

УДК 632+633.11

DOI 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116

ЖЕЛТАЯ ПЯТНИСТОСТЬ ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВРЕДНОСТЬ, РАСОВЫЙ СОСТАВ (ОБЗОР)

Ким Юрий Сергеевич, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории иммунитета зерновых культур к грибным болезням

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

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

Ключевые слова: желтая пятнистость листьев пшеницы, *Pyrenophora tritici-repentis*, распространение, вредность, расовый состав

Желтую пятнистость листьев пшеницы вызывает возбудитель *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.). Это широко распространённая болезнь, и кроме пшеницы патоген поражает более 60 видов культурных злаков и диких сородичей. В обзоре представлено распространение патогена в мире и в России, его биологические особенности и вредность, что сопряжено с потерями урожая до 60 % в годы его эпифитотийного развития. Особое внимание уделено расовому составу *P. tritici-repentis* в различных географических зонах и неоднородности распределения рас в мире. Наиболее распространёнными расами возбудителя жёлтой пятнистости являются расы 1 (Tox A, Tox C), 2 (Tox A), 7 (Tox A, Tox B), 8 (Tox A, Tox B, Tox C). Отмечено формирование нетипичных рас, которые невозможно отнести к существующей классификации, что свидетельствует о высоких адаптивных свойствах фитопатогена. В настоящее время повсеместное распространение гриба, его высокие адаптационные способности, насыщение севооборотов зерновыми культурами, возделывание неустойчивых сортов, минимизация обработки почвы и другие причины будут способствовать дальнейшему распространению вредоносного заболевания, что актуализирует необходимость разработки интегрированных систем защиты культуры от возбудителя желтой пятнистости.

Введение

Одной из первых культур, которую человек начал возделывать, была пшеница. Эта относительно неприхотливая культура имеет многообразие дикорастущих и культурных видов [1]. Широкий ареал распространения данной культуры главным образом обоснован диапазоном условий, в которых она способна произрастать и давать урожай. В наше время данная культура приобрела стратегическое значение для многих стран мира. По данным ФАОСТАТА, на 2017 год страны-лидеры по производству пшеницы - это Китай (134,3 млн. тонн), Индия (98,5 млн. тонн), Россия (85,9 млн. тонн), США (47,7 млн. тонн), Франция (36,9 млн. тонн), Австралия (31,8 млн. тонн). Эксперты прогнози-

руют дальнейшее увеличение производства пшеницы, что связано с ростом населения [2,3]. По прогнозам в перспективе население планеты вырастет на 2,3 миллиарда человек к 2050 году. На успешное производство пшеницы влияет множество факторов, в том числе болезни, которые способны приводить к колоссальным потерям урожая. К таким болезням относится жёлтая пятнистость листьев пшеницы (возбудитель *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.) [4]. Жёлтая пятнистость начала приносить экономический ущерб со второй половины двадцатого века. Заболевание стремительно прогрессирует, его развитие часто достигает уровня эпифитотий, которые повторяются 3–4 раза в 10 лет.



Рис. 1 - Распространение желтой пятнистости на карте мира

Систематическое положение

Желтая пятнистость относится к типу *Ascomycota*, к классу *Ascomycetes*. *Pyrenophora tritici-repentis* относится к отряду *Pleosporales* и семейству *Pleosporaceae* и находится в группе с другими экономически значимыми вредными объектами видов *Cochliobolus*, *Leptosphaeria* и *Stagonospora* в пределах семейства *Pleosporaceae* [5, 6].

Распространение жёлтой пятнистости листьев в мире

Судя по данным из отчетов, собранных Хосфордом Р. М., впервые желтая пятнистость была обнаружена в Германии в 1902 году [7]. Позже патоген обнаружен в Соединенных Штатах в 1923 году [8]. Причем, проявление симптомов болезни разнилось от минимальной до тяжёлой степени поражения. В странах Европы (кроме Германии) желтая пятнистость была обнаружена к 1928 году [9]. Также в 1928 году желтая пятнистость была обнаружена в Японии [10]. Первые сообщения о патогене в Индии были в 1931 году [11]. В 1937 году желтую пятнистость обнаружили в зерне в Канаде [12]. В 1953 году *P. tritici-repentis* обнаружена на Аляске и в Австралии [13]. Спустя год желтая пятнистость проявилась с сильным развитием в Восточной Африке в Кении, где в этот период была эпифитотия, потери урожая пшеницы достигли 75 %. [14]. В 1959

году желтую пятнистость отметили в Китае, спустя 3 года в Тайланде [15,16]. В 1968 году желтая пятнистость была выявлена в Бразилии [17]. В 1974 году патоген обнаружен в Грузии, Афганистане и Иране. [18] В 1975 году желтая пятнистость листьев пшеницы обнаружена на территории Финляндии [18, 19]. В настоящее время гриб с высокой частотой встречается практически во всех районах выращивания пшеницы в мире [19]. Желтая пятнистость поражает растения в Колумбии, Эквадоре и Перу [20, 21]. В последнее время патоген приобрел широкое распространение в Аргентине, где в начале 1980-х годов был вредоносен на посевах пшеницы в Буэнос-Айресе, также *P. tritici-repentis* распространена в Чили, Парагвае и Уругвае [22].

Из вышеперечисленных стран, где отмечен патоген, видно, что он имеет широкое распространение на всех континентах планеты, кроме Антарктиды. Распространение жёлтой пятнистости отмечено не только на континентах, но и на островах Новой Зеландии, Японии (рис. 1).

Распространение желтой пятнистости листьев в России

С 1988 года патоген распространялся по северо-восточной части Европы. В 1985 году желтая пятнистость отмечена на юго-западе России, на полях Кубани и Ставрополя [23]. Спустя 7 лет желтая пятнистость встречалась

на полях Кубани и Ставрополя сравнительно редко. Однако к 1995 году патоген был распространён в районах Северного Кавказа, Молдавии, Украины, юга Белоруссии, западных районах России и Прибалтики [24, 25]. В 2003 году желтая пятнистость была выявлена впервые на территории Курганской области. К 2007 году возбудитель обнаружен в Дагестане, Башкирии, Ленинградской, Псковской, Новгородской, Омской областях, на Алтае, а также Калининградской области и Поволжье [26]. По оценке российских учёных, следующие области, в которых можно ожидать появления желтой пятнистости, будут Челябинская, Свердловская, Тюменская [27]. Мироненко Н. В. с соавторами указывает на то, что распространение патогена направлено в северные части страны [28]. Заболевание прогрессирует, его развитие часто достигает уровня эпифитотий, которые повторяются 3–4 раза за 10 лет [29].

Многолетними исследованиями специалистов ФГБНУ ВНИИБЗР отмечено, что желтая пятнистость листьев пшеницы широко распространена во всех агроклиматических зонах Краснодарского и Ставропольского краев [30]. В 2010 году желтая пятнистость также была отмечена во всех агроклиматических зонах юга России, однако развитие болезни было меньшим по отношению к предыдущим годам. Специалисты ФГБНУ ВНИИБЗР связывают это с внедрением устойчивых сортов пшеницы и фунгицидными обработками против *P. tritici-repentis* [31]. В 2018 году желтая пятнистость была также отмечена во всех агроклиматических зонах юга России с максимальным развитием 11,6 %, при этом распространение было высоким и колебалось в пределах от 30 % до 100 % [32].

