

ЗЕМЛЯРОБСТВА І РАСЛІНАВОДСТВА
AGRICULTURE AND PLANT CULTIVATION

УДК [633.11«324»:632.488]:631.524.86(476)
<https://doi.org/10.29235/1817-7204-2019-57-2-179-191>

Поступила в редакцию 15.01.2019
Received 15.01.2019

Ю. К. Шашко, М. В. Подорский

Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию, Жодино, Беларусь

**РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЖЕЛТОЙ ПЯТНИСТОСТИ
ЛИСТЬЕВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ *PYRENOPHORA TRITICI-REPENTIS*
НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ И ОТБОР ИСТОЧНИКОВ
ПОВЫШЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К ПАТОГЕНУ**

Аннотация: С точки зрения экономической эффективности и воздействия на экологию страны, наиболее выгодным способом борьбы с возбудителем *Pyrenophora tritici-repentis* является создание высокоустойчивых сортов, что является актуальным и важным в повышении валового сбора культуры и обеспечении продовольственной безопасности страны. Пиренофороз (желтая пятнистость листьев) является относительно новым заболеванием озимой пшеницы в Республике Беларусь. Целенаправленных исследований по мониторингу распространенности, преобладающему расовому составу, биологическим особенностям патогена, поиску источников устойчивости в стране не проводилось, что в совокупности и определило актуальность выбора темы исследования. В работе представлены результаты изучения распространенности возбудителя желтой пятнистости листьев озимой пшеницы в Республике Беларусь (2016–2018 гг.), а также расового состава. Маршрутные обследования выявили наличие заболевания во всех областях страны, что свидетельствует о потенциально высокой опасности данной болезни. Анализ расового состава показал, что на территории Республики Беларусь преобладает 8-я раса возбудителя желтой пятнистости, незначительно распространены 1-я и 6-я расы. Проведены лабораторные эксперименты по выявлению оптимальной искусственной питательной среды, экспозиции в пониженных температурах для стимуляции спороношения возбудителя с целью получения высококачественного инокулюма, необходимого для проведения искусственного заражения. На искусственном инфекционном фоне проанализированы мировая и белорусская коллекции озимой пшеницы на устойчивость к пиренофорозу *Pyrenophora tritici-repentis* (283 и 47 шт. соответственно). За три года оценки из мировой коллекции выделено 28 сортообразцов и из белорусской коллекции 19 сортообразцов озимой пшеницы с повышенной устойчивостью к данной болезни. Выявлено, что наибольшее количество устойчивых образцов к желтой пятнистости листьев озимой пшеницы происходят из Европы и Беларуси в частности. **Благодарности.** Исследования проведены в рамках государственной программы научных исследований на 2016–2020 годы «Качество и эффективность агропромышленного производства», подпрограмма «Земледелие и селекция», задание 6.13 «Изучение видового разнообразия озимой пшеницы различного эколого-географического происхождения и выявление источников устойчивости к основным патогенам».

Ключевые слова: пшеница, фитопатоген, желтая пятнистость, распространенность, штамм, расовый состав, инфекционный фон, сортообразец, отбор, источник устойчивости, коллекция генотипов

Для цитирования: Распространенность возбудителя желтой пятнистости листьев озимой пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis* на территории Республики Беларусь и отбор источников повышенной устойчивости к патогену / Ю. К. Шашко, М. В. Подорский // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. аграр. навук. – 2019. – Т. 57, №2. – С. 179–191. <https://doi.org/10.29235/1817-7204-2019-57-2-179-191>

Y.K. Shashko, M.V. Padorskiy

The Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, Zhodino, Belarus

**OCCURRENCE OF SPACKLED YELLOWS AGENT OF WINTER WHEAT
PYRENOPHORA TRITICI-REPENTIS IN THE REPUBLIC OF BELARUS AND SELECTION
OF SOURCES OF INCREASED RESISTANCE TO PATHOGEN**

Abstract: From the point of view of economic efficiency and environmental impact in the country, the most profitable way to fight the *Pyrenophora tritici-repentis* agent is creation of highly resistant varieties, which is relevant and important in increasing crop gross yield and ensuring food security in the country. Pyrenophorosis (spackled yellows) is a relatively new disease of

winter wheat in the Republic of Belarus. No aimed researches for occurrence monitoring, predominant racial composition, biological peculiarities of pathogen, search for resistance sources in the country were carried out, which collectively determined the relevance of the research topic. The paper presents results of study of spackled yellows agent occurrence of winter wheat leaves in the Republic of Belarus (2016–2018), as well as racial composition. Route examinations revealed disease in all the areas of the country, which indicates a potentially high risk of this disease. Analysis of racial composition showed that race No. 8 of spackled yellows pathogen prevails on the territory of the Republic of Belarus, No. 1 and No. 6 races occur insignificantly. Laboratory experiments were conducted to identify the best artificial nutrient medium, exposure at low temperatures to stimulate the pathogen sporulation in order to obtain high-quality inoculum necessary for artificial infection. Against background of artificial infection, the world and Belarusian collections of winter wheat were analyzed for resistance to pyrenophorosis *Pyrenophora tritici-repentis* (283 and 47 pieces, respectively). For three years of estimation, 28 variety samples of winter wheat with increased resistance to the disease were allocated from the world collection and 19 variety samples - from the Belarusian collection. It was determined that the greatest number of resistant samples to spackled yellows of winter wheat leaves come from Europe and Belarus in particular. **Acknowledgments.** Research was conducted as part of the state program of scientific research for 2016–2020 “Quality and efficiency of agro-industrial production”, subprogram “Agriculture and Selection”, task 6.13 “Study of species diversity of winter wheat of various ecological and geographical origin and identification of sources of resistance to the main pathogens”.

Keywords: wheat, phytopathogen, spackled yellows, occurrence, strain, racial composition, infection background, variety sample, selection, resistance source, genotype collection

For citation: Shashko Y.K., Padorskiy M.V. Occurrence of spackled yellows agent of winter wheat. *Pyrenophora tritici-repentis* in the Republic of Belarus and selection of sources of increased resistance to pathogen. *Vesti Natsyyanal'nay akademii navuk Belarusi. Seryya agrarnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian series*, 2019, vol. 57, no 2, pp. 179–191 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1817-7204-2019-57-2-179-191>

Введение. Озимая пшеница является основной зерновой культурой в Республике Беларусь и ежегодно занимает около 0,6 млн га (10–11 % всех посевных площадей). Как и все другие сельскохозяйственные культуры, пшеница чувствительна к воздействию различных стрессовых факторов. В свою очередь, одним из главных факторов, снижающих урожайность культуры, являются болезни.

Относительно новым объектом для Беларуси считается желтая пятнистость листьев, или пиренофороз (возбудитель – *Pyrenophora tritici-repentis*). Пиренофороз является экономически значимым заболеванием во всем мире [1–3]. Развитию болезни способствует наличие незаделанных растительных остатков, а также длительный период увлажнения листьев росой или дождями в период вегетации растения.

Первичное заражение осуществляется осенью аскоспорами, находящимися в псевдотециях на пожнивных остатках. При условии высокой влажности споры гриба прорастают и инфицируют пшеницу в условиях широкого диапазона температур¹. Аскоспоры поражают листья нижнего яруса, вызывая веретеновидные светло-коричневые повреждения. Весной, при наличии оптимальных условий для роста и развития гриба (температура 22–25 °С и наличие влаги на листьях более суток), происходит вторичное заражение образовавшимися конидиями².

