

ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ПОТЕНЦИАЛЬНО ОПАСНЫХ РАС В РЕГИОНАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *ZIMOSEPTORIA TRITICI* НА ПОСЕВАХ ПШЕНИЦЫ

THE FREQUENCY OF POTENTIALLY DANGEROUS RACES OF *ZIMOSEPTORIA TRITICI* ON WHEAT IN THE REGIONAL POPULATIONS

Пахолкова Е.В., Сальникова Н.Н.

ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии,
143050, Россия, Московская обл., Одинцовский р-н, п.п.
Большие Вяземы
E-mail: epaholkova@mail.ru, snn.0808@mail.ru

Pakholkova E.V., Salnikova N.N.

FSBSI All-Russian Research Institute of Phytopathology
143050, Russia, Moscow region, Odintsovo district, B. Vyazemy, str.
Institute, v.5
E-mail: epaholkova@mail.ru, snn.0808@mail.ru

Возбудитель септориозной листовой пятнистости пшеницы — *Zimoseptoria tritici* является одним из наиболее вредоносных и распространенных возбудителей септориоза на территории России. Его большая внутривидовая изменчивость обеспечивает потенциал для отбора рас с повышенной вирулентностью к устойчивым сортам. Целью исследований являлось выявить частоту встречаемости потенциально опасных рас на посевах пшеницы в региональных популяциях *Z. tritici*. Исследования проводили с 2003 по 2018 годы на базе ВНИИФ. Было протестировано 304 моноспоровых изолята из 7 регионов России. В результате анализа комбинаций взаимодействия «сорт-изолят» и разнообразия морфотипов колоний гриба было обнаружено 260 рас. Потенциальную опасность расы определяли по степени ее агрессивности и спектру генов вирулентности. По этим признакам расы *Z. tritici* были разделены на 6 групп. Доля потенциально опасных рас в региональных популяциях составляла от 5,4 до 16,9%. Наиболее высокая частота их встречаемости наблюдалась в Северо-Кавказском и Центрально-Черноземном районах. Вторым по вероятности обнаружения таких рас являлся регион Поволжье. В остальных регионах они встречались в 2-3 раза реже, а в Сибири не были отмечены. Во всех регионах, за исключением Западно-Сибирского, обнаружены расы, вирулентные к эффективным генам устойчивости. Их доля в популяциях составляла 16-28,6%, при этом они чаще встречались среди рас с широким спектром генов вирулентности. Проведенные исследования позволили сделать вывод, что наибольшая вероятность появления потенциально опасных рас *Z. tritici* существует в тех регионах, где этот вид доминирует в септориозном комплексе, имея благоприятные условия для своего развития. Расширение ареала *Z. tritici* в связи с изменяющимися климатическими условиями может привести к увеличению доли агрессивных и высоко вирулентных рас гриба в других регионах.

Ключевые слова: септориоз, *Zimoseptoria tritici*, популяция, раса, гены вирулентности, Stb-гены

Для цитирования: Пахолкова Е.В., Сальникова Н.Н. ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ПОТЕНЦИАЛЬНО ОПАСНЫХ РАС В РЕГИОНАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *ZIMOSEPTORIA TRITICI* НА ПОСЕВАХ ПШЕНИЦЫ. Аграрная наука. 2019; (1): 99-103.

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-1-99-103>

The causative agent of Septoria leaf spot of wheat — *Zimoseptoria tritici* is one of the most harmful and common Septoria pathogens in Russia. Its great intraspecific variability provides the potential for selection of races with increased virulence to resistant varieties. The aim of the research was to reveal the frequency of occurrence of potentially dangerous races in the regional *Z. tritici* populations on wheat. The investigations were conducted from 2003 to 2018 on the basis of All-Russian Research Institute of Phytopathology. 304 monospores isolates from 7 regions of Russia were tested. The analysis of combinations of the interaction "cultivar-isolate" and of the diversity of morphological types of colonies of the fungus was discovered 260 races. The potential danger of the race was determined by the aggressiveness degree and the virulence genes spectrum. On these characteristic *Z. tritici* races were divided into 6 groups. The proportion of potentially dangerous races in regional populations ranged from 5.4 to 16.9%. The highest frequency of potentially dangerous races was observed in the North Caucasus and Central-Chernozem regions. The Volga region was the second most likely to detect such races. In other regions, the numbers of such races was 2-3 times lower, and in Siberia were not observed. The races, virulent to effective resistance Stb-genes, were discovered in all regions, except West-Siberian. Their share in populations was 16-28.6%, and they were more common among races with a wide range of virulence genes. These studies have concluded that the greatest probability of occurrence of potentially dangerous races *Z. tritici* exists in regions where favorable conditions and this species dominate in the Septoria complex. Expansion of the *Z. tritici* areal due to changing climatic conditions may lead to an increase in the proportion of aggressive and widely virulent races in other regions.