Биология и вредоносность *Pyrenophora tritici-repentis*

Желтая пятнистость листьев пшеницы поражает все виды пшеницы, включая *Triticum aestivum* (мягкая пшеница) и *T. turgidum* (английская пшеница). *P. tritici-repentis* была выделена с таких видов, как *Secale cereale*, *Bromus spp.*, *Dactylis glomerata*, *Hordeum vulgare*, *Avena sativa*. В общей сложности жёлтая пятнистость способна развиваться на более чем 60 видах культурных и дикорастущих злаков. Вспышки данного заболевания отмечены, начиная с 1980-х годов [33]. Широкий круг поражаемых растений - это одна из особенностей патогена, которая способствует



Рис. 2. – Псевдотуморы возбудителя желтой пятнистости [30]

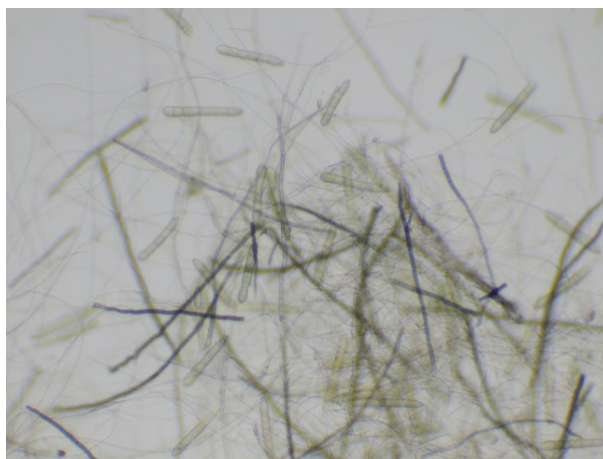


Рис. 3 - Конидии гриба *P. tritici-repentis* (ориг.)

его широкому распространению, так как сорные растения, падалица и пожнивные остатки могут служить первичным источником инокулята. Данная особенность патогена сопряжена с его циклом развития, который предполагает наличие двух стадий развития, половую и бесполоую.

Телеоморфная стадия обеспечивает половое размножение, а анаморфная - бесполое. Сезонное чередование стадий развития обеспечивают желтой пятнистости лучшие условия зимовки.

Инфекция, сохранившаяся на растительных остатках. Зимой на соломе формируются псевдотеции, которые при наступлении благоприятных условий служат первичным инокулятом (рис. 2).

После конидии попадают на лист растения и прорастают. В дальнейшем в течение вегетации происходит перезаражение соседних растений (рис. 3) [29, 31].

Аскоспоры (телеоморфное состояние) представляют собой первичный инокулят в начале весны. Однако аскоспоры способны заражать растение-хозяина на протяжении всего вегетационного периода и поражают листья в непосредственной близости от поражённого растительного остатка.

Конидии (анаморфное состояние) представляют собой вторичный инокулят, однако ввиду непрерывности цикла воспроизведения конидий гриб способен перезаражать растение в течение всего вегетационного периода, следовательно, приносить большой ущерб (рис. 4) [25].

Как у многих фитопатогенных грибов, повышенная влажность способствует образованию конидий на листьях, а анемохория (способность распространяться с помощью ветра) позволяет патогену преодолевать большие расстояния, что также способствует широкому рас-

пространению патогена [34].

P. tritici-repentis поражает преимущественно листья, однако также способна поражать стебли, колос, колосовые чешуйки, образуя на них хлорозы и некрозы, которые имеют вид небольших желто-коричневых пятен линзовидной формы. С прогрессивным течением болезни пятна могут сливаться в более крупные, также патоген вызывает при заражении семян красное зерно, что также является источником инокулята. Проявление симптомов обусловлено действием селективных токсинов гриба на клетки растения. Действие токсинов заключается в том, что поражённая ткань листа теряет способность к фотосинтезу. Следовательно, снижается общая площадь листа, способная фотосинтезировать, что в итоге приводит к потере качества и количества урожая (рис. 5) [35].

Высокая вредоносность патогена, которая отмечается после 1970-х г., объясняется переносом ToxA из *Stagonospora nodorum* в *P. tritici-repentis*. Во многих странах, где широко используют способ нулевой обработки почвы, отмечается повышенная вредоносность патогена [37].

Некротрофный гриб *Pyrenophora tritici-repentis*, продуцируя токсин ToxA, воздействует белками на хлоропласты пшеницы. Эти воздействия и приводят к симптомам, которые наблюдаются на пораженных листьях. Димерные белки пшеницы PR-1-5, взаимодействуя с токсином ToxA, способствуют развитию некроза. Важно отметить, чем восприимчивее сорт к патогену, тем сильнее будет проявляться экспрессия

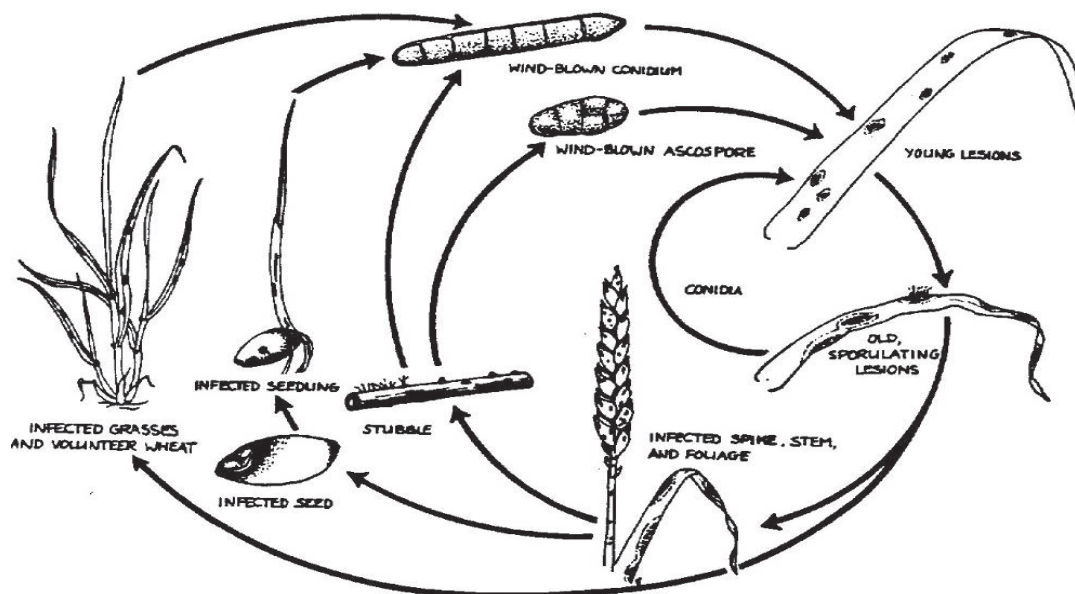


Рис. 4 - Годовой цикл развития возбудителя желтой пятнистости листьев на пшенице [17]