В последние десятилетия в связи с большим интересом к возбудителю желтой пятнистости пшеницы несколько исследовательских групп работали над составом и идентификацией хозяин-специфичных токсинов *Pyrenophora tritici-repentis*. Важность этих токсинов заключается в том, что они способны вызывать симптомы болезни на восприимчивых образцах пшеницы. В настоящее время описаны три токсина [4]. Принято считать, что токсины имеют следующие названия: Ptr Tox A, Ptr Tox B и Ptr Tox C.

При воздействии данных токсинов на растение потери урожая могут составлять от 20 до 70 %. Желтая пятнистость также снижает валовый сбор, массу 1000 зерен, количество зерен в колосе, общую биомассу [5].

Токсин, который способствует образованию некроза, впервые был описан исследователями Tomás и Voskus [6]. Пять исследовательских групп работали над выделением и характеристикой Tox A с использованием изолятов, полученных из Канзаса, США [7]. Только три группы из пяти изолировали и клонировали ген, кодирующий Tox A.

¹ Михайлова Л. А. *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler. – Желтая пятнистость (пиренофороз) пшеницы [Электронный ресурс] // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения. – Режим доступа: http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Tritici/Tritici_Pyrenophora_tritici-repentis. – Дата доступа: 31.01.2019.

² Буга С.Ф. Теоретические и практические основы химической защиты зерновых культур от болезней в Беларуси. – Несвиж : Несвиж. укрупн. тип. им. С. Будного, 2013. – 239 с.; Основные болезни озимых зерновых культур / А. Г. Жуковский [и др.] // Земледелие и защита растений. – 2018. – Прил. к №4. – С. 37–45.

Различные исследования подтвердили связь между выработкой токсина и некротических симптомов. L. Lamari и C. Bernier [8] в своих исследованиях обнаружили следующее:

1) чувствительность к токсину и развитие некроза в ответ на грибковую инфекцию была под контролем одного доминантного гена во всех проделанных скрещиваниях;

2) изоляты, которые не производят некротические симптомы на восприимчивых растениях, не производят Ptr Tox A в условиях *in vitro*.

Возбудитель *Pyrenophora tritici-repentis* также способен производить еще один токсин, который вызывает хлороз в чувствительных линиях. Этот токсин получил название Ptr Tox B и был первоначально идентифицирован в культуральной жидкости.

Brown и Hunger [9], сообщали о наличии Ptr Tox B в тканях растений, пораженных хлорозом. Штаммы, способные вызывать данный хлороз, были классифицированы как раса 5. Также токсин Ptr Tox B могут выделять расы 7 и 8.

Некоторые ученые предположили существование третьего токсина, который в дальнейшем был классифицирован как Ptr Tox C. Этот токсин также производит хлороз, но в разных сортах. Вырабатывают данный токсин изоляты, классифицируемые как расы 3, 6 и 8, что было доказано несколькими исследованиями [8].

Исследователи Pandelova и Ciuffetti [10] предположили, что некротические симптомы, обнаруженные при искусственном заражении выделенными изолятами, вызваны чем-то ранее не описанным. Они дали предварительное название для этого токсина – Ptr Tox D. В целом хост-специфичными токсинами, произведенные разными изолятами *Pyrenophora tritici-repentis*, являются Ptr Tox A, Ptr Tox B, Ptr Tox C и потенциально новый Ptr Tox D.

В настоящее время исследования, проводимые в сочетании с фенотипическим и генотипическим определением рас *Pyrenophora tritici-repentis*, предполагают наличие новых рас, что является потенциалом для обнаружения новых токсинов [7].

На чувствительных к болезни сортах пшеницы появляются мелкие темно-коричневые пятна с желтым ореолом, которые в дальнейшем могут достигать 1–5 см; они имеют форму эллипса и светло-коричневую окраску, иногда принимают ромбовидную или чечевицеобразную форму, обычно окаймлены зоной хлороза.

По данным различных исследователей, заболевание встречается в Молдавии, на Украине, Средней Азии, Казахстане, России, странах Балтии (Латвии и Литве), Румынии и в других странах, где возделывается пшеница [5, 11–14].

Впервые в нашей стране *Pyrenophora tritici-repentis* была описана О.Ю. Кремневой с соавт. в 2011 г. [14]. За рубежом изучением пиренофороза активно занимаются во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений и Всероссийском НИИ биологической защиты растений.

Оптимальные условия для развития эпифитотии: температура – 24–27 °С, влажность воздуха – 90–98 %³. Средние потери урожая достигают 10–25 %, в условиях эпифитотий – 40–60 % [1].

С точки зрения экономической эффективности и воздействия на экологию страны, наиболее выгодным способом борьбы с возбудителем *Pyrenophora tritici-repentis* является создание высокоустойчивых сортов.

Цель исследований – выделение источников устойчивости озимой пшеницы к желтой пятнистости листьев *Pyrenophora tritici-repentis*.

Для выполнения поставленной цели необходимо решение следующих задач:

- 1) изучение распространения желтой пятнистости листьев на территории Республики Беларусь;
- 2) выделение патогена в чистую культуру и определение расового состава;
- 3) подбор оптимальных условий для культивирования патогена и получения высококачественного инокулюма, необходимого для создания искусственного инфекционного фона;
- 4) создание искусственного инфекционного фона и выделение источников устойчивости к желтой пятнистости листьев озимой пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis*.

³ Гельминтоспориоз пшеницы [Электронный ресурс] // Syngenta. Россия. – Режим доступа: <http://www.syngenta.ru/target/tan-spot-of-wheat>. – Дата доступа: 31.01.2019.

Материалы и методы исследования. Исследования проводились в центральной зоне Республики Беларусь на опытных полях лаборатории иммунитета Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по земледелию (г. Жодино, Беларусь) в 2015–2018 гг. Почва опытного участка (искусственного инфекционного фона) – дерново-подзолистая на легких суглинках, подстилаемая с глубины ближе одного метра моренным суглинком или песком. Сроки сева соответствовали технологическому регламенту по возделыванию озимой пшеницы. В первый год исследований из-за ограниченного количества семенного материала посев проводился вручную на делянках площадью 1 м². В последующие годы посев осуществлялся селекционной сеялкой John Deere, площадь делянки – 2 м². В период вегетации проводилось две подкормки азотосодержащими удобрениями: первую – в фазу кущения, доза 60 кг д.в./га; вторую – в фазу выхода в трубку, доза 30 кг д.в./га. Технология защиты посевов от сорной растительности и вредителей проводилась согласно регламенту⁴.

В первый год уборку проводили в снопы с дальнейшим обмолотом на молотилке WINTERSTEIGER LD350. В остальные года уборку осуществляли селекционным комбайном HEGE 125. Далее образцы сушили на напольной сушилке до влажности 14 %, после подвергались дальнейшему анализу.

