

Р.А. Молдажанова*, А.Д. Мауленбай, А.С. Рсалиев

Научно-исследовательский институт проблем биологической безопасности,
Казахстан, Жамбылская область, Кордайский район, пгт. Гвардейский,
*e-mail: rmoldazhan@bk.ru

**РАСОВЫЙ СОСТАВ ВОЗБУДИТЕЛЯ
PYRENOPHORA TRITICI-REPENTIS
В ЮЖНЫХ РЕГИОНАХ КАЗАХСТАНА В 2018 Г.**

Желтая пятнистость листьев, вызываемая гемибитрофным грибом *Pyrenophora tritici-repentis* Drechsler – вредоносное заболевание пшеницы, распространившееся практически по всей территории Казахстана. Взаимодействие патосистемы «пшеница – патоген» становится одним из обсуждаемых вопросов и вызывает интерес со стороны фитопатологов, генетиков и селекционеров во всем мире. Популяционное исследование фитопатогенов необходимо для обоснования стратегий генетической защиты пшеницы, что позволяет охарактеризовать динамику расового состава патогенов, оценить влияние выращиваемых сортов пшеницы на изменчивость популяции гриба и эффективность генов устойчивости у растений-хозяев. Цель данного исследования – определение расового состава популяций желтой пятнистости листьев, собранных с коммерческих сортов озимой пшеницы, возделываемых в Алматинской, Жамбылской и Туркестанской областях. В исследовании были использованы 135 моноконидиальных изолята гриба, выделенных из образцов популяций, собранных на юге и юго-востоке республики в 2018 г. Расы патогена были определены с помощью сорта Glenlea, линий 6B365 и 6B662 – индикаторов продукции токсинов Ptr ToxA, Ptr ToxB и Ptr ToxC. В обследованных регионах преобладали расы 1 и 2, а также в отдельных популяциях встречались расы 3 и 8. В тестируемых изолятах ген ToxB не был выявлен, а все исследованные популяции на 100% состояли из изолятов, имеющих ген ToxA.

Ключевые слова: *Pyrenophora tritici-repentis*, пшеница, популяция, изолят, раса, ToxA, ToxB, некроз.

R.A. Moldazhanova*, A.D. Maulenbay, A.S. Rsaliyev
Research Institute for Biological Safety Problems Gvardeyskiy,
Kazakhstan, Zhambyl region, Korday district,
*e-mail: rmoldazhan@bk.ru

**Pathogen racial composition of *Pyrenophora tritici-repentis*
in the south regions of Kazakhstan in 2018 year**

In this article are considered about tan spot of leaves caused by the hemibiotroph fungus *Pyrenophora tritici-repentis* Drechsler – a harmful wheat disease that has spread almost all over Kazakhstan. The interaction of the “wheat-pathogen” pathosystem becomes one of the discussing issues and piques the interest among the phytopathologists, genetics and breeders around the world. A population study of phytopathogens is necessary to substantiate strategies for the genetic protection of wheat, which makes it possible to characterize the dynamics of the racial composition of pathogens, to assess the influence of cultivated wheat sorts on the variability of the fungus population and the efficiency of resistance genes in host plants. The aim of this study is to determine the racial composition of tan spot populations collected from commercial winter wheat varieties of cultivated in the Almaty, Jambyl and Turkestan regions. The study used 135 monoconidial isolates of the fungus isolated from samples of populations collected in the south and southeast of the country in 2018. Pathogen races were identified using Glenlea, 6B365 and 6B662, Ptr ToxA, Ptr ToxB and Ptr ToxC. Races 3 and 8 prevailed in the surveyed regions, as well as in individual populations. In the isolates tested, the ToxB gene was not identified, and all the populations studied all consisted of isolates with the ToxA gene.

Key words: *Pyrenophora tritici-repentis*, wheat, population, isolate, race, ToxA, ToxB, necrosis.