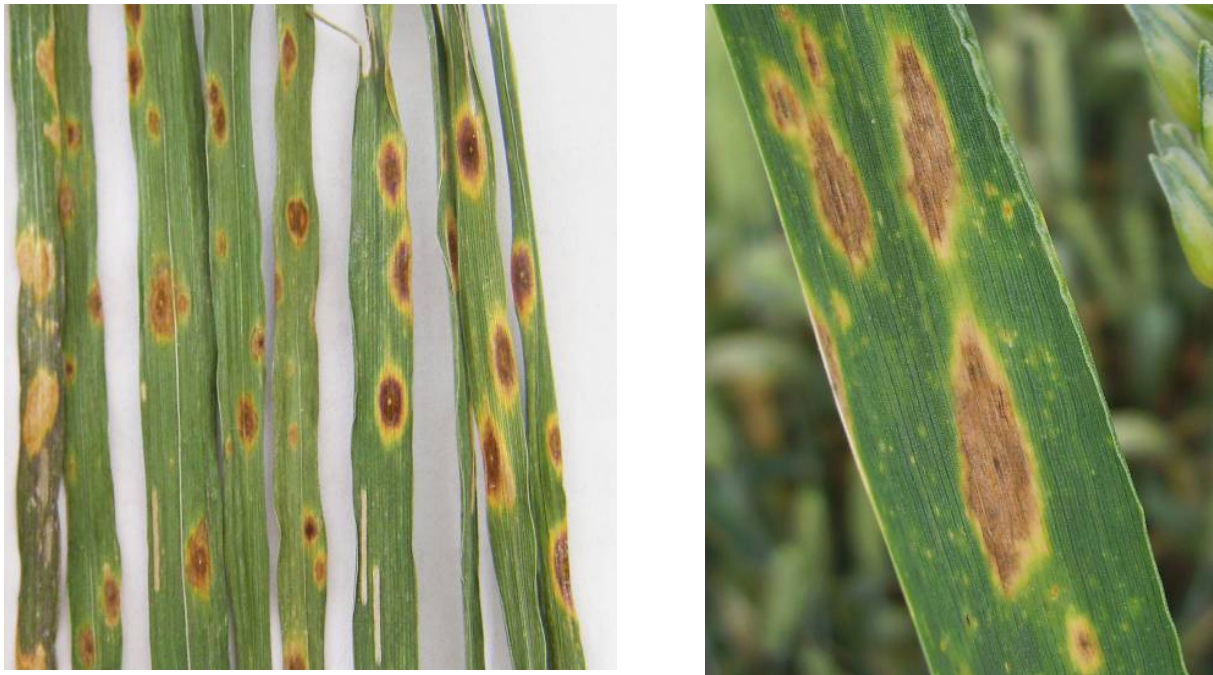


Рис. 5 – Пораженный лист пшеницы возбудителем желтой пятнистости [36]

гена *Pr-1-5*. Поэтому *ToxA* приводит к включению механизмов защитного ответа у чувствительных пшениц, что в свою очередь способствует более сильному развитию [38]. Проявляется снижение урожая в снижении массы 1000 зерен, так как из-за преждевременного отмирания листьев нарушается процесс налива зерна.

Структура популяции желтой пятнистости в мире по расовому составу

Раса – это популяции определенного вида, которые имеют генетические и морфологические отличия от других рас данного вида. Образования новых рас происходит под воздействием микроэволюционных процессов, протекающих в популяции. Часто микроэволюционные процессы вследствие географической и экологической изоляции популяции [39].

В настоящее время учёные, изучая патоген, ведут учёт распространения, не только регистрируя желтую пятнистость непосредственно, но и учитывают структуру популяции в регионах обнаружения, так как расовое разнообразие обеспечивает патогену экологическую пластичность. Также стоит отметить факт разнообразия рас, отличающихся по степени вирулентности.

К настоящему времени описано 8 рас *Pyrenophora tritici-repentis*. Их разнообразие позволяет патогену приспосабливаться к новым условиям обитания, и на сегодняшний день ареал обитания желтой пятнистости совпадает с основными зонами возделывания пшеницы [33].

Проявление симптомов *Pyrenophora tritici-repentis* на пораженном растении зависит от того, какой патотоксин воздействует на растение-хозяина. Возбудитель желтой пятнистости подразделяется на 8 рас, каждой расе соответствует определенный набор патотоксинов. Раса 1 определяется благодаря токсинам *Ptr Tox A* (вызывает некроз), *Tox C* (вызывает хлороз). Раса 2 несет в себе только один патотоксин *Ptr Tox A*. Раса 3 имеет также один токсин *Ptr Tox C*. Раса 4 характерна тем, что не образует патотоксинов. Раса 5 несет в себе патотоксин *Ptr Tox B* (вызывает хлороз). Раса 6 имеет *Ptr Tox B* и *Tox C*, в то время, как раса 7 имеет *Ptr Tox A* и *Tox B*. Раса 8 имеет все три патотоксина и считается самой вирулентной [39].

В Австралии желтая пятнистость была обнаружена в 1953 году, а к 1970 году патоген стал приносить ущерб сельхозпроизводителям. Наибольшая распространённость и вредоносность отмечена в регионах на юго-востоке Австралии в Новом Южном Уэльсе, на северо-востоке в Квинсленде и в Викторианском, южно-австралийском и западно-австралийском регионе. Расовый состав патогена в Австралии составляет раса 1 с частотой встречаемости 12,2 %, и раса 7 с частой встречаемости 87,5 % [37].

В США желтая пятнистость также имеет широкое распространение. В штате Огайо и смежных округах штата были собраны изоляты, представленные расами 1, 2 и 3 *P. tritici-repentis*.

Наиболее часто в 2002-2003 годах встречалась раса 1, которая превышала встречаемость расы 2 и 3 в три раза [40].

Канадские учёные провели анализ молекулярной дисперсии (AMOVA), который показал, что расовый состав популяции *P. tritici-repentis* в Канаде отличен от северокавказской популяции на 9 %, в то время, как генетическое различие от изолятов Ближнего Востока составило 32 % [41]. В ходе молекулярного анализа изолятов *P. tritici-repentis* учёные пришли к выводу, что канадские изоляты имеют наиболее близкое родство с азербайджанской популяцией патогена. Расы 1 и 2 отмечены в западной Канаде с частотой встречаемости 57 % и 40 %. В Альберте раса 1 была наиболее распространённой (76 %), в то время, как в Саскачеване это была раса 2 (57 %). Раса 3 была обнаружена только в Саскачеване в 2013 году всего на 2 изолятах.

Ученый из Бразилии Виктория Бертагнолли с соавторами отмечает распределение изолятов желтой пятнистости в зависимости от климатических условий региона [42]. Отобранные изоляты *P. tritici-repentis* в Бразилии в 2008 году были собраны из 3 штатов, которые, в свою очередь, были распределены на 3 участка. Первый - холодный, увлажнённый, второй участок был умеренно теплый, влажный, третий участок был с повышенной температурой и умеренной влажностью. В результате исследования бразильские учёные пришли к выводу, что на данной территории обнаружены раса 1 с 59 % распространения и раса 2 составила 50 % распространения. Однако в данном исследовании отмечается недостаточность изученности расового состава желтой пятнистости в Бразилии.

Для Аргентины желтая пятнистость также актуальна. В 2011 году в Аргентине были отобраны 65 изолятов из разных регионов. Доминирующими расами в стране были 4 и 8, однако исследователи выдвигают предположение о более сложной расовой структуре в стране [43].

Желтая пятнистость также представляет фитосанитарную угрозу для североафриканского региона. В 2017-2018 годах было проведено исследование в Тунисе, в ходе которого проанализированные изоляты были идентичны расам 2, 4, 5 и 7, а 44 % протестированных изолятов не подходили под какую-либо известную расу и были отмечены как нетипичные. Эти нетипичные изоляты вызывали те же симптомы, что и изоляты расы 7, обширный некроз и хлороз у восприимчивых растений. Однако у этих изолятов не было гена ToxA. ToxB и присутствовал в 97

% протестированных изолятов. Изолятов с ToxC выявлено не было. Тунисские учёные также подтверждают необходимость дальнейшего изучения распространения расового состава патогена в своём регионе [44].