Исследуемые образцы озимой пшеницы представлены двумя коллекциями: первая (285 шт.) – мировая коллекция, состоящая из двух блоков – IWWIP 2015-16 Soil Borne Pathogens Resistant Nursery и IWWIP 2015-16 23rd Fawwon-IRR, получена из подразделения СΥММΥΤ (Анкара, Турция); вторая (47 шт.) – образцы предварительного и конкурсного сортоиспытания лаборатории озимой пшеницы Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по земледелию (Жодино, Беларусь).

Искусственное заражение проводили ручным опрыскивателем. Растения, находящиеся в фазе выхода в трубку, инокулировали в вечернее время суспензией, содержащей 1×10^3 спор в мл⁵.

При оценке коллекций на искусственном инфекционном фоне использовали разработанную R. G. Rees с соавт. [1] шкалу устойчивости к желтой пятнистости, она учитывает размеры и тип повреждения (табл. 1). Учеты проводили в фазы кущения, выхода в трубку, колошения, цветения и начала молочной спелости.

Для идентификации расового состава использовали набор сортов-дифференциаторов. Данные сорта заражали выделенными изолятами и по типу повреждения делали вывод о присутствии той или иной расы.

Т а б л и ц а 1. Шкала оценки устойчивости пшеницы к *Pyrenophora tritici-repentis*
T a b l e 1. Scale for assessing wheat resistance to *Pyrenophora tritici-repentis*

Балл	Фенотип устойчивости пшеницы	Размеры и тип повреждения
0	Высокая устойчивость	Симптомы отсутствуют
1	Устойчивость	Мелкие (до 0,5 мм) темно-коричневые пятна, хлорозов нет или они небольшие
2	Средняя устойчивость	Темно-коричневые пятна до 1 мм, могут быть хлорозы
3	Средняя чувствительность	Маленькие пятна (до 2 мм) от бледных до темно-коричневых, часто в желтом ореоле
4	Чувствительность	Большие (3 мм) бледно-коричневые некротические пятна, обычно с темно-коричневым центром, окружены значительными хлорозами
5	Высокая чувствительность	Большие (3–5 мм) бледно-коричневые некрозы с темно-коричневым центром, сильное пожелтение окружающих тканей. Пятна соединяются, что приводит к гибели части или всего листа

Источник: Rees R. G., Platz G. J., Mayer R. J. Susceptibility of Australian wheats to *Pyrenophora tritici-repentis* // Austral. J. of Agr. Research. 1988. Vol. 39, N 2. P. 141–151. <https://doi.org/10.1071/AR9880141>

⁴ Организационно-технологические нормативы возделывания зерновых, зернобобовых, крупяных культур : сб. отраслевых регламентов / Нац. акад. наук Беларуси, Науч.-практ. центр Нац. акад. наук Беларуси по земледелию; ред.: В.Г. Гусаков, Ф.И. Привалов ; рук. работы : Ф.И. Привалов [и др.]. – 3-е изд. – Введ. с 01.11.2011. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 288 с.

⁵ Михайлова Л. А., Мироненко Н. В., Коваленко Н. М. Желтая пятнистость пшеницы : метод. указания. – СПб. : ВИЗР, 2012. – 56 с.

Набор сортов-дифференциаторов в количестве 12 шт. был получен из лаборатории иммунитета к болезням ВИЗР (Санкт-Петербург, Россия). Набор этих сортов, различающих изоляты патогена по вирулентности, был создан Л. А. Михайловой с сотрудниками в 2002 г. [15]. В набор вошли сорта из Египта, Италии, Канады, США, Франции и Японии. К яровым формам относятся следующие сорта: Катерва, МЗ, 6В662, Glenlea, к озимым – Asiago, Dartanian, Salamouni, Clark, Allies, Komadi, Satsukei, 6В365. Для размножения сортов-дифференциаторов использовался фитотронно-тепличный комплекс на базе Научно-практического центра Национальной академии наук по земледелию.

Результаты и их обсуждение. Погодные условия 2016–2018 гг. имели различный характер. Они отличались как по среднесуточной температуре, так и по количеству атмосферных осадков, что позволило полноценно оценить влияние погоды на изучаемые факторы (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Метеорологические условия в 2016–2018 гг., гидрометеорологические данные ГУ «Республиканский центр по гидрометеорологии, контролю радиоактивного загрязнения и мониторингу окружающей среды», метеостанция г. Борисов

Table 2. Meteorological conditions in 2016–2018, hydrometeorological data of State Institution Republican Center for Hydrometeorology, Control of Radioactive Contamination and Environmental Monitoring, meteorological station in Borisov

Месяц	Декада	Среднесуточная температура воздуха, °С				Количество атмосферных осадков, % от нормы		
		норма	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.
Апрель	I	2,9	8,5	8,0	8,0	79	28	50
	II	5,7	8,9	3,1	10,6	83	99	5
	III	8,4	6,6	5,3	11,1	73	231	86
Май	I	11,0	14,3	8,7	17,4	66	206	53
	II	13,1	12,6	11,5	15,3	69	20	136
	III	14,6	17,3	16,4	17,6	39	27	12
Июнь	I	15,6	15,2	13,9	16,1	22	27	22
	II	16,2	17,0	16,9	17,9	64	70	18
	III	17,0	22,1	17,0	17,2	47	62	0
Июль	I	17,6	17,8	15,2	16,2	108	52	77
	II	18,0	18,5	16,5	20,1	245	110	189
	III	18,0	21,1	19,1	21,5	133	193	63

В 2012 г. пиренофороз обнаружен исследователями в южной (Брестский район) и центральной (Гродненский, Несвижский, Дзержинский, Минский районы) агроклиматических зонах Беларуси, при этом отмечалось незначительное развитие болезни (3–5 %) [16].

В связи с большой схожестью внешних признаков болезней поражение пиренофорозом на ранних стадиях развития можно ошибочно принять за септориоз (*Septoria* spp). Отличительным признаком является образование пикнид у септориоза и черной точки, в центре повреждения, у пиренофороза. По сравнению с септориозом пиренофороз развивается более эпифитотийно при оптимальных условиях из-за его короткого латентного периода⁶ [6] (рис. 1).

Маршрутные обследования посевов озимой пшеницы на территории страны проводились ежегодно во II декаде июня в центральной и южной части, а в III декаде июня – в северной. Так, в 2016 г. было обследовано 32 района (Городокский, Витебский, Сенненский, Дубровенский, Оршанский, Толочинский, Крупский, Борисовский, Березенский, Кличевский, Кировский, Бобруйский, Жлобинский, Светлогорский, Калинковичский, Мозырьский, Петриковский, Житковичский, Лунинецкий, Пинский, Ивановский, Дрогичинский, Березовский, Пружанский, Слонимский, Дятловский, Новогрудский, Кореличский, Столбцовский, Дзержинский, Минский, Смолевичский) с охватом 6 областей. В результате в центральной и южных частях из-за недостатка осадков желтая пятнистость отсутствовала, однако на северо-востоке, где осадков было больше, заболевание присутствовало.

⁶ Tan spot [Electronic resource] // Crop Protection Online. – Mode of access: <https://plantevaerionline.dlbr.dk/cp/Graphics/Name.asp?id=djf&Language=en&TaskID=4&NameID=234>. – Date of access: 31.01.2019.



Рис. 1. Симптомы поражения листьев озимой пшеницы возбудителем *Pyrenophora tritici-repentis*, опытное поле лаборатории иммунитета Научно-практического центра Национальной академии наук по земледелию, 2016 г.