Key words: Septoria, *Zimoseptoria tritici*, population, race, virulence genes, Stb-genes

For citation: Pakholkova E.V., Salnikova N.N. THE FREQUENCY OF POTENTIALLY DANGEROUS RACES OF *ZIMOSEPTORIA TRITICI* ON WHEAT IN THE REGIONAL POPULATIONS. Agrarian science. 2019; (1): 99-103. (In Russ.)

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-1-99-103>

Для разработки стратегии селекции сортов пшеницы, устойчивых к заболеваниям, необходим постоянный мониторинг внутривидового состава возбудителей с целью выявления потенциально опасных рас, вирулентных к эффективным генам устойчивости. В результате популяционных исследований определяется генофонд вирулентности возбудителя в разных географических регионах, частота встречаемости рас с разными генами вирулентности, их динамика во времени и пространстве, что позволяет выявить степень эффективности ге-

нов устойчивости и определить основные направления селекции на иммунитет.

Возбудитель септориозной листовой пятнистости пшеницы — *Zimoseptoria tritici* Quaedvlieg, Verkley & Crous (син. *Septoria tritici* Rob et Desm., телеоморфа — *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schröt. in Cohn) является одним из наиболее вредоносных и распространенных возбудителей септориоза на территории России. По многолетним данным этот вид доминирует в основных зернопроизводящих районах — Северо-Кав-

казском и Центрально-Черноземном, где его представленность в септориозном комплексе составляет более 70% (Санина, Анциферова, 1991; Коваленко и др., 2000). В последнее время наблюдается увеличение доли этого патогена в Поволжье до 50% и выше. В Центральном и Северо-Западном районах, а также по направлению к Сибири частота его встречаемости держится на уровне примерно 20–45%. Одной из причин доминирования *Z. tritici* на юге России является преобладание озимого клина в структуре посевных площадей. Теплые зимы благоприятствуют развитию инфекции и перезимовке гриба на всходах озимых культур. По мнению ученых, меняющиеся климатические условия ведут к постепенному расширению ареала интенсивного распространения этого патогена (Левитин, 2015).

Способность *Z. tritici* репродуцироваться половым путем несколько раз в течение вегетационного сезона является причиной его большой внутривидовой изменчивости. Установлено, что в отдельных полях пшеницы присутствуют тысячи разных генотипов гриба, что обеспечивает потенциал для отбора изолятов с повышенной вирулентностью к устойчивым сортам (Boeger et al., 1993). *Z. tritici* является одним из видов септории, в отношении которого существование физиологической специализации уже давно не вызывает сомнений из-за наличия взаимодействия «сорт-изолят». В патосистеме «пшеница — *M. graminicola*» доказано присутствие связи «ген-на-ген» (Brading et al., 2002). Это подразумевает существование специфических генов вирулентности патогенна, относительная частота которых внутри географического региона может быть вычислена как фракция изолятов, выражающих этот ген(ы) из целого числа изолятов, используемых в исследовании (Eyal et al., 1985). К настоящему времени идентифицировано 17 генов устойчивости к септориозной листовой пятнистости (Stb-генов), которые можно использовать для определения частоты вирулентности *Z. tritici* и ее географического распределения.

Внутривидовая структура *Z. tritici* не имеет общепринятой классификации. Стандартный набор сортов-дифференциаторов для исследования физиологических рас гриба отсутствует, в связи с чем многие экспериментаторы используют собственные наборы эмпирически подобранных сортов, распространенных в той зоне, где проводятся популяционные исследования, и имеющих четкие различия на заражение отдельными изолятами. Также нет согласованности в методологии оценки и определении границы разделения устойчивости и восприимчивости. Полной устойчивости к *M. graminicola* не существует, и некрозы и/или пикниды присутствуют всегда, поэтому генетическая устойчивость к STB может выражаться в уменьшении размера поражений и в снижении плодовитости гриба. Оба параметра являются важными при оценке заболевания, т.к. находятся под разнородным генетическим контролем (Kema et al., 1996).