Р.А. Молдажанова*, А.Д. Мәуленбай, А.С. Рсалиев
Биологиялық қауіпсіздік проблемаларының ғылыми-зерттеу институты,
Қазақстан, Жамбыл облысы, Қордай ауданы, Гвардейск қалашығы,
*e-mail: rmoldazhan@bk.ru

Қазақстанның оңтүстік аймақтарында *Pyrenophora tritici-repentis* қоздырғышының 2018 жылғы расалық құрамы

Жапырақ сары дағы *Pyrenophora tritici-repentis* Drechsler гемибиотрофты санырауқұлағы арқылы туындайтын, Қазақстанның барлық аймағына таралған бидайдың қауіпті ауруы. «Бидай-патоген» патожүйесінің өзара қарым-қатынасы бірден бір талқыланатын мәселе болумен қатар, ол әлемдегі фитопатологтар, генетиктер мен селекционерлер арасында қызығушылық тудыруда. Фитопатогендерді популяциялық зерттеу, бидайдың генетикалық қорғалу стратегиясын негіздеу үшін қажет, бұл патогендердің нәсілдік құрамының динамикасын сипаттауға, өсірілген бидай сорттарының саңырауқұлақтар популяциясының өзгергіштігіне және негізгі өсімдіктердегі төзімді гендердің тиімділігіне баға беруге мүмкіндік береді. Осы зерттеудің мақсаты – Алматы, Жамбыл және Түркістан облыстарында өсірілетін коммерциялық күздік бидай сорттарынан жиналған жапырақ сары дағы популяцияларының расалық құрамын анықтау. Зерттеуге 2018 жылы республикамыздың оңтүстік және оңтүстік-шығысынан жиналған популяциялар үлгісінен бөлінген саңырауқұлақтың 135 моноконидиалық изоляттары қолданылды. Ptr ToxA, Ptr ToxB және Ptr ToxC токсиндерінің индикаторлары болып табылатын Glenlea сорты, 6B365 және 6B662 линиялары арқылы патогеннің расалары анықталды. Зерттелген аймақтарда 1 және 2 раса басым болды, сонымен қатар жекелеген популяцияларда 3 және 8 расалар кездесті. Сыналған изоляттарда ToxB анықталмады, ал барлық зерттелген популяциялар 100% ToxA гені бар изоляттардан құралды.

Түйін сөздер: *Pyrenophora tritici-repentis*, бидай, популяция, изолят, раса, ToxA, ToxB, некроз.

Сокращения и обозначения

Ptr – *Pyrenophora tritici-repentis*.

Введение

Желтая пятнистость или пиренофороз является экономически значимым заболеванием пшеницы во многих странах [1, 2], в том числе и в Казахстане [3-5]. Возбудитель этого заболевания – гомоталличный аскомицет *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler образует селективные хозяин специфичные токсины, которые считаются факторами патогенности. Основным фактором является токсин Ptr ToxA, индуцирующий образование некротических пятен на листьях восприимчивых сортов пшеницы [6-9]. Кроме того, к настоящему времени известны токсины Ptr ToxB и PtrToxC, индуцирующие хлороз, и еще два токсина некроза, предварительно обозначенных общим названием Ptr ToxD [10-12].

Желтая пятнистость широко распространена в Центральной Азии, и его вредоносность особенно возрастает при внедрении нулевой и минимальной технологии возделывания зерновых культур [2-5]. В Казахстане желтая пятнистость заняла доминирующее положение среди листовых болезней пшеницы сравнительно недавно. В период 2000-2016 годы 5 раз происходили локальные вспышки желтой пятнистости листьев и

септориоза или обширные их эпифитотии [3, 4]. При этом потери урожая пшеницы составляли в среднем 15-20 %, а при раннем их проявлении до 30-40%. В последние годы происходит заметное расширение ареала и усиление вредоносности желтой пятнистости листьев на юге и юго-востоке Казахстана [3, 4]. Причинами развития болезни в Казахстане являются минимальная обработка почвы с сохранением стерни, монокультура пшеницы и возделывание неустойчивых к патогену сортов [3-5].