Исследовательская группа Алжира, граничащего государства с Тунисом, также обеспокоена *P. tritici-repentis*. В Алжире учёные сгруппировали изоляты патогена в шесть рас: 1, 4, 5, 6, 7 и 8.

Расы 1 и 7 составили 41 % и 40 % от общего числа исследованных. Расы 4 и 5 были найдены только в восточных регионах, раса 6 - в западном и центральном районе Алжира. Раса 5 составляла 5 % от всех протестированных изолятов, раса 6 - 4 %, раса 8 была представлена одним изолятом [45].

В Марокко с 2013 по 2015 годы проводились исследования для определения расового состава патогена. Исследование показало идентификацию рас 1, 5, 6 и 7. Следует отметить, что расы 5 и 6 составили 47 % и 44 % протестированных изолятов и были отмечены как наиболее встречающиеся. К расе 1 относились 8 изолятов, что составило 6 % встречаемости, 3 изолята относились к расе 7. Марокканские исследователи заключили, что такое расовое разнообразие может способствовать образованию более вирулентных форм патогена и в будущем может приводить к эпифитотийному развитию болезни в Марокко [46].

В Чешской Республике распространены расы 1, 2 и 4. Частота встречаемости расы 1 в 2005 году составила 50 %, частота встречаемости рас 2 и 4 составила 3 % и 5 % соответственно. В исследованиях чешских коллег указывается, что остальные 42 % исследуемых изолятов было трудно сравнить с реакциями идентифицированных до настоящего времени рас *P. tritici-repentis*. В связи с затруднением идентификации нетипичных рас выдвинуто предположение о возможности существования новых рас. Вследствие этого исследователи отмечают необходимость продолжения исследований в этом направлении для точного определения расовой принадлежности остальных 42 % изолятов [47].

В юго-западной части Тихого океана, в Новой Зеландии патоген имеет сопряжённое распространение и вредоносность с основными зонами возделывания пшеницы в Новой Зеландии. Новозеландские фермеры, участвуя в опросах учёных, отмечали вредоносность *P. tritici-repentis* в течение последних 10 лет. Однако, учёные отмечают, что новозеландская

популяция *P. tritici-repentis* сравнительно молода, расовый состав Новой Зеландии составляет расы 1 и 2. Новозеландскими учёными было выдвинуто предположение о возрасте популяции вследствие анализа эффективности фунгицидов изопиразоловой, пропиконазоловой и протиокназоловой групп действующих веществ [48].

Таким образом, проведенный анализ показал, что доминирующими расами *P. tritici-repentis* в мире являются расы 1, 2, 7, 8. А исследователями из Алжира, Чехии, Туниса отмечаются нетипичные расы патогена, которые невозможно отнести к существующей классификации рас.

Расовый состав жёлтой пятнистости листьев в России

В России исследования по изучению структуры популяции *P. tritici-repentis* проводились во Всероссийском НИИ защиты растений Л.А. Михайловой (г. Санкт-Петербург, Пушкин) [49]. Расовую принадлежность изолятов различных популяций гриба она определяла на канадском наборе дифференциаторов. В результате исследований было установлено, что южные популяции (из Краснодарского края, Дербента) были более разнообразными по расовому составу, чем северные (из Павловска и Пскова). Также ею в 2015 году было сделано предположение, что, несмотря на широкую распространенность патогена, его популяции, распространенные на территории Северо-Запада РФ и юга Финляндии, Северного Кавказа, а также Уфимского района республики Башкортостан и Омской области, в определенной степени находятся в изоляции друг от друга.

Масштабные исследования по изучению расового состава патогена в условиях Северного Кавказа были проведены Кремневой О.Ю. и Волковой Г.В. Так, в 2010 году в южной предгорной агроклиматической зоне Северного Кавказа наиболее часто встречалась раса 1 (в 54 % случаев), раса 2 встречалась с частотой 23 %, раса 8 – 15 %, расы 4 и 7 – по 4 % [35, 50]. Расы 3, 5, 6 в южной предгорной зоне не были обнаружены. В западной приазовской зоне также доминировала раса 1 с частотой 50 %; раса 2 – 21 %, расы 8 и 3 – по 12,5 %, раса 7 – 4 %. Расы 4, 5, 6 обнаружены не были. В центральной агроклиматической зоне доминировали расы 1, 8 с частотой встречаемости по 43,3 %, раса 3 – 7 %, расы 2 и 7 – 3 %. Расы 4, 5, 6 обнаружены не были.

В 2014 году на Юге России частота расы 1 составила 21 %, расы 2 – 28 %, расы 8, образующей все три токсина, – 48 %. Авторы отмечают, что с 2010 по 2019 годы наблюдается снижение

доминирования 1 расы, доминантными расами стали 2 и 8 [50,51]. Несмотря на изменения доминирования 2 и 8 рас, исследователи отмечают, что на юге России присутствуют все восемь известных на сегодняшний день рас патогена.

Эти исследования подтверждают полученные ранее результаты о высокой распространенности патогена и его высокой экологической пластичности на юге России [51, 52]. Н.В.Мироненко с соавторами дополняет, что 100 % южных популяций патогена имеют ген ToxA, что является одним из основных признаков вирулентности патогена [53].

Заключение

Проведенный анализ литературы свидетельствует о широком распространении возбудителя желтой пятнистости листьев пшеницы. Болезнь встречается повсеместно, практически во всех регионах, где возделывают пшеницу. Исключение составляет Антарктида. В России возбудитель желтой пятнистости также имеет широкий ареал. Патоген отмечают и в северных частях страны. Однако, наибольшую вредоносность *P. tritici-repentis* проявляет на юге России в Краснодарском и Ставропольском краях и в Ростовской области. Болезнь очень вредоносна. Потери урожая могут достигать 60 %. Вспышки эпифитотии наблюдаются 3-4 раза в 10 лет.

Отмечен разнообразный расовый состав патогена. На настоящий момент известно 8 рас *P. tritici-repentis*, различающихся по способности образовывать токсины. Наиболее распространенными расами возбудителя желтой пятнистости являются расы 1 (Tox A, Tox C), 2 (Tox A), 7 (Tox A, Tox B), 8 (Tox A, Tox B, Tox C). Наиболее доминирующими в мире являются расы, которые имеют патотоксин ToxA, который вызывает некроз у восприимчивых растений и является одним из основных факторов патогенности. Учёными также отмечается необходимость изучения расового состава желтой пятнистости, так как некоторые изоляты затруднительно отнести к определенной расе. В России наибольшее разнообразие расового состава наблюдается на территории Северного Кавказа, где отмечены все расы, однако доминирующими являются раса 1 (Tox A, Tox C), 2 (Tox A), 8 (Tox A, Tox B, Tox C), 3 (Ptr Tox), 4, 7 (Tox A, Tox B). С 2010 года наблюдается доминирование расы 8, которая является самой вирулентной, так как имеет все 3 патотоксина.

Повсеместное распространение гриба, его высокие адаптационные способности, наличие севооборотов зерновыми культурами,

возделывание неустойчивых сортов, минимизация обработки почвы и другие причины - все это будет способствовать дальнейшему распространению вредоносного заболевания. В сложившихся условиях актуальной является разработка интегрированных систем защиты культуры от патогена.