Fig. 1. Symptoms of winter wheat leaf damage by causative agent, experimental field of the immunity laboratory of Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, 2016

Примечание: Фото автора.

Результаты оценки штаммов 2016 г. показали, что в большинстве поражение вызвано тремя токсинами: Ptr ToxA, Ptr ToxB и Ptr ToxC, что указывает на присутствие 8-й расы (так как данная раса способна производить все 3 токсина). Также замечено поражение, вызванное токсинами Ptr ToxA и Ptr ToxC. Это доказывает присутствие 1-й расы. Полученные результаты совпадают с данными Л. А. Михайловой о наличии данных рас в Российской Федерации [17]. Также 8-я раса была зафиксирована на Северном Кавказе [18].

По результатам маршрутного обследования в 2017 г. из инфекционного материала было выделено 7 штаммов возбудителя, которые в дальнейшем были оценены на сортах-дифференциаторах. По результатам оценки сортов 6В662, Glenlea, 6В365 видно, что в большинстве поражение также вызвано тремя токсинами: Ptr ToxA, Ptr ToxB и Ptr ToxC, что указывает на присутствие 8-й расы. Также замечено поражение, вызванное токсинами Ptr ToxB и Ptr ToxC. Это доказывает присутствие 6-й расы.

В 2018 г. по результатам маршрутного обследования из инфекционного материала было выделено 5 штаммов возбудителя, которые в дальнейшем были изучены на сортах-дифференциаторах. В результате выявлено, что как и в предыдущие годы в большей степени присутствует 8-я раса и значительно реже 6-я раса.

В 2017 г. было обследовано 43 района (к районам, обследованным в 2016 г. добавились Кобринский, Логойский, Вилейский, Мядельский, Поставский, Глубокский, Полоцкий, Шумилинский, Лиозненский, Шкловский). Желтая пятнистость была обнаружена в северной и центральной частях Республики Беларусь. Однако в 2018 г. очаги поражения желтой пятнистостью были отмечены в основном в Минской, Гомельской и Брестской областях. В связи с сильным недостатком влаги в период начиная с III декады мая и заканчивая III декадой июня в южных областях сильно пострадали посевы зерновых, в том числе и озимой пшеницы. В связи с этим отмечалось отсутствие желтой пятнистостью в некоторых районах Гомельской (Жлобинский, Светлогорский, Калинковичский, Мозырьский, Петриковский, Житковичский) и Брестской областях (Лунинецкий, Березовский, Пружанский). Но можно предположить, что если бы пшеница сохранилась в данных районах, то желтая пятнистость была бы обнаружена, так как присутствовала в соседних районах.

Анализируя все маршрутные обследования, проведенные за три года исследований, можно сделать вывод о том, что пиренофороз постепенно распространяется по всей территории республики. В связи с изменениями климатических условий происходит накопление инфекции и дальнейшее ее распространение в другие районы. Это еще раз подтверждает потенциально высокую опасность данного патогена и необходимость принятия различных мер по борьбе с ним.

В результате было собрано более 200 образцов растительного материала, пораженного желтой пятнистостью, из которых выделено в чистую культуру 19 штаммов возбудителя *Pyrenophora tritici-repentis*.

При планировании селекционного процесса на устойчивость озимой пшеницы к желтой пятнистости листьев *Pyrenophora tritici-repentis* необходимо знать, какой набор рас патогена существует на территории в данный момент.

Таким образом, в настоящее время в Республике Беларусь присутствует 1-я, 6-я и 8-я расы *Pyrenophora tritici-repentis*.

На широкое распространение патогена оказывает круг растений-хозяев, благодаря которым возбудитель размножается и переносится на другие территории или растения. Так, для изучения круга растений, на которых может специализироваться желтая пятнистость *Pyrenophora tritici-repentis*, был выбран ряд культур. Данные растения в период вегетации обрабатывались споровой суспензией возбудителя *Pyrenophora tritici-repentis*. Спустя неделю проводился учет на наличие либо отсутствие поражения. Результаты оценки приведены в табл. 3. Желтая пятнистость способна сильно поражать яровую пшеницу; в средней степени – озимую пшеницу; яровой ячмень и коострец безостый; в слабой – яровое тритикале.

За годы исследований были определены оптимальные условия культивирования патогена в лабораторных условиях. Выделение возбудителя желтой пятнистости в чистую культуру может проводиться как с применением методики получения моноконидиальных изолятов, так и с применением моноаскоспоровой методики⁷.

Т а б л и ц а 3. Степень поражения различных культур возбудителем *Pyrenophora tritici-repentis*, фитотронно-тепличный комплекс, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию, 2016 г.

Table 3. Degree of damage to various crops by causative agent *Pyrenophora tritici-repentis*, phytotron-greenhouse complex, Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, 2016

Культура	Степень поражения*	Культура	Степень поражения*
Озимая пшеница	2	Озимая рожь	0
Яровая пшеница	3	Кострец безостый	2
Озимый ячмень	0	Фестулолиум	0
Яровой ячмень	2	Тимофеевка луговая	0
Озимое тритикале	0	Райграс	0
Яровое тритикале	1	Овсяница тростниковая	0
Овес	0		

* Степень поражения: 0 – поражение отсутствует; 1 – слабая степень поражения; 2 – средняя степень поражения; 3 – сильное поражение.

Псевдотеции (плодовые тела) *Pyrenophora tritici-repentis* обнаружены на пожнивных остатках (стеблях) восприимчивого к болезни сорта пшеницы. Отрезки стебля переносились на предметное стекло, которое помещали на перевернутую верхнюю часть чашки Петри и добавляли небольшое количество воды (3–4 мл). На нижнюю часть наливали слой водного 2%-ного агара и накрывали ею верхнюю часть с подготовленным предметным стеклом. Затем чашки выдерживали на свету при температуре 20–24 °С. Созревая, псевдотеции «выстреливают» аскоспоры вверх на поверхность с агаром. Проросшие одиночные аскоспоры переносились на свежую питательную среду для получения моноспоровых изолятов.

С целью подбора оптимальной питательной среды для интенсивного роста и спороношения возбудителя *Pyrenophora tritici-repentis* были изучены питательные среды со следующим составом: V-4 (состоит из 150 мл смеси соков четырех овощей: сока свеклы, сельдерея, моркови и томата в соотношении 4:3:2:1 соответственно, 850 мл воды, 1,5 г CaCO₃, 20 г агара на 1 л воды); КГА (отвар 200 г картофеля, 20 г глюкозы, 20 г агара на 1 л воды); соломенный агар (отвар 50 г пшеничной соломы, 20 г глюкозы, 20 г агара на 1 л воды); овсяный агар (отвар 125 г овсяных хлопьев Экстра №3, 20 г агара на 1 л воды) [19].

Среды автоклавировались в автоклаве LabTech 5040S в стандартном режиме в течение 30 мин при 1,5 атм.

Для определения оптимальной среды проводили учет скорости радиального роста мицелия, по наличию спороношения и количеству спор в единице объема. Скорость роста определяли путем измерения диаметра колоний через равный период времени.

⁷ Михайлова Л. А., Мироненко Н. В., Коваленко Н. М. Желтая пятнистость пшеницы : метод. указания. – СПб. : ВИЗР, 2012. – 56 с.