Для обоснования стратегий генетической защиты пшеницы необходимы популяционные исследования фитопатогенов. Они позволяют охарактеризовать динамику расового состава патогенов, эффективность генов устойчивости у растений-хозяев и оценить влияние выращиваемых сортов пшеницы на изменчивость популяции гриба [13]. Исследования популяций *P. tritici-repentis* в Казахстане, Кыргызстане и Узбекистане впервые выполнены в 2001 году, при этом в каждой из этих стран была выявлена только одна или две расы патогена [2]. В период 2003-2005 годы в различных регионах Казахстана (северных, центральных, восточных, юго-восточных) наиболее широко представлен расой 1, однако расы 2, 3 и 4 также были обнаружены [14]. После этого научные работы в данной области были прекращены на определенное время и возобновлены только в 2013-

2015 гг. По данным исследования отмечается, что на территории Казахстана обнаружено 5 рас *P. tritici-repentis*. (1, 3, 4, 6 и 8), при этом доминировали расы 1 и 8 [15]. Недавно изучены расовый состав и вирулентности *P. tritici-repentis* в северном и юго-восточном Казахстане (г. Алматы) [13, 16]. В 2017 г. по признаку токсинообразования среди североказахстанских изолятов *P. tritici-repentis* выявлено четыре рас (1-4) [13], а в 2018 году обнаружено шесть рас (1, 2, 3, 4, 5, 8) [16]; среди юговосточных изолятов – шесть (1, 2, 3, 4, 7, 8) [16], соответственно. Результаты предыдущих исследований показывают, что в зависимости от региона и года исследований расовый состав *P. tritici-repentis* часто меняется, следовательно в природе образуются новые вирулентные расы патогена. Кроме того, в последнее время в южных регионах Казахстана целенаправленные научные работы по изучению расового состава *P. tritici-repentis* не проводились. В связи с этим изучение структуры популяции данного патогена, путей возникновения новых рас, потенциально опасных для коммерческих сортов твердой и мягкой пшеницы, в настоящее время не потеряло своей актуальности, а, напротив, приобретает еще большее значение в связи с изменениями, происходящими в производстве пшеницы.

Целью данной работы является определение расового состава популяций желтой пятнистости листьев, собранных с коммерческих сортов озимой пшеницы, возделываемых в Алматинской, Жамбылской и Туркестанской областях.

Материалы и методы

В исследованиях были использованы гербарные материалы растений, инфицированных желтой пятнистостью листьев, собранные во время фитосанитарного мониторинга на производственных и опытных посевах пшеницы в 6 районах 3 областей Казахстана (Туркестанская, Жамбылская и Алматинская область) в 2018 году [17].

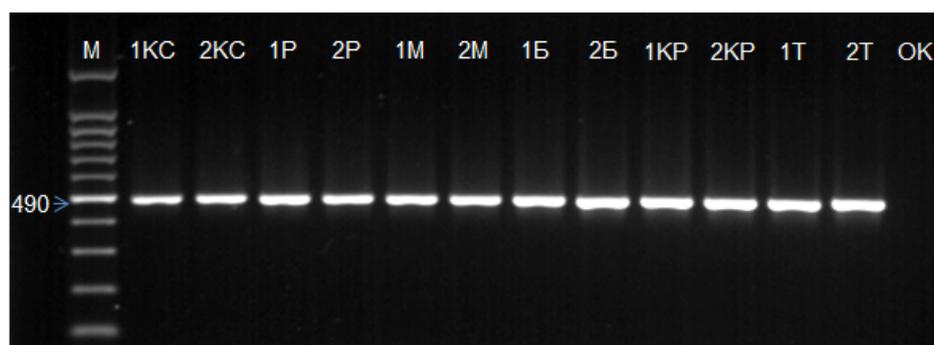
Для получения моноконидиальных изолятов *P. tritici-repentis* в чистую культуру из собранных листьев пшеницы с симптомами поражения вырезали сегменты, на которых располагались одноинфекционное пятно и прилегающий к нему участок зеленой ткани, отобранные образцы промывали в проточной воде в течение часа, стерилизовали в растворе 5% NaCl. Простерилизованные кусочки листьев промывали дважды в стерильной воде, просушивали стерильной фильтровальной бумагой, после чего помещали на питательную среду V4. В течение трех дней чашки инкубировали в термостате под УФ-лампами (ЛЭ-30) при температуре 20-22°C и для стимуляции образования конидий *P. tritici-repentis* помещали в холодильник на 24 часа (температура 5–8°C) [18]. В результате было всего выделено 135 моноконидиальных изолята желтой пятнистости листьев (таблица 1). В основном изоляты гриба выделены из листьев коммерческих сортов озимой пшеницы Стекловидная 24, Красновопадская 210, Богарная 56, Алмалы, Казахстанская 10, которые допущены к использованию на территории Республики Казахстан.

