, caused by *Puccinia helianthi*, in Nebraska // Plant Health Progress. – 2010. – Vol. 11 (1). DOI: 10.1094/PHP-2010-0315-01-BR.

33. Friskop A.J., Markell S.G., Harveson R.M., Block C.C., Gulya T.J. Rust // In: Compendium of Sunflower Diseases and Pests. – American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 2016. – P. 23–25.

34. Harveson R., Markell S., Block C., Gulya T. Compendium of Sunflower Diseases. – American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 2016. – 140 p.

35. Harveson R.M. Discovering the function of pycnia in rust fungi // Phytopathol. News. – 2018. – Vol. 52 (3). – P. 29.

36. Harveson R.M. Sunflower rust and its influence on today's sunflower production // Phytopathol. News. – 2019. – Vol. 53 (11). – P. 152.

37. Azbukina Z.M., Nikolaeva M.I. *Puccinia xanthii* Schwein. v SSSR // Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. – L.: Nauka, 1970. – S. 232–234.

38. Gulya T.J., Charlet L.D. First report of *Puccinia xanthii* on sunflower in North America // Plant Dis. – 2002. – Vol. 86. – No 5. – P. 564.1–564.1.

39. Friskop A.J., Gulya T.J., Harveson R.H., Humann R.M., Acevedo M., Markell S.G. Phenotypic diversity of *Puccinia helianthi* (sunflower rust) in the United States from 2011 and 2012 // Plant Dis. – 2015. – Vol. 99. – P. 1604–1609.

40. Gulya T.J. Changes in sunflower disease incidence in the United States during the last decade // Proc. of 14th Intern. Sunfl. Conf., June 12–20, 1996, Beijing, China. – Vol. 2. – P. 651–657.

41. Yang S.M., Antonelli E.E., Luciano H., Lucinai N.D., Yang S.M. Argentine and Australian sunflower rust differentials to four North American cultures of *Puccinia helianthi* from North Dakota // Plant Disease. – 1986. – Vol. 70. – P. 883–886.

42. Huguet N., Perez J., Quiroz F. *Puccinia helianthi* Schw., infecciones en híbridos comerciales en Argentina y su evolución durante dos décadas // Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordoba, Spain. – 2008. – P. 8–12.

43. Araslanova N.M., Ivebor M.V., Antonova T.S., Khatnyanskiy V.I. Opredelenie rasovoy prinadlezhnosti izolyatov rzhavchiny (*Puccinia helianthi* Schwein.), porazhayushchey podsolnechnik v nekotorykh regionakh RF // Maslichnye kul'tury. – 2019. – Vyp. 4 (180). – S. 107–112.

44. Araslanova N.M., Antonova T.S., Saukova S.L., Ivebor M.V. Raznoobrazie biotipov vzbuditelya rzhavchiny podsolnechnika v regionakh Rossiyskoy Federatsii // Agramaya nauka Evro-Severo-Vostoka. – 2023. – № 24 (5). – S. 792–798. DOI: 10.30766/2072-9081.2023.24.5.

Сведения об авторах

Н.М. Арасланова, вед. науч. сотр., канд. с.-х. наук

Т.С. Антонова, зав. лаб., гл. науч. сотр., д-р биол. наук

С.Л. Саукова, ст. науч. сотр., канд. биол. наук

М.В. Ивебор, вед. науч. сотр., канд. с.-х. наук

Получено/Received

28.05.2024

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed

31.05.2024

Получено после доработки/Manuscript revised

07.06.2024

Принято/Accepted

07.10.2024

Manuscript on-line

30.11.2024