Суспензию для подсчета конидий готовили путем измельчения и перемешивания 5 высечек с поверхности колонии в 3 мл воды. Число конидий подсчитывали в капле суспензии объемом 0,02 мл. Площадь высечки составляла 1,5 см².

Радиальная скорость роста отличалась на средах: на V-4 она составила 2,1±0,5 мм/сут, на соломенном агаре – 3,2±0,7 мм/сут, тогда как на овсяном агаре и КГА – 4,1±0,5 и 4,5±0,5 мм/сут соответственно. На 10-е сутки учет был остановлен, так как на среде КГА колония возбудителя покрыла всю площадь чашки Петри (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Учет основных показателей мицелия *Pyrenophora tritici-repentis* на различных средах, лаборатория иммунитета Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по земледелию, 2016 г.

Table 4. Record of main indicators of *Pyrenophora tritici-repentis* mycelium on various media, laboratory for immunity of Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, 2016

Среда	Скорость радиального роста, мм/сут	Диаметр колонии, см	Площадь колонии, см ² /10 сут	Кол-во спор/колонию, ×10 ³ , шт.
КГА	4,5±0,5	9,0±0,5	63,6	–
V-4	2,1±0,5	4,2±0,5	13,7	3,4
Соломенный агар	3,2±0,7	6,4±0,7	32,6	25,4
Овсяный агар	4,1±0,5	8,2±0,5	53,3	53,3

Несмотря на то, что максимальное спороношение было получено на овсяном агаре, с практической стороны проще использовать соломенный агар, так как при работе с овсяным агаром мы зависим от стабильности качества и невозможности контроля исходного сырья. В случае с пшеничной соломой мы можем контролировать весь процесс заготовки, консервации и хранения растительного материала, поэтому оптимальной средой для выращивания патогена является соломенный агар, оптимальная температура для роста колонии гриба – 22–24 °С.

Lamaří и Bernier в своих исследованиях [20] отметили, что для стимуляции роста конидиеносцев необходимо воздействие ультрафиолетового света. Для этого чашки с чистой культурой возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* помещаются под эритемную лампу.

Одной из важнейших особенностей культивирования *Pyrenophora tritici-repentis* в лабораторных условиях является то, что после образования конидиеносцев необходимо подвергнуть патоген пониженным температурам, что, в свою очередь, стимулирует образование конидий. Исследователи Lamaří и Bernier обнаружили, что образование конидий стимулирует понижение температуры до 15 °С с оптимальной для роста гриба в 20–24 °С [20]. Другие авторы помещали чашки Петри с культурой гриба *Pyrenophora tritici-repentis* в холодильник с температурой 5–8 °С до образования конидиоспор [15]. Исходя из вышесказанного необходимо было определить, какое время необходимо выдерживать чашки с культурой при пониженной температуре, чтобы получить полностью сформированные споры. Проведение данной работы необходимо для того, чтобы при планировании инфекционного фона четко знать, когда необходимо начинать культивировать патоген, чтобы к моменту проведения искусственного заражения иметь максимальное количество полностью сформированных спор.

Для проведения опыта сутки (24 ч) были разбиты на периоды по 2 ч, что соответствует 12 чашкам с чистой культурой. Исходя из этого брались 7–10-дневные чашки Петри с сформированными под эритемной лампой конидиеносцами, которые помещались в хладотермостат с температурой +6 °С, а затем через каждые 2 ч проводилось наблюдение за ростом конидий.

Через 10 ч после помещения чашек Петри с чистой культурой в хладотермостат было отмечено начало образования конидий. Спустя 14 ч конидии увеличились в размерах, а базальная клетка начала приобретать форму «змеиной головы». Через 20 ч нахождения в условиях пониженной температуры конидии еще больше увеличились в размерах, начали появляться перегородки, а базальная клетка приняла характерную для патогена форму. Спустя 24 ч было получено максимальное количество полностью сформированных спор, которые имели все перегородки и стандартный размер.

Исходя из полученных результатов можно сделать вывод, что для создания качественного инокулюма, необходимого для проведения искусственного заражения, необходимо выдерживать чашки Петри с чистой культурой *Pyrenophora tritici-repentis* при пониженных температурах не менее 24 ч, так как спустя этот период наблюдается максимальное спороношение с полностью сформированными конидиями.

Результаты оценки коллекций озимой пшеницы на устойчивость к пиренофорозу представлены на рис. 2.

В 2016 г. балл устойчивости варьировался от 0 до 3. Большинство образцов мировой и белорусской коллекций были высокоустойчивыми (0 балл) и устойчивыми (1 балла). В 2017 г. поражение обеих коллекций возросло: большое количество образцов озимой пшеницы имели устойчивость от 1 (устойчивость) до 2 (среднеустойчивость) баллов. В 2018 г. у большинства образцов белорусской коллекции балл устойчивости варьировал от 1 (устойчивость) до 2 (среднеустойчивость) баллов. Однако в мировой коллекции уровень восприимчивости к инфекции возрос и большое количество образцов поражилось от 2 (среднеустойчивость) до 3 (среднечувствительность) баллов (см. рис. 2).