Во ВНИИФ был разработан метод определения физиологических рас *Z. tritici*, позволяющий анализировать популяции гриба по расовому составу (Санина, 1991). В дальнейшем, на основании этого метода и при наличии сортов с известными генами устойчивости, была разработана методика идентификации генов вирулентности этого патогена (Пахолкова и др., 2016; Коломиец и др., 2017).

В данной статье представлены результаты многолетнего мониторинга популяций *Z. tritici* из 7 регионов России по расовому составу и спектру генов вирулент-

ности. Исследования проводили с 2003 по 2018 годы на базе Всероссийского НИИ фитопатологии. Целью исследований являлось выявить частоту встречаемости потенциально опасных рас, характеризующихся высокой степенью агрессивности и широким спектром генов вирулентности на посевах пшеницы в региональных популяциях *Z. tritici*.

Материалы и методы исследований

Изоляты *Z. tritici* выделяли в чистую культуру из образцов пораженных растений, собранных с производственных посевов и с опытных селекционных делянок во время маршрутных обследований. Выделение изолятов проводили в стерильных условиях, методом «штриха» (Наумов, 1937; Санина, Анциферова, 1989). В качестве питательной среды использовали картофельно-глюкозный агар (КГА). Через 7–8 суток инкубации отсевали единичные моноспоровые колонии. Для дальнейших исследований отбирали изоляты с разными культурально-морфологическими (КМ) признаками, чтобы как можно полнее отразить внутривидовое разнообразие гриба в каждой популяции. Стабильность КМ признаков изолятов отслеживали путем трех последовательных пересевов 10-дневных колоний на свежую питательную среду. Оценка КМ признаков проводили на 30-й день после посева по характеру строения и окраске колоний.

Патогенность изолятов *Z. tritici* оценивали в камерах искусственного климата или в теплице на 6 сортах-дифференциаторах пшеницы (Харьковская 46, Мироновская 808, Саратовская 29, Московская 35, Безостая 1, Одесская 51). Инокулом выращивали на КГА в чашках Петри в течение 3–4 суток. Заражение растений осуществляли в фазу 2-х листьев споровой суспензии гриба (1×10^7 спор/мл) с помощью пульверизатора. Расход суспензии из расчета 100 мл/м². Перед нанесением в суспензию добавляли поверхностно-активное вещество Твин-20. Инокулированные растения на 48 часов помещали во влажную камеру при температуре 20–25 °С, после чего переносили в ростовую камеру, где поддерживались следующие условия: температура 18–20 °С (ночью) и 22–24 °С (днем), относительная влажность воздуха 70–80%, фотопериод 16 часов в сутки с освещенностью около 15 тыс. лк. Через 20 суток после инокуляции оценивали средний процент пораженной поверхности 1-го и 2-го листа и споруюляцию гриба *in vivo*. Для определения споруюляции учетные листья помещали в емкости с точно известным количеством воды и с помощью камеры Горяева считали количество спор в суспензии в расчете на один учетный лист. На основе этих двух показателей изоляты делили на три группы патогенности (табл. 1).

В соответствии с указанными в таблице 1 группами патогенности изолятов реакцию сортов-дифференциаторов относили к устойчивому типу — R (группа патогенности I), промежуточному — I (группа патогенности II) и восприимчивому — S (группа патогенности III). Расовую принадлежность изолятов определяли по типу реакции растений и с учетом морфотипа колоний.

Степень агрессивности расы определяли по количеству сортов-дифференциаторов с восприимчивым (S) типом реакции, соответствующим III группе патогенности: слабо агрессивная (0–2 сорта с S-типом реакции), средне агрессивная (3–4 сорта с S-типом реакции) и высоко агрессивная (5–6 сортов с S-типом реакции) (Санина, 1991).

Наличие генов вирулентности определяли на наборе сортов с известными генами устойчивости: Bulgaria 88

(Stb1) или Oasis (Stb1), Veranopolis (Stb2), Israel 493 (Stb3), Tadinia (Stb4), CS/Synthetic 7D (Stb5), Flame (Stb6), Estanzuela Federal (Stb7) и W7984 (Stb8). Изоляты I группы рассматривались, как авирулентные. II и III группы вирулентности свидетельствовали о наличии у изолята гена вирулентности. К изолятам с широким спектром вирулентности относились изоляты, поражающие более 3-х моногенных сортов.

Результаты исследований

Было протестировано 304 моноспоровых изолята *Z. tritici*, в том числе 50 — из Северо-Кавказского района, 67 — из Центрального района, 43 — из Северо-Западного района, 61 — из Центрально-Черноземного района, 47 — из Поволжского района, 20 — из Волго-Вятского района, 16 — из Западно-Сибирского района РФ.