Библиографический список

1. Цаценко, Л. В. Иконография пшеницы / Л. В. Цаценко // Научный журнал КубГАУ. - 2017. - № 13. - С. 240-262.
2. Значение озимой и яровой пшеницы в производстве продуктов питания / Н. В. Долгополова, В. А. Скрипин, О. М. Шершнева, Ю. В. Алябьева // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. - 2009. - № 5. - С. 52-56.
3. Сохранить и приумножить на практике: кукуруза, рис, пшеница. - URL: <http://www.fao.org/faostat/ru>, свободный
4. Папцов, А. Г. Мировой рынок средств химической защиты растений и тенденции его развития / А. Г. Папцов, А. Г. Попова // Агропродовольственная политика России. - 2013. - № 11. - С. 104-107.
5. Comparative genomics of a plant-pathogenic fungus, *Pyrenophora tritici-repentis*, reveals transduplication and the impact of repeat elements on pathogenicity and population divergence / V. A. Manning, I. Pandelov, B. Dhillon, L. J. Wilhelm, S. B. Goodwin, A. M. Berlin, M. Figueroa, M. Freitag, J. K. Hane, B. Henrissat, W. H. Holman, C. D. Kodira, J. Martin, R. P. Oliver, B. Robbertse, W. Schackwitz, D. C. Schwartz, J. W. Spatafora, B. G. Turgeon, C. Yandava, S. Young, S. Zhou, Q. Zeng, I. V. Grigoriev, L. J. Ma, L. M. Ciuffetti // *G3: Geochemistry, geophysics, geosystems*. - 2013. - P. 41-63. DOI: 10.1534/g3.112.004044
6. Class-wide phylogenetic assessment of Dothideomycetes / C. Schoch, P. W. Crous, J. Z. Groenewald, E. Boehm, T. I. Burgess, J. De Gruyter, G. De Hoog, L. Dixon, M. Grube, C. A. Gueidan // *Stud. Mycol.* - 2009. - № 64. - P. 10-15. DOI: 10.3114/sim.2009.64.01
7. Diedicke, H. Über den Zusammenhang zwischen *Pleospora* - und *Helminthosporium* - Arten / H. Diedicke // *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde Jena*. - 1902. - № 9. - P. 317-329.
8. Drechsler, C. Some graminicolous species of *Helminthosporium* / C. Drechsler // *Agric.* - 1923. - № 24. - P. 614-670.
9. Lind, J. Nogle danske Mikromyceter / J. Lind // *Dansk Botanisk Arkiv*. - 1928. - № 18. - P. 7.
10. Ito, S. The ascigerous forms of some graminicolous species of *Helminthosporium* in Japan / S. Ito, K. Kuribayashi // *J. Fac. Agric. Hokkaid. Imp. Univ.* - 1931. - № 29. - P. 85-125.
11. Mitra, M. A leaf spot disease of wheat caused by *Helminthosporium tritici-repentis* and the performance of wheat varieties against them / M. Mitra // *Indian J. Agric. Sci.* - 1934. - № 4. - P. 692-700.
12. Conners, I. L. An annotated index of plant diseases in Canada / I. L. Conners. - Can. Dept. Agric. Publ, 1967. - 381p.
13. Glaeser, G. The occurrence of important causes of injury to cultivated plants in Austria in 1965 / G. Glaeser // *Phlzenschulzberichte*. - 1966. - № 34. - P. 79-92.
14. Anonymous. Rep. Dept. Agric. Kenya. *Rev. Appl. Mycol.* - 1955. - № 1. - P. 276-277.
15. Jiang, G. Z. Graminicolous species of *Helminthosporium* from China / G. Z. Jiang // *Acta Phytopathol. Sin.* - 1959. - № 5. - P. 22-34.
16. Anonymous. Quarterly report for July-September, 1962 of the Plant Protection Committee for the South East Asia and Pacific Region. *FAO Publ. Bangkok. Rev. Appl. Mycol.* - 1962. - № 42. - P. 361.
17. Hosford, R. M. Tan spot of wheat and related diseases workshop / R. M. Hosford. - Dakota : Dakota north state university fargo, north, 1982. - P. 3-115.
18. Determinación de fuentes de Resistencia contra *Helminthosporium tritici-repentis* bajo condiciones de campo y de invernáculo / L. Gilchrist, S. F. Fuentes, I. de Bauer, M. L. de La // *Agrociencia*. - 1984. - № 56. - P. 95-106.
19. Хасанов, Б. А. Методы дифференциации пятнистостей пшеницы по симптомам и микроскопическим признакам возбудителей / Б. А. Хасанов // *Биологические науки*. - 1990. - № 2. - С. 153 - 159.
20. Dubin, H. J. Studies of soilborne diseases and foliar blights of wheat at the national wheat research experiment station, Bhairahawa / H. J. Dubin, H. P. Blimb // *Wheat Special Report*. - 1994. - № 36. - P. 34-39.
21. Luz, W. C. Effect of temperature on tan spot development in spring wheat cultivars differing in resistance / W. C. Luz, G. C. Bergstrom // *Can. J. Plant Pathol.* - 1986. - № 8. - P. 451-454.
22. Annone, J. G. Tan spot of wheat in Argentina: importance and disease management strategies / J. G. Annone // *Helminthosporium Blights of Wheat: Spot Blotch and Tan Spot (International Maize and Wheat Improvement*

Center). - 1998. - P. 339-345.

23. Пиренофороз озимой пшеницы на Северном Кавказе / Е. Ф. Гранин, Э. М. Монастырская, Г. А. Краева, К. Ю. Кочубей // Защита растений. - 1989. - № 12. - С.21.

24. Зоны вредоносной активности возбудителей пятнистостей листьев пшеницы / О. Л. Рудаков, К. Д. Титова, Г. В. Поспехов, Н. И. Фиссюра // Повышение продуктивности и устойчивости производства зерна озимой пшеницы в СССР : сборник научных трудов .- Мионовка, 1989. - С.134 - 139.

25. Поспехов, Г. В. Особенности роста и плодоношения гриба *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. в культуре / Г. В. Поспехов // Микология и фитопатология. - 1989. - Т. 23, № 2. - С. 117 - 121.

26. Диагностика возбудителей листовых пятнистостей и черни колоса пшеницы и особенности их развития в Поволжье / Т. С. Маркелова, Т. В. Кириллова, Н. В. Анисеева, О. В. Иванова // Аграрный вестник Юго-Востока. - 2010. - № 1(4). - С. 38 - 39.

27. Евсеев, В. В. Пиренофороз пшеницы в лесостепи Южного Зауралья : монография / В. В. Евсеев. – Белгород : ООО Эпицентр, 2018. - 156 с.

28. Селективное влияние сортов пшеницы с геном *tsn1* на формирование популяции возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* / Н. В. Мироненко, О. А. Баранова, Н. М. Коваленко, О. С. Афанасенко, Л. А. Михайлова // Вестник защиты растений. - 2017. - № 3(93). - С. 23–27.

29. Compendium of wheat diseases and pests / W. W. Bockus, R. Bowden, R. Hunger, T. Murray, R. Smiley // Amer Phytopathological Society Chicago Chicago. - 2010. - № 3. – P. 3-171.

30. Кремнева, О. Ю. Расовый состав популяции *Pyrenophora tritici-repentis* из разных агроклиматических зон Северного Кавказа / О. Ю. Кремнева, Г. В. Волкова // Современные решения в развитии сельскохозяйственной науки и производства. - 2016. – № 12 (78). - С. 92-96.

31. Krupinsky, J. M. Collection of conidia and ascospores of *Pyrenophora tritici-repentis*. Advances in Tan Spot Research / J. M. Krupinsky. - North Dakota Agric, 1992. - P. 91-95.