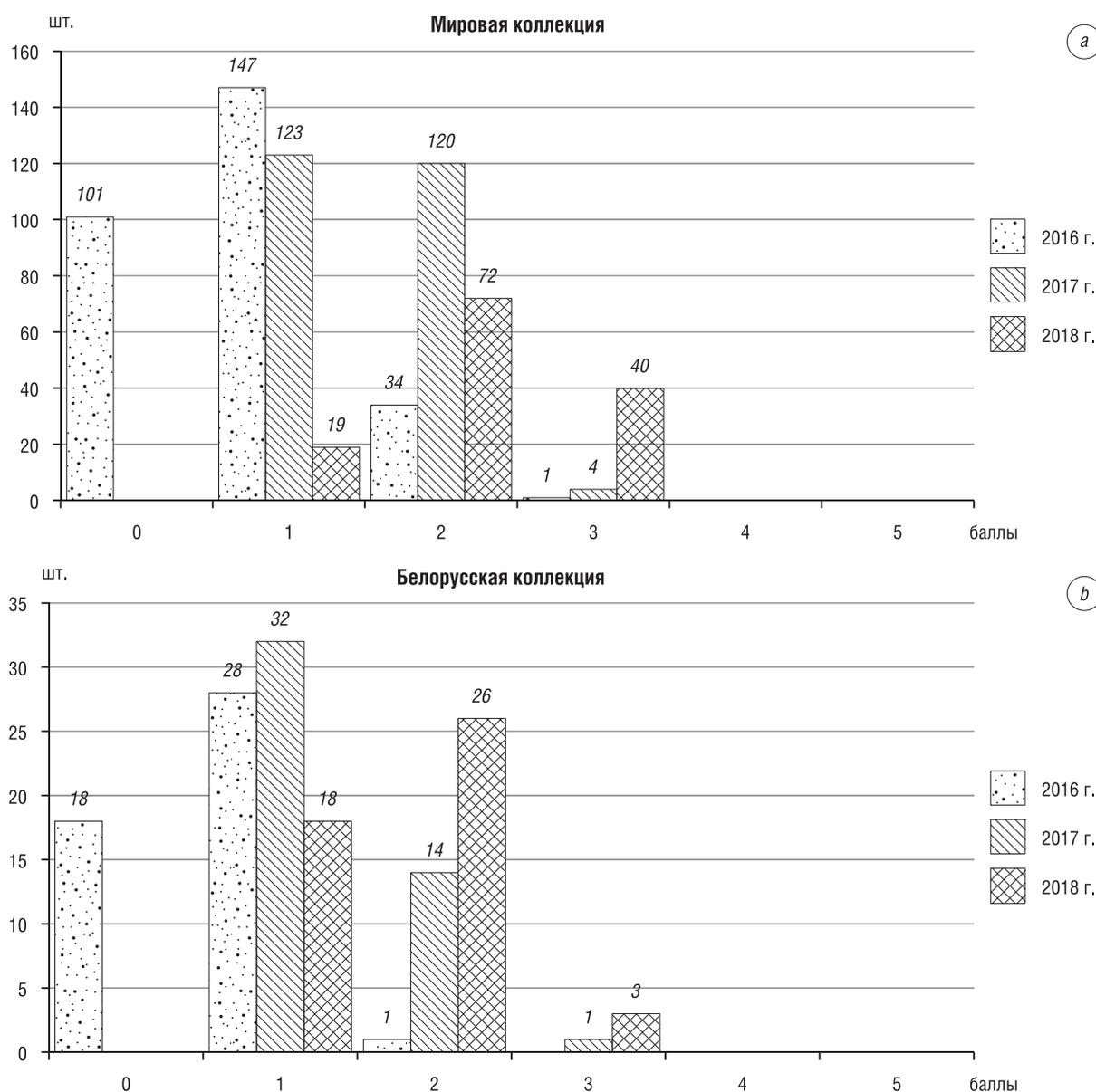


Рис. 2. Устойчивость коллекций озимой пшеницы к пиренофорозу, 2016–2018 гг.
 Fig. 2. Resistance of winter wheat collection to pyrenophorosis, 2016–2018

Можно отметить, что общее количество образцов в мировой коллекции каждый год уменьшалось. Это связано с тем, что коллекции оценивались на комплексном инфекционном фоне и кроме поражения желтой пятнистостью сортообразцы оценивали на перезимовку, поражение снежной плесенью, мучнистой росой, септориозом. В данном случае проводилась выбраковка сортообразцов, которые не перезимовали либо сильно поразились снежной плесенью, что вызвало их полную гибель.

В качестве источников устойчивости отбирались образцы, у которых в течение трех лет степень поражения в среднем была менее 1 балла. Из первого блока мировой коллекции, Soil Borne Pathogens Resistant Nursery были выделены следующие сортообразцы: №2, №4, №12, №30, №77, №90, №93, №98, №101, №105, №109, №116, №124. Из второго блока мировой коллекции, 23rd Fawwon-IRR, выделены такие сортообразцы: №3, №57, №60, №74, №77, №79, №82, №87, №88, №108, №109, №116, №124, №127, №135.

В коллекции белорусских сортообразцов были отобраны следующие образцы: №1 (КСИ №1), №11 (КСИ №12), №14 (КСИ №15), №15 (КСИ №16), №16 (КСИ №18), №18 (КСИ №20), №20 (КСИ №22), №23 (КСИ №25), №26 (КСИ №29), №30 (КСИ №33), №32 (КСИ №35), №33 (ПСИ №1), №35 (ПСИ №3), №36 (ПСИ №4), №37 (ПСИ №5), №43 (ПСИ №11), №47 (ПСИ №15), №48 (ПСИ №16), №49 (ПСИ №17).

Изучении коллекций в течение трех лет показало заметное увеличение развития *Pyrenophora tritici-repentis* (табл. 5).

Т а б л и ц а 5. Характеристика коллекций озимой пшеницы по устойчивости к пиренофорозу, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию, 2016–2018 гг.

Table 5. Characteristics of winter wheat collections for pyrenophorosis resistance, Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, 2016–2018

Показатель	Мировая коллекция	Белорусская коллекция
Начальное количество образцов в коллекции, шт.	283	47
Забраковано в течение 3 лет, шт.	152	0
Степень поражения пиренофорозом, баллы (средний по коллекциям):		
2016 г.	1,3	0,7
2017 г.	2,0	1,4
2018 г.	2,2	1,7
Степень поражения пиренофорозом за 3 года, баллы:		
min	0,7	0,7
max	2,7	2,3
Количество образцов, выделившихся по устойчивости к желтой пятнистости, шт.	28	19

На протяжении всего исследования выделились образцы с баллом поражения 0 (высокоустойчивые) и 1 (устойчивые). Отмечено возрастание среднего балла поражения пиренофорозом коллекции пшеницы в течение каждого года исследований. Данный факт можно пояснить следующими возможными причинами:

- 1) благоприятные погодные условия способствуют ежегодному развитию желтой пятнистости;
- 2) за счет выбраковки по зимостойкости сортообразцов сохранялись менее устойчивые к пиренофорозу образцы;
- 3) происходит адаптация патогена *Pyrenophora tritici-repentis* к почвенно-климатическим условиям Беларуси.

Однако только погодными факторами усиление развития болезни невозможно, поскольку благоприятная температура для развития заболевания не всегда соответствовала длительному увлажнению в этот период в каждый год исследований.

Также нельзя предположить, что распространение *Pyrenophora tritici-repentis* могло быть вызвано выбраковкой, при которой могли исключиться более устойчивые образцы, так как в белорусской коллекции не выбраковывались образцы, но нарастание инфекции присутствовало.

Скорее всего, увеличение поражения желтой пятнистостью на протяжении периода исследований вызвано адаптацией данного патогена под наши почвенно-климатические условия, тем самым вызывая постепенное накопление инфекции.

Если рассматривать географическое происхождение образцов коллекций, то больше всего источников повышенной устойчивости к пиренофорозу было из Европы (30,0 %) и непосредственно Республики Беларусь (40,4 %), из Азии – только 18,8 %, Северной Америки – 21,9 % (табл. 6).

Т а б л и ц а 6. Географическое происхождение выделенных источников устойчивости к желтой пятнистости, 2016–2018 гг.

Table 6. Geographical origin of distinguished sources of resistance to spackled yellows, 2016–2018

География происхождения	Всего образцов, шт.	Количество источников	
		шт.	%
Мировая коллекция:	69	13	18,8
Азия	41	9	21,9
Северная Америка	20	6	30,0
Европа	1	–	–
Австралия	1	–	–
Белорусская коллекция	47	19	40,4

Выводы

1. В результате проведенных маршрутных обследований посевов пшеницы, инфекция была обнаружена во всех областях, что свидетельствует о потенциально высокой опасности возбудителя *Pyrenophora tritici-repentis* и необходимости разработки защитных мероприятий. Ежегодное нарастание инфекции, скорее всего, связано с адаптацией данного патогена под наши почвенно-климатические условия, тем самым вызывая постепенное ее накопление. Изучение расового состава показало, что на территории Республики Беларусь преобладает 8-я раса возбудителя желтой пятнистости, незначительно распространены 1-я и 6-я расы.