В результате анализа комбинаций взаимодействия «сорт-изолят» и разнообразия морфотипов колоний было выявлено 260 рас гриба, в том числе 48 — в Северо-Кавказском районе, 56 — в Центральном, 38 — в Северо-Западном, 53 — в Центрально-Черноземном, 42 — в Поволжском, 14 — в Волго-Вятском, 9 — в Западно-Сибирском. Таким образом, из общего числа исследованных изолятов 85,5% принадлежали к отдельным расам, при этом в каждом регионе от 44,6 до 77,1% рас не присутствовали в других популяциях, что подтверждает чрезвычайно высокую внутривидовую изменчивость гриба.

Потенциальную опасность расы определяли по ее агрессивности и спектру генов вирулентности. С этой целью расы *Z. tritici* были разделены на группы:

- 1 — высоко агрессивные с широким спектром генов вирулентности;
- 2 — высоко агрессивные с узким спектром генов вирулентности;
- 3 — средне агрессивные с широким спектром генов вирулентности;
- 4 — средне агрессивные с узким спектром генов вирулентности;
- 5 — слабо агрессивные с широким спектром генов вирулентности;
- 6 — слабо агрессивные с узким спектром генов вирулентности.

Наибольшую степень опасности представляют расы 1-ой группы. Расы 2 и 3-й группы также рассматриваются, как потенциально опасные. 4-я и 5-я группы рас считаются менее опасными, а расы 6-ой группы — малоопасными.

Регионы РФ различались по частоте встречаемости разных групп рас *Z. tritici*. Так, в Северо-Кавказском районе доля наиболее опасных рас (1-я группа) составляла 6,2%. Расы 2–3-й групп встречались с частотой 2,1–8,3%. Остальные составляли 16,7–43,7%. В Центральном районе расы 1-ой группы были обнаружены с более низкой частотой встречаемости (1,7%) по сравнению с северо-кавказской популяцией. Расы второй группы отсутствовали, а 3-й оставляли 3,6%. Основная часть популяции состояла из рас 6-й группы (69,6%). К расам 4–5 групп принадлежало 7,1–17,8% популяции гриба.

Таблица 1.

Группы патогенности изолятов *Z. tritici*

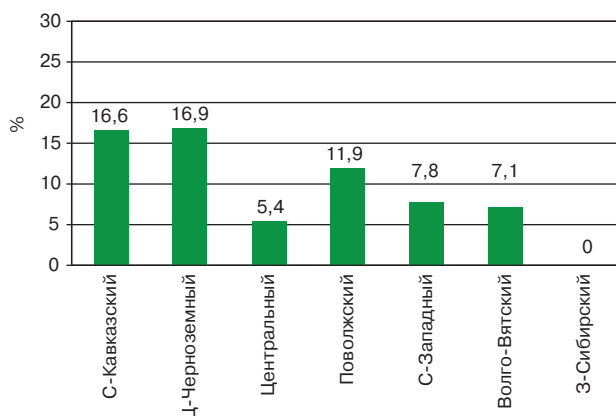
Степень поражения, %	Интенсивность споруляции (тыс. спор/на лист)		
	Низкая (< 100)	Средняя (100 – 200)	Высокая (> 200)
Низкая (до 20)	I	I	II
Средняя (21–50)	I	II	III
Высокая (51–100)	II	III	III

Таблица 1.

Частота встречаемости рас *Z. tritici* в разных регионах РФ, %

Регион	Всего рас	Группы рас					
		1	2	3	4	5	6
Сев.-Кавказский	48	6,2	2,1	8,3	16,7	22,9	43,7
Ц.-Черноземный	53	0	7,5	9,4	24,5	5,7	52,8
Центральный	56	1,8	0	3,6	17,8	7,1	69,6
Сев.-Западный	38	0	2,6	5,2	13,1	7,9	71,0
Поволжский	42	0	0	11,9	9,5	7,1	71,4
Волго-Вятский	14	0	0	7,1	0	7,1	85,7
Зап.-Сибирский	9	0	0	0	0	0	100

Рис. 1. Частота встречаемости потенциально опасных рас *Z. tritici* в разных регионах РФ



В Центрально-Черноземном и Северо-Западном районах не были выявлены расы 1-ой группы. Расы 2-й и 3-й групп в этих регионах встречались с частотой 7,5–9,4% и 2,6–5,2% соответственно, остальные составляли от 83,0 до 92,0%. В Поволжском и Волго-Вятском районах из потенциально опасных были выявлены только расы, относящиеся к 3-й группе с частотой встречаемости 11,9% и 7,1% соответственно. Остальную часть этих популяций составляли расы 4–6-й групп (88–92,2%). В Западно-Сибирском районе встречались только расы 6-й группы (табл. 2).