32. Ким, Ю. С. Распространение *Pyrenophora tritici-repentis* на юге России в 2018 году / Ю. С. Ким, Г. В. Волкова // III Всероссийский форум по селекции и семеноводству «Русское поле 2018» : сборник научных трудов. – Краснодар : Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина, 2019.

- С. 111-113.

33. Кремнева, О. Ю. Желтая пятнистость листьев пшеницы на Северном Кавказе / О. Ю. Кремнева, Г. В. Волкова // Защита и карантин растений. – 2011. - № 10. - С. 37-39.

34. Schilder, A. The dispersal of conidia and ascospores of *Pyrenophora tritici-repentis*. Advances in Tan Spot Research. Proceedings of the Second International Wheat Tan Spot and Spot Blotch Workshop, Fargo / A. Schilder, G. Bergstrom // Agricultural Experiment Station. - 1992. - P. 96-99.

35. Кремнева, О. Ю. Желтая пятнистость листьев пшеницы на Северном Кавказе / О. Ю. Кремнева, Г. В. Волкова // АГРО XXI. - 2007. - № 4-6. - С. 36-37.

36. Жёлтая пятнистость листьев пшеницы (возбудитель *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler.) : монография / Г. В. Волкова, О. Ю. Кремнева, А. Е. Андропова, В. Д. Надыкта. – Москва : ООО АМА-ПРЕСС, 2012. - С. 7-106.

37. Emergence of Tan Spot Disease Caused by Toxigenic *Pyrenophora tritici-repentis* in Australia Is Not Associated with Increased Deployment of Toxin-Sensitive Cultivars / R. P. Oliver, M. Lord, K. Rybak, J. D. Faris, P. S. Solomon // Phytopathology. - 2008. - № 98(5). - P. 488-491. DOI: 10.1094/PHYTO-98-5-0488.

38. A dimeric PR-1-type pathogenesis-related protein interacts with ToxA and potentially mediates ToxA-induced necrosis in sensitive wheat / Lu S. Faris, R. Sherwood, T. L. Friesen, M. C. Edwards // Mol. Plant Pathol. - 2014. - № 15. - P. 650–663. DOI: 10.1111/mpp.12122. Epub. 2014 Apr. 15.

39. Wagenitz, G. Wörterbuch der Botanik — Morphologie, anatomie, taxonomie, evolution / G. Wagenitz // Erw. Auf. – 2008. - № 2. - P. 316.

40. Distribution and Pathogenic Characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* and *Stagonospora nodorum* in Ohio / J. S. Engle, S. E. Jessica, V. Laurence, P. Madden, E. Lipps // Phytopathology. - 2006. - № 96 (12). - P. 1355-1362. DOI: 10.1094/PHYTO-96-1355.

41. Simple sequence repeats and diversity of globally distributed populations of *Pyrenophora tritici-repentis* / R. Aboukhaddour, S. Cloutier, L. Lamari, S. E. Strelkov // Canadian Journal of Plant Pathology. - 2011. - № 33(3). - P. 389-399. DOI: 10.1080/07060661.2011.590821

42. Phenotypical and genotypical characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* races in Brazil / V. V. Bertagnolli, J. R. Ferreira, Z. Liu, C. C. Deuner, C. Cardoso // European Journal

of Plant Pathology. - August 2019. - V. 154, Issue 4. -995 p., DOI:10.1007/s10658-019-01720-3

43. Moreno, M. V. Distribution of races and Tox genes in *Pyrenophora tritici-repentis* isolates from wheat in Argentina / M. V. Moreno, S. Stenglein¹, A. E. Perelló // Tropical Plant Pathology. - 2015. - № 40. - С. 141–146. DOI: 10.1007/s40858-015-0011-2

44. *Pyrenophora tritici-repentis* in Tunisia: race structure and effector genes / S. Kamel, M. Cherif, M. Hafez, T. Despains, R. Aboukhaddour // Front Plant Sci. - 2019. - № 18(10). - P. 1562. DOI: 10.3389/fpls.2019.01562

45. Distribution of races of *Pyrenophora tritici-repentis* in Algeria and identification of a new virulence type / L. Benslimane, A. Lamari, B. Benbelkacem, B. Zouaoui // Phytopathologia Mediterranea. - 2011. - № 50(2). - P. 203-211. DOI: 10.14601/Phytopathol_Mediterr-8746

46. Расовая структура *Pyrenophora tritici-repentis* в Марокко / М. Фернанда, Ф. Гамба, М. Баси, Р. Финкх // Phytopathologia Mediterranea. - 2017. - № 56(1). - P. 119-156.

47. Šárová, J. Races of *Pyrenophora tritici-repentis* in the Czech Republic / J. Šárová, A. Hanzalová, P. Bartoš // Acta agrobotanica. - 2005. - № 58. - P. 73-78. DOI: 10.5586/aa.2005.011

48. Sean, K. W. *Pyrenophora tritici-repentis* the causal agent of tan spot: characterisation of New Zealand population electronic resource on / K. W. Sean. — URL: <https://researcharchive.lincoln.ac.nz/handle/10182/6849>, свободный

ас.nz/handle/10182/6849, свободный

49. Михайлова, Л. А. Популяционная структура *Pyrenophora tritici-repentis* из Европейской части России по вирулентности / Л. А. Михайлова, И. Г. Тернюк, Н. В. Мироненко // Микология и фитопатология. - 2007. - № 3. - С. 269-275.

50. Кремнева, О. Ю. Структура популяций *Pyrenophora tritici-repentis* на Северном Кавказе по вирулентности и морфолого-культуральным признакам / О. Ю. Кремнева, Г. В. Волкова // Микология и фитопатология. - 2007. - № 4. - С. 356-361.

51. Кремнева, О. Ю. Динамика расового состава *Pyrenophora tritici-repentis* в Северо-Кавказском регионе / О. Ю. Кремнева, Г. В. Волкова, Н. М. Коваленко // Микология и фитопатология. - 2019. - № 4. - С. 246-253.

52. Kokhmetova, A. The structure of the pathogen *Pyrenophora tritici-repentis* population in the republic Kazakhstan and North Caucasus region of Russia / A. Kokhmetova, O. Y. Kremneva, G. V. Volkova // Plant Genetics, genomics, bioinformatics and biotechnology. - 2017. - P. 84. DOI: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29

53. Мироненко, Н. В. Характеристика географически отдаленных популяций *Pyrenophora tritici-repentis* по вирулентности и генам токсинообразования ToxA и ToxB / Н. В. Мироненко, Н. М. Коваленко, О. А. Баранова // Вестник защиты

SPACKLED YELLOWS OF WHEAT LEAVES: DISTRIBUTION, INJURIOUSNESS, RACIAL COMPOSITION (REVIEW)

Kim Y.S., Volkova G.V.

FSBEI All-Russian research Institute of biological plant protection
350039, Russia, Krasnodar Krai, Krasnodar, p/o 39; tel.: 89181193772;
e-mail: irina.matveeva14@yandex.ru; galvol.bpp@yandex.ru

Key words: spackled yellows of wheat leaves, *Pyrenophora tritici-repentis*, distribution, injuriousness, racial composition

Spackled yellows of wheat leaves is caused by pathogen *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.). This is a widespread disease and in addition to wheat, the pathogen affects more than 60 species of cereals and wild relatives. The review presents spread of pathogen in the world and in Russia, its biological features and injuriousness, which is associated with reduction of yields up to 60% in the years of its epiphytotic development. Special attention is paid to the racial composition of *P. tritici-repentis* in various geographical zones and the heterogeneity of the distribution of races in the world. The most common races of spackled yellows pathogen are races 1 (Tox A, Tox C), 2 (Tox A), 7 (Tox A, Tox B), 8 (Tox A, Tox B, Tox C). The formation of atypical races that cannot be referred to the existing classification is noted, which indicates high adaptive properties of the phytopathogen. At present, ubiquitousness of fungus, its high adaptive abilities, saturation of crop rotations with grain crops, cultivation of unstable varieties, minimization of soil cultivation and other reasons will contribute to further spread of the harmful disease, which actualizes the need to develop integrated systems for protecting crops from spackled yellows pathogen.