2. Разработана методика выделения возбудителя в чистую культуру, так как зачастую на пораженных листьях либо пожнивных остатках находятся и другие патогены, которые усложняют процесс выделения *Pyrenophora tritici-repentis*. Для получения высококачественного инокулята необходимо культивировать патоген на соломенном агаре, а для стимуляции роста спор выдерживать чашки Петри в течение 24 ч при +6 °С, таким способом можно получить максимальное количество полностью сформированных спор, необходимых для проведения искусственного заражения.

3. В результате проведенных исследований из мировой коллекции выделено 28 сортообразцов и из белорусской коллекции 19 сортообразцов озимой пшеницы с повышенной устойчивостью к возбудителю желтой пятнистости листьев *Pyrenophora tritici-repentis*. В мировой коллекции большинство сортообразцов с повышенной устойчивостью к пиренофорозу имели происхождение из стран Европы.

Благодарности. Исследования проводились в рамках государственной программы научных исследований на 2016–2020 годы «Качество и эффективность агропромышленного производства», подпрограмма «Земледелие и селекция», задание 6.13 «Изучение видового разнообразия озимой пшеницы различного эколого-географического происхождения и выявление источников устойчивости к основным патогенам».

Список использованных источников

1. Rees, R. G. Susceptibility of Australian wheats to *Pyrenophora tritici-repentis* / R. G. Rees, G. J. Platz, R. J. Mayer // Austral. J. of Agr. Research. – 1988. – Vol. 39, N 2. – P. 141–151. <https://doi.org/10.1071/AR9880141>
2. Хасанов, Б. А. Желтая пятнистость листьев злаков, вызываемая *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. / Б. А. Хасанов // Микология и фитопатология. – 1988. – Т. 22, № 1. – С. 78–83.
3. Михайлова, Л. А. Желтая пятнистость листьев пшеницы – *Pyrenophora tritici-repentis* / Л. А. Михайлова, Т. И. Пригоровская // Микология и фитопатология. – 2000. – Т. 34, № 1. – С. 7–16.
4. Standardization of toxin nomenclature in the *Pyrenophora tritici-repentis*/wheat interaction / L. M. Ciuffetti [et al.] // Canad. J. of Plant Pathology. – 1998. – Vol. 20, N 4. – P. 421–424. <https://doi.org/10.1080/07060669809500415>

5. Kremer, M. Zur Wirkung von Drechslera tritici-repentis als Erreger einer Blattfleckenkrankheit an Weizen auf Kornerttrag und Trockenmassebildung / M. Kremer, G.M. Hoffmann // Ztschr. für Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz. – 1992. – Bd. 99, N 6. – S. 590–605.
6. Tomás, A. Cultivar specific toxicity of culture filtrate of *Pyrenophora tritici-repentis* / A. Tomás, W.W. Bockus // Phytopathology. – 1987. – Vol. 77, N 9. – P. 1337–1366. <https://doi.org/10.1094/phyto-77-1337>
7. Moreno, M.V. *Pyrenophora tritici-repentis*, causal agent of tan spot: a review of intraspecific genetic diversity / M.V. Moreno, S.A. Stenglein, A. Perelló // The molecular basis of plant genetic diversity / ed. M. Caliskan. – IntechOpen, 2012. – P. 297–330. <https://doi.org/10.5772/33516>
8. Lamari, L. Virulence of isolates of *Pyrenophora tritici-repentis* on 11 wheat cultivars and cytology of the differential host reactions / L. Lamari, C.C. Bernier // Canad. J. of Plant Pathology. – 1989. – Vol. 11, N 3. – P. 284–290. <https://doi.org/10.1080/07060668909501114>
9. Brown, D.A. Production of a chlorosis-inducing, host-specific, low molecular weight toxin by isolates of *Pyrenophora tritici-repentis*, cause of tan spot of wheat / D.A. Brown, R.M. Hunger // J. of Phytopathology. – 1993. – Vol. 137, iss. 3. – P. 221–232. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1993.tb01342.x>
10. Pandelova, I. A proteomics-based approach for identification of the ToxD gene / I. Pandelova, L.M. Ciuffetti // Fungal Genetics Rep. – 2005. – Vol. 52. – Art. 11. – P. 133. <https://doi.org/10.4148/1941-4765.1130>
11. Bankina, B. A review of tan spot research in Baltic countries: occurrence, biology and possibilities of control / B. Bankina, I. Priekule // Žemdirbystė. – 2011. – Vol. 98, N 1. – P. 3–10.
12. Influence of leaf diseases on grain yield and yield components in winter wheat / A. Ronis [et al.] // J. of Plant Protection Research. – 2009. – Vol. 49, N 2. – P. 151–157. <https://doi.org/10.2478/v10045-009-0021-5>
13. Vistas of tan spot research / E.D. De Wolf [et al.] // Canad. J. of Plant Pathology. – 1998. – Vol. 20, N 4. – P. 349–370. <https://doi.org/10.1080/07060669809500404>
14. Кремнева, О.Ю. Распространенность возбудителей листовых пятнистостей пшеницы (*Pyrenophora tritici-repentis* и *Septoria tritici*) в условиях Северного Кавказа и Республики Беларусь / О.Ю. Кремнева [и др.] // Защита растений : сб. науч. тр. / Науч.-практ. центр НАН Беларуси по земледелию, Ин-т защиты растений. – Минск, 2011. – Вып. 35. – С. 109–112.
15. Михайлова, Л.А. Лабораторные методы культивирования возбудителя желтой пятнистости пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis* / Л.А. Михайлова, Е.И. Гулятьева, Н.М. Кокорина // Микология и фитопатология. – 2002. – Т. 36, № 1. – С. 63–67.
16. Поражаемость сортов озимой пшеницы септориозом (*Septoria* spp.) и желтой пятнистостью (*Pyrenophora tritici-repentis*) в условиях Республики Беларусь и Северо-Кавказского региона России [Электронный ресурс] / А.Г. Жуковский [и др.] // Науч. журн. КубГАУ. – 2012. – № 80 (06). – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2012/06/pdf/19.pdf>. – Дата доступа: 31.01.2019.
17. Популяции *Pyrenophora tritici-repentis* на территории России / Л.А. Михайлова [и др.] // Микология и фитопатология. – 2015. – Т. 49, № 4. – С. 257–261.
18. Кремнева, О.Ю. Структура популяции *Pyrenophora tritici-repentis* на Северном Кавказе по вирулентности и расовому составу / О.Ю. Кремнева, Г.В. Волкова // Биологическая защита растений – основа стабилизации агросистем : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 50-летию ВНИИБЗР, 21–22 сент. 2010 г. / Всерос. науч.-исслед. ин-т биол. защиты растений [и др.]. – Пушкин, 2010. – Вып. 6. – С. 568–576.
19. Подорский, М.В. Желтая пятнистость пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis* в Республике Беларусь: идентификация, выделение, культивирование на искусственных питательных средах / М.В. Подорский, Ю.К. Шашко, М.Н. Шашко // Земледелие и селекция в Беларуси : сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси, Науч.-практ. центр НАН Беларуси по земледелию. – Минск, 2016. – Вып. 52. – С. 119–124.
20. Lamari, L. Genetics of tan necrosis and extensive chlorosis in tan spot of wheat caused by *Pyrenophora tritici-repentis* / L. Lamari, C.C. Bernier // Phytopathology. – 1991. – Vol. 81, N 10. – P.1092–1095. <https://doi.org/10.1094/phyto-81-1092>