Таблица 1 – Происхождение и число изолятов *Pyrenophora tritici-repentis*

Происхождение изолятов			Источники инфекции, сорта пшеницы	Обозначения популяции	Число моноконидиальных изолятов гриба, шт
область	район	село			
Алматинская	Карасайский	Алмалыбак	Алмалы	Карасай	21
Жамбылская	Рыскуловский	Кулан	Казахстанская 10	Рыскулов	15
	Меркенский	Кызыл Шаруа	Стекловидная 24	Мерке	17
	Байзаковский	Туймекент	Казахстанская 10	Байзак	23
	Кордайский	Кайнар, Гвардейский	Богарная 56, Стекловидная 24	Кордай	19 25
Туркестанская	Тулкибасский	Састобе	Красноводопадская 210	Тулкибас	15
Всего					135

ДНК изолятов гриба выделяли с использованием набора Plant/Fungi DNA Isolation Kit (Norgen Biotek corp., Канада), согласно протоколу производителя (www.norgenbiotek.com). Вид гриба идентифицировали по морфологическим признакам конидий. Дополнительно провели молекулярную идентификацию *P. tritici-repentis* с использованием видеоспецифичных

праймеров [19] (рисунок 1). Условия проведения ПЦР для диагностики *P. tritici-repentis* приведены в оригинальном источнике [19]. Данные ПЦР анализа показали, что исследованные изоляты во всех популяциях относятся к гемибиотрофному грибу *P. tritici-repentis*, результаты оставшихся моноконидиальных изолятов аналогичны рисунку 1.



Размер ПЦР продукта – 490 п.н. Обозначения: М – маркер; 1КС, 2КС – Карасай; 1Р, 2Р – Рыскулов; 1М, 2М – Мерке; 1Б, 2Б – Байзак; 1КР, 2КР – Кордай; 1Т, 2Т – Тулкибас; ОК – отрицательный контроль.

Рисунок 1 – Результаты проведения идентификации *Pyrenophora tritici-repentis*

Основным фактором патогенности *P. tritici-repentis* являются экзотоксины PtrToxA, PtrToxB, PtrToxC. На листьях чувствительных растений PtrToxA индуцирует образование некрозов, PtrToxB и PtrToxC – хлорозов. В соответствии с вероятными сочетаниями токсинов изоляты разделяются на восемь рас (2^3). С помощью канадского набора дифференциаторов, представленного сортом Glenlea, 6B662, 6B365 и Salamouni, определяли способность моноконидиального изолята *P. tritici-repentis* продуцирующей экзотоксины PtrToxA, PtrToxB, PtrToxC и на основании этого определяли их расовую принадлежность [21].

Определение расового состава *P. tritici-repentis* была проведена с помощью инокуляции отрезков листьев, помещенных в раствор бензимидазола, поддерживающего в срезанных листьях неизменный метаболизм [18]. Проростки пшеницы выращивали в теплице при температуре 21°C днем и 18°C ночью с 16-часовым фотопериодом. Через 10 дней после посева растения в фазе 2 листьев использовали для инокуляции. Инфекционный материал готовили за 3 недели до заражения. С помощью канадского набора дифференциаторов, представленного сортом Glenlea и линиями 6B662 и 6B365, определяли способность изолятов *P. tritici-repentis* проду-

цировать экзотоксины ToxA, ToxB и ToxC и на основании этого определяли их расовую принадлежность [20]. Кроме того с помощью ПЦР определено наличие или отсутствие в изолятах генов ToxA и ToxB. Условия проведения ПЦР приведены в оригинальном источнике [19]. Анализ продуктов амплификации проводили при помощи электрофореза в 1,5 % агарозном геле в TBE буфере. Для определения длин амплифицированных фрагментов использовали 100bp DNA Ladder, Invitrogen, США.

Результаты исследований

В результате анализа 135 моноконидиальных изолята по признакам образования хлоротических и некротических пятен на сортах-дифференциаторах были идентифицированы четыре расы *P. tritici-repentis* (таблица 2). Выявленные расы *P. tritici-repentis* неравномерно распределялись между популяциями, причем с различной частотой встречаемости. Раса 1 (PtrToxA, PtrToxC), индуцирующая образование хлоротических пятен на линии 6B365 и некротических пятен на сорте Glenlea