Таким образом, значительную часть каждой географической популяции составляли расы 6-ой группы, обладающие низкой степенью агрессивности. Доля потенциально опасных рас *Z. tritici* (расы 1–3 группы) составляла в целом от 5,4 до 16,9% и различалась в зависимости от региона. Наиболее высокая частота встречаемости потенциально опасных рас была выявлена в Северо-Кавказском и Центрально-Черноземном регионах (16,6–16,9%). При этом в северо-кавказской популяции в отличие от центрально-черноземной

Таблица 3.

Частота встречаемости рас *Z. tritici* вирулентных к эффективным генам устойчивости

Регион	Эффективные гены устойчивости	% вирулентных рас
Сев.-Кавказский	Stb2, Stb6, Stb8	16,0
Ц.-Черноземный	Stb2, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8	20,7
Центральный	Stb2, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8	25,0
Сев.-Западный	Stb2, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8	23,7
Поволжский	Stb3, Stb4, Stb6, Stb8	26,2
Волго-Вятский	Stb1, Stb2, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8	28,6
Зап.-Сибирский	Stb1, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8	0

встречались расы 1-й группы. В Поволжье доля потенциально опасных рас составляла 11,9%, что ниже, чем в Северо-Кавказском и Центрально-Черноземном районах, но выше, чем во всех остальных. В Центральном, Северо-Западном и Волго-Вятском районах количество таких рас колебалось в пределах 5,4–7,8%. В Западно-Сибирском районе потенциально опасных рас обнаружено не было (рис. 1).

Таким образом, наиболее высокая частота встречаемости потенциально опасных рас наблюдается в популяциях *Z. tritici* из Северо-Кавказского и Центрально-Черноземного районов, где этот вид доминирует в септориозном комплексе. Вторым по вероятности обнаружения агрессивных рас является регион Поволжье. В остальных регионах такие расы встречались в 2–3 раза реже, а в Сибири не были отмечены.

Помимо этого, во всех регионах, за исключением Западно-Сибирского, обнаружены расы, вирулентные к эффективным генам устойчивости. Так в Северо-Кавказском регионе эффективными генами устойчивости являются гены *Stb2*, *Stb6* и *Stb8*. В популяции из этого

региона выявлено 8 рас (16%), вирулентных к сорту Veranopolis, несущему ген *Stb2*. В Центральном, Центрально-Черноземном и Северо-западном районах эффективными генами устойчивости являются гены *Stb2*, *Stb3*, *Stb4*, *Stb6* и *Stb8*. Количество рас, вирулентных к трем из этих генов (*Stb2*, *Stb3* и *Stb4*) составило 25,0%, 20,7% и 23,7% соответственно. В Поволжском регионе выявлено 11 рас (26,2%), вирулентных к трем из четырех эффективных генов устойчивости (*Stb3*, *Stb4* и *Stb6*). В Волго-Вятском регионе 4

расы (28,6%) были вирулентны к двум эффективным генам из шести: *Stb1* и *Stb2* (табл.3).

В целом количество рас, вирулентных к эффективным генам устойчивости, составляло в популяциях от 16 до 28,6%. Следует отметить, что вирулентные к эффективным генам устойчивости расы встречались среди разных по степени агрессивности рас, но чаще среди рас с широким спектром генов вирулентности (1, 3, 5-я группы). Эти группы чаще фиксировались в северо-кавказской популяции.

Проведенные исследования позволили сделать вывод, что наибольшая вероятность появления потенциально опасных рас *Z. tritici* существует в тех регионах, где этот вид доминирует в септориозном комплексе на посевах пшеницы, имея благоприятные условия для своего развития. К таким регионам в первую очередь относятся Северо-Кавказский и Центрально-Черноземный. Расширение ареала распространения *Z. tritici* в связи с изменяющимися климатическими условиями может привести к увеличению доли агрессивных и высоко вирулентных рас гриба в других регионах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коваленко Е.Д., Санина А.А., Пахолкова Е.В. Иммунологические методы создания болезнеустойчивых сортов зерновых культур. 2. Видовая и внутривидовая структура популяций возбудителей септориоза на посевах пшеницы // Агро XXI. 2000. № 5. С. 10–11.
2. Коломиец Т.М., Пахолкова Е.В., Дубовая Л.П. Отбор исходного материала для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью к септориозу. Методические рекомендации. М., 2017. 56 с.
3. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата. Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50. № 5. С. 641–647.
4. Наумов Н.А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937.
5. Пахолкова Е.В., Сальникова Н.Н., Куркова Н.А. Генетическая структура региональных популяций *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) — возбудителя септориоза пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 5. С. 722–730.
6. Санина А.А. Физиологическая специализация *Septoria tritici* Rob. et Desm. // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25 (4). С. 338–342.