References

1. Rees R. G, Platz G. J., Mayer R. J. Susceptibility of Australian wheats to *Pyrenophora tritici-repentis*. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1988, vol. 39, no. 2, pp. 141–151. <https://doi.org/10.1071/AR9880141>
2. Khasanov B. A. Yellow leaf spot of cereals caused by *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*, 1988, vol. 22, no. 1, pp. 78–83 (in Russian).
3. Mikhailova L. A., Prigorovskaya T. I. Yellow leaf spot of wheat – *Pyrenophora tritici-repentis*. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*, 2000, vol. 34, no. 1, pp. 7–16 (in Russian).
4. Ciuffetti L. M., Francl L. J., Rasmussen J. B., Balance G. M., Lamari L., Bockus W. W., Meinhardt S. W. Standardization of toxin nomenclature in the *Pyrenophora tritici-repentis*/wheat interaction. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1998, vol. 20, no. 4, pp. 421–424. <https://doi.org/10.1080/07060669809500415>
5. Kremer M., Hoffmann G. M. Zur Wirkung von Drechslera tritici-repentis als Erreger einer Blattfleckenkrankheit an Weizen auf Kornerttrag und Trockenmassebildung [Effect of Drechslera tritici-repentis as the agent of yellow leaf spot-disease on kernel yield and dry matter production]. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz = Journal of Plant Diseases and Protection*, 1992, vol. 99, no. 6, pp. 590–605 (in German).
6. Tomás A., Bockus W. W. Cultivar specific toxicity of culture filtrate of *Pyrenophora tritici-repentis*. *Phytopathology*, 1987, vol. 77, no. 9, pp. 1337–1366. <https://doi.org/10.1094/phyto-77-1337>

7. Moreno M. V., Stenglein S. A., Perelló A. Pyrenophora tritici-repentis, causal agent of tan spot: a review of intra-specific genetic diversity. M. Caliskan (ed.). *The molecular basis of plant genetic diversity*. IntechOpen, 2012, pp. 297–330. <https://doi.org/10.5772/33516>
8. Lamari L., Bernier C. C. Virulence of isolates of Pyrenophora tritici-repentis on 11 wheat cultivars and cytology of the differential host reactions. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1989, vol. 11, no. 3, pp. 284–290. <https://doi.org/10.1080/07060668909501114>
9. Brown D. A., Hunger R. M. Production of a chlorosis-inducing, host-specific, low molecular weight toxin by isolates of Pyrenophora tritici-repentis, cause of tan spot of wheat. *Journal of Phytopathology*, 1993, vol. 137, iss. 3, pp. 221–232. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1993.tb01342.x>
10. Pandelova I., Ciuffetti L. M. A proteomics-based approach for identification of the ToxD gene. *Fungal Genetics Reports*, 2005, vol. 52, art. 11, pp. 133. <https://doi.org/10.4148/1941-4765.1130>
11. Bankina B., Priekule I. A review of tan spot research in Baltic countries: occurrence, biology and possibilities of control. *Žemdirbystė = Agriculture*, 2011, vol. 98, no. 1, pp. 3–10.
12. Ronis A., Semaškiene R., Dabkevičius Z., Liatukas Ž. Influence of leaf diseases on grain yield and yield components in winter wheat. *Journal of Plant Protection Research*, 2009, vol. 49, no. 2, pp. 151–157. <https://doi.org/10.2478/v10045-009-0021-5>
13. De Wolf E. D., Effertz R. J., Ali S., Francel L. J. Vistas of tan spot research. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1998, vol. 20, no. 4, pp. 349–370. <https://doi.org/10.1080/07060669809500404>
14. Kremneva O. Yu., Volkova G. V., Zhukovskii A. G., Sklimenok N. A., Buga S. F., Il'yuk A. G. Prevalence of wheat leaf pathogens (Pyrenophora tritici-repentis and Septoria tritici) in the North Caucasus and the Republic of Belarus conditions. *Zashchita rastenii: sbornik nauchnykh trudov* [Plant Protection: collection of scientific works]. Minsk, 2011, iss. 35, pp. 109–112 (in Russian).
15. Mikhailova L. A., Gul'tyaeva E. I., Kokorina N. M. Laboratory methods for cultivating the pathogen of wheat yellow spot Pyrenophora tritici-repentis. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*, 2002, vol. 36, no. 1, pp. 63–67 (in Russian).
16. Zhukovskii A. G., Il'yuk A. G., Buga S. F., Sklimenok N. A., Kremneva O. Yu., Volkova G. V., Gudoshnikova E. S. Septoria spot (Septoria spp.) and yellow leaf spot (Pyrenophora tritici-repentis) affection of winter wheat cultivars in Belarus and North Caucasian region of Russia. *Nauchnyi zhurnal KubGAU = Scientific Journal of KubSAU*, 2012, no. 80 (06). Available at: <http://ej.kubagro.ru/2012/06/pdf/19.pdf> (accessed 31.01.2019) (in Russian).
17. Mikhailova L. A., Kovalenko N. M., Mironenko N. V., Rosseeva L. P. Populations of Pyrenophora tritici-repentis on the territory of Russia. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*, 2015, vol. 49, no. 4, pp. 257–261 (in Russian).
18. Kremneva O. Yu., Volkova G. V. Structure of Pyrenophora tritici-repentis population in the North Caucasus by virulence and racial composition. *Biologicheskaya zashchita rastenii – osnova stabilizatsii agrosistem: materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 50-letiyu VNIIBZR, 21–22 sentyabrya 2010 g.* [Biological plant protection as the basis of agroecosystem stabilization: proceedings of the International scientific and practical conference, dedicated to the 50th anniversary of the All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, September 21–22, 2010]. Pushkin, 2010, iss. 6, pp. 568–576 (in Russian).
19. Podorskiy M. V., Shashko Yu. K., Shashko M. N. Pyrenophora tritici-repentis of wheat in the Republic of Belarus: identification, isolation, cultivation on artificial nutrient media. *Zemledelie i selektsiya v Belarusi: sbornik nauchnykh trudov* [Arable Farming and Breeding in Belarus: a collection of scientific papers]. Minsk, 2016, iss. 52, pp. 119–124 (in Russian).
20. Lamari L., Bernier C. C. Genetics of tan necrosis and extensive chlorosis in tan spot of wheat caused by Pyrenophora tritici-repentis. *Phytopathology*, 1991, vol. 81, no. 10, pp. 1092–1095. <https://doi.org/10.1094/phyto-81-1092>

Информация об авторах

Шашко Юрий Константинович – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий лабораторией иммунитета, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222164, Жодино, Минская область, Республика Беларусь). E-mail: shashko_y@tut.by

Подорский Максим Владимирович – аспирант, научный сотрудник лаборатории иммунитета, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222164, Жодино, Минская область, Республика Беларусь). E-mail: maksimpod@mail.ru

Information about the authors

Shashko Yuriy K. – Ph.D. (Agriculture), Associate Professor. The Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1 Timiryazeva Str., Zhodino, Minsk Region 222160, Republic of Belarus). E-mail: shashko_y@tut.by

Podorskiy Maksim V. – Postgraduate student. The Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1 Timiryazeva Str., Zhodino, Minsk Region 222160, Republic of Belarus). E-mail: maksimpod@mail.ru