Bibliography

1. Tsatsenko, L. V. Wheat iconography / L. V. Tsatsenko // Scientific journal KubSAU. - 2017. - № 13. - P. 240-262.
2. Winter and spring wheat value in production of food stuff / N. V. Dolgoplova, V. A. Skripin, O. M. Shershneva, Yu. V. Alyabeva // Vestnik of Kursk state agricultural academy. - 2009. - № 5. - P. 52-56.
3. To save and grow in practice: maize, rice, wheat. - URL: <http://www.fao.org/faostat/ru>, свободный (reference date 1.03.2020)
4. Paptsov, A. G. World market of chemical crop protection products and development trends / A. G. Paptsov, A. G. Popova // Russian agrofood policy. - 2013. - № 11. - P. 104-107.
5. Comparative genomics of a plant-pathogenic fungus, *Pyrenophora tritici-repentis*, reveals transduplication and the impact of repeat elements on pathogenicity and population divergence / V. A. Manning, I. Pandelov, B. Dhillon, L. J. Wilhelm, S. B. Goodwin, A. M. Berlin, M. Figueroa, M. Freitag, J. K. Hane, B. Henrissat, W. H. Holman, C. D. Kodira, J. Martin, R. P. Oliver, B. Robertse, W. Schackwitz, D. C. Schwartz, J. W. Spatafora, B. G. Turgeon, C. Yandava, S. Young, S. Zhou, Q. Zeng, I. V. Grigoriev, L. J. Ma, L. M. Ciuffetti // G3: Geochemistry, geophysics, geosystems. - 2013. - P. 41-63. DOI: 10.1534/g3.112.004044
6. Class-wide phylogenetic assessment of *Dothideomycetes* / C. Schoch, P. W. Crous, J. Z. Groenewald, E. Boehm, T. I. Burgess, J. De Gruyter, G. De Hoog, L. Dixon, M. Grube, C. A. Guédan // Stud. Mycol. - 2009. - № 64. - P. 10-15. DOI: 10.3114/sim.2009.64.01