REFERENCES

1. Kovalenko E.D., Sanina A.A., Pakholkova E.V. Immunological methods of creating of resistant varieties of grain crops. 2. Species and intraspecific population structure of the causative agents of Septoria leaf spot on wheat // Agro XXI. 2000. 5. 10–11.
2. Kolomiets T.M., Pakholkova E.V., Dubovaya L.P. Selection of the starting material for the creation of wheat varieties with long-term resistance to septorios. Methodical recommendation. Moscow, 2017.

7. Санина А.А., Анциферова Л.В. Способы выделения и хранения возбудителей септориоза пшеницы // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23 (2). С. 172–175.
8. Санина А.А., Анциферова Л.В. Видовой состав грибов рода *Septoria* Sacc. на пшенице в европейской части СССР // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25 (3). С. 250–252.
9. Boeger J.M., Chen R.S., Mc Donald B.A. Gene flow between geographics population of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*) detected with restriction fragment length polymorphism markers // Phytopathology. 1993. 83. P.1148–1154.
10. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown K.M. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen // Phytopathology. 2002. 92. P.439–445.
11. Eyal Z., Scharen A.L., Huffman M.D. and Prescott J.M. Global Insights into Virulence Frequencies of *Mycosphaerella graminicola* // Phytopathology. 1985. 75. P. 1456–1462.
12. Kema G. H.J., Annone J. G., Sayoud R., Van Silfhout C.H., Van Gincel M., and Joop de Bree. Genetic Variation for Virulence and Resistance in the Wheat-*Mycosphaerella graminicola* Pathosystem. I. Interaction between Pathogen Isolates and Host Cultivars // Phytopathology. 1996. 86. P.200–212.

3. Levitin M.M. Microorganisms and global climate change // Agricultural biology, 2015, 50. 5. 641–647.
4. Naumov N.A. Methods Mycological and Phytopathological research. M.; L.; Sel'hozgiz, 1937.
5. Pakholkova E.V., Salnikova N.N., Kurkova N.A. Genetic structure of regional populations of *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*), the septoria leaf blotch agent of wheat // Agricultural biology. 2016. 51. 5. 722–730.
6. Sanina A.A. Physiological specialization of *Septoria tritici* Rob. et Desm. // Mycology and Phytopathology. 1991. 25 (4). 338–342.

7. Sanina A.A., Antsiferova L.V. Methods of isolation and storage of Septoria pathogens of wheat // Mycology and Phytopathology. 1989. 23 (2). 172–175.

8. Sanina A.A., Antsiferova L.V. Species composition of fungi of Septoria Sacc. on wheat in the European part of the USSR // Mycology and Phytopathology. 1991. 25 (3). 250–252.

9. Boeger J.M., Chen R.S., Mc Donald B.A. Gene flow between geographics population of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*) detected with restriction fragment length polymorphism markers // Phytopathology. 1993. 83. 1148–1154.

10. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown K.M. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen // Phytopathology. 2002. 92. 439–445.

11. Eyal Z., Scharen A.L., Huffman M.D. and Prescott J.M. Global Insights into Virulence Frequencies of *Mycosphaerella graminicola* // Phytopathology. 1985. 75. 1456–1462.

12. Kema G. H.J., Annone J. G., Sayoud R., Van Silfhout C. H., Van Gincel M., and Joop de Bree. Genetic Variation for Virulence and Resistance in the Wheat-*Mycosphaerella graminicola* Pathosystem. I. Interaction between Pathogen Isolates and Host Cultivars // Phytopathology. 1996. 86. 200–212.

ОБ АВТОРАХ:

Пахолкова Е.В., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Сальникова Н.Н., младший научный сотрудник

ABOUT THE AUTHORS:

Pakholkova E.V., PhD in Biology, senior researcher

Salnikova N.N., junior researcher