7. Diedicke, H. *Über den Zusammenhang zwischen Pleospora - und Helminthosporium – Arten* / H. Diedicke // *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde Jena*. - 1902. - № 9. - P. 317-329.
8. Drechsler, C. *Some graminicolous species of Helminthosporium* / C. Drechsler // *Agric.* - 1923. - № 24. - P. 614-670.
9. Lind, J. *Nogle danske Mikromyceter* / J. Lind // *Dansk Botanisk Arkiv*. - 1928. - № 18. - P. 7.
10. Ito, S. *The ascigerous forms of some graminicolous species of Helminthosporium in Japan* / S. Ito, K. Kuribayashi // *J. Fac. Agric. Hokkaid. Imp. Univ.* - 1931. - № 29. - P. 85-125.
11. Mitra, M. *A leaf spot disease of wheat caused by Helminthosporium tritici-repentis and the performance of wheat varieties against them* / M. Mitra // *Indian J. Agric. Sci.* - 1934. - № 4. - P. 692-700.
12. Conners, I. L. *An annotated index of plant diseases in Canada* / I. L. Conners. - *Can. Dept. Agric. Publ.* 1967. - 381p.
13. Glaeser, G. *The occurrence of important causes of injury to cultivated plants in Austria in 1965* / G. Glaeser // *Phlzenschulzberichte*. - 1966. - № 34. - P. 79-92.
14. Robert, M. *Tan spot of wheat and related diseases workshop* / M. Robert, Jr. Hosford // *University of North Dakota*. - 1981. - №5. - 116 p.
15. Jiang, G. Z. *Graminicolous species of Helminthosporium from China* / G. Z. Jiang // *Acta Phytopathol. Sin.* - 1959. - № 5. - P. 22-34.
16. Johnston, A. *Quarterly Report for July-Sept., of the Plant Protection Committee for the South East Asia and Pacific Region*. - Bangkok: F.A.O. Publ. - 1964. - №5
17. Rees, R. G. *Sources of resistance to Pyrenophora tritici-repentis in bread wheats* / R. G. Rees, G. J. Platz // *Euphytica*. - 1990. - №45. - P.59-69.
18. *Determinación de fuentes de Resistencia contra Helminthosporium tritici-repentis bajo condiciones de campo y de invernáculo* / L. Gilchrist, S. F. Fuentes, I. de Bauer, M. L. de La // *Agrociencia*. - 1984. - № 56. - P. 95-106.
19. Khasanov, B. A. *Methods of difference of wheat blotch according to symptoms and microscopic properties of agents* / B. A. Khasanov // *Biological science*. - 1990. - № 2. - P. 153 - 159.
20. Dubin, H. J. *Studies of soilborne diseases and foliar blights of wheat at the national wheat research experiment station, Bhairahawa* / H. J. Dubin, H. P. Blimb // *Wheat Special Report*. - 1994. - № 36. - P. 34-39.
21. Luz, W. C. *Effect of temperature on tan spot development in spring wheat cultivars differing in resistance* / W. C. Luz, G. C. Bergstrom // *Can. J. Plant Pathol.* - 1986. - № 8. - P. 451-454.
22. Annone, J. G. *Tan spot of wheat in Argentina: importance and disease management strategies* / J. G. Annone // *Helminthosporium Blights of Wheat: Spot Blotch and Tan Spot (International Maize and Wheat Improvement Center)*. - 1998. - P. 339-345.
23. *Tan spot of winter wheat in the north Caucasus* / E. F. Granin, E. M. Monastyrnaya, G. A. Kraeva, K. Yu. Kochubey // *Plant protection*. - 1989. - № 12. - P.21.
24. *Zones of agent malicious behavior of wheat leaf spot* / O. L. Rudakov, K. D. Titova, G. V. Pospekhov, N. I. Fissyura // *Productivization and stability of winter wheat grain production in USSR: Mironovka proceedings*. - 1989. - P.134 - 139.
25. Pospekhov, G. V. *Growth characteristics and fruiting of fungi Pyrenophora tritici-repentis (Died.) Drechs. in culture* / G. V. Pospekhov // *Mycology and phytopathology*. - 1989. - V. 23, № 2. - P. 117 - 121.
26. *Diagnosis of shot hole agents and ear of wheat dark mildew and their development features in the Volga region* / T. S. Markelova, T. V. Kirillova, N. V. Anikeeva, O. V. Ivanova // *Agriarar Vestnik of South-East*. - 2010. - № 1(4). - P. 38 - 39.
27. Evseev, V. V. *Tan spot of wheat in forest steppe of South Transurals: monograph* / V. V. Evseev. - Belgorod: LLC Epicentre, 2018. - 156 p.
28. *Selective influence of wheat variety with gene msn1 on population formation of spackled yellows agents Pyrenophora tritici-repentis* / N. V. Mironenko, O. A. Baranova, N. M. Kovalenko, O. S. Afanasenko, L. A. Mikhailova // *Vestnik of plant protection*. - 2017. - № 3(93). - P. 23-27.
29. *Compendium of wheat diseases and pests* / W. W. Bockus, R. Bowden, R. Hunger, T. Murray, R. Smiley // *Amer Phytopathological Society Chicago Chicago*. - 2010. - № 3. - P. 3-171.
30. Kremneva, O. Yu. *Racial population structure Pyrenophora tritici-repentis from different agroclimatic zones of North Caucasus* / O. Yu. Kremneva, G. V. Volkova // *Modern decisions in the development of agricultural science and production*. - 2016. - № 12 (78). - P. 92-96.
31. Krupinsky, J. M. *Collection of conidia and ascospores of Pyrenophora tritici-repentis. Advances in Tan Spot Research* / J. M. Krupinsky. - North Dakota Ag-ric, 1992. - P. 91-95.
32. Kim, Yu. S. *Distribution of Pyrenophora tritici-repentis in the south of Russia in 2018* / Yu. S. Kim, G. V. Volkova // *III All- Russian forum in selection and seed farming «Russian field 2018»: proceedings*. - Krasnodar: Kuban state agrarian university named after I.T. Trubilin, 2019. - P. 111-113.
33. Kremneva, O. Yu. *Spackled yellows of wheat leaves in the north Caucasus* / O. Yu. Kremneva, G. V. Volkova // *Plant protection and quarantine*. - 2011. - № 10. - P. 37-39.
34. Schilder, A. *The dispersal of conidia and ascospores of Pyrenophora tritici-repentis. Advances in Tan Spot Research. Proceedings of the Second International Wheat Tan Spot and Spot Blotch Workshop, Fargo* / A. Schilder, G. Bergstrom // *Agricultural Experiment Station*. - 1992. - P. 96-99.
35. Kremneva, O. Yu. *Spackled yellows of wheat leaves in the north Caucasus* / O. Yu. Kremneva, G. V. Volkova // *AGRO XXI*. - 2007. - № 4-6. - P. 36-37.
36. *Spackled yellows of wheat leaves (agent Pyrenophora tritici-repentis (Died.) Drechsler.): monograph* / G. V. Volkova, O. Yu. Kremneva, A. E. Andronova, V. D. Nadykta. - Moscow: LLC AMA-PRESS, 2012. - P. 107. ISBN: 978-5905263-07-1
37. *Emergence of Tan Spot Disease Caused by Toxigenic Pyrenophora tritici-repentis in Australia Is Not Associated with Increased Deployment of Toxin-Sensitive Cultivars* / R. P. Oliver, M. Lord, K. Rybak, J. D. Faris, P. S. Solomon // *Phytopathology*. - 2008. - № 98(5). - P. 488-491. DOI: 10.1094/PHYTO-98-5-0488.
38. *A dimeric PR-1-type pathogenesis-related protein interacts with ToxA and potentially mediates ToxA-induced necrosis in sensitive wheat* / Lu S. Faris, R. Sherwood, T. L. Friesen, M. C. Edwards // *Mol. Plant Pathol.* - 2014. - № 15. - P. 650-663. DOI: 10.1111/mpp.12122. Epub. 2014 Apr. 15.
39. Wagenitz, G. *Wörterbuch der Botanik — Morphologie, anatomie, taxonomie, evolution* / G. Wagenitz // *Erw. Auf.* - 2008. - № 2. - P. 316.
40. *Distribution and Pathogenic Characterization of Pyrenophora tritici-repentis and Stagonospora nodorum in Ohio* / J. S. Engle, S. E. Jessica, V. Laurence, P. Madden, E. Lipps // *Phytopathology*. - 2006. - № 96 (12). - P. 1355-1362. DOI: 10.1094/PHYTO-96-1355.
41. *Simple sequence repeats and diversity of globally distributed populations of Pyrenophora tritici-repentis* / R. Aboukhaddour, S. Cloutier, L. Lamari, S. E. Strelkov // *Canadian Journal of Plant Pathology*. - 2011. - № 33(3). - P. 389-399. DOI: 10.1080/07060661.2011.590821
42. *Phenotypical and genotypical characterization of Pyrenophora tritici-repentis races in Brazil* / V. V. Bertagnolli, J. R. Ferreira, Z. Liu, C. C. Deuner, C. Cardoso // *European Journal of Plant Pathology*. - August 2019. - V. 154, Issue 4. - P. 995. DOI:10.1007/s10658-019-01720-3.
43. *Moreno, M. V. Distribution of races and Tox genes in Pyrenophora tritici-repentis isolates from wheat in Argentina* / M. V. Moreno, S. Stenglein, A. E. Perelló // *Tropical Plant Pathology*. - 2015. - № 40. - P. 141-146. DOI: 10.1007/s40858-015-0011-2
44. *Pyrenophora tritici-repentis in Tunisia: race structure and effector genes* / S. Kamel, M. Cherif, M. Hafez, T. Despains, R. Aboukhaddour // *Front Plant Sci.* - 2019. - № 18(10). - P. 1562. DOI: 10.3389/fpls.2019.01562
45. *Distribution of races of Pyrenophora tritici-repentis in Algeria and identification of a new virulence type* / L. Benslimane, A. Lamari, B. Benbelkacem, B. Zouaoui // *Phytopathologia Mediterranea*. - 2011. - № 50(2). - P. 203-211. DOI: 10.14601/Phytopathol_Mediterr-8746
46. *Race structure of Pyrenophora tritici-repentis in Morocco* / M. Fernanda, F. Gamba, M. Basi, R. Finkh // *Phytopathologia Mediterranea*. - 2017. - № 56(1). - P. 119-156.
47. Šárová, J. *Races of Pyrenophora tritici-repentis in the Czech Republic* / J. Šárová, A. Hanzalová, P. Bartoš // *Acta agrobotanica*. - 2005. - № 58. - P. 73-78. DOI: 10.5586/aa.2005.011
48. Sean, K. W. *Pyrenophora tritici-repentis the causal agent of tan spot: characterisation of New Zealand populati electronic resource ons* / K. W. Sean. - Philadelphia: Lincoln University. - 2015. - 136 p.
49. Mikhailova, L. A. *Population structure of Pyrenophora tritici-repentis from European Russia according to virulence* / L. A. Mikhailova, I. G. Ternyuk, N. V. Mironenko // *Mycology and phytopathology*. - 2007. - № 3. - P. 269-275.
50. Kremneva, O. Yu. *Population structure of Pyrenophora tritici-repentis in the north Caucasus according to virulence and morphology- cultural properties*

/ O. Yu. Kremneva, G. V. Volkova // *Mycology and phytopathology*. – 2007. – № 4. – P. 356-361.

51. Kremneva, O. Yu. Dynamics of race composition of *Pyrenophora tritici-repentis* in North Caucasus / O. Yu. Kremneva, G. V. Volkova, N. M. Kovalenko // *Mycology and phytopathology*. - 2019. - № 4. - P. 246-253.

52. Kokhmetova, A. The structure of the pathogen *Pyrenophora tritici-repentis* population in the republic Kazakhstan and North Caucasus region of Russia / A. Kokhmetova, O. Y. Kremneva, G. V. Volkova // *Plant Genetics, genomics, bioinformatics and biotechnology*. – 2017. – P. 84. - №1 (99). DOI: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29

53. Mironenko, N. V. Characteristics of geographically long-distance populations of *Pyrenophora tritici-repentis* according to virulence and toxin production genes *ToxA* and *ToxB* / N. V. Mironenko, N. M. Kovalenko, O. A. Baranova // *Vestnik of plant protection*. - 2019. - № 1(99). - P. 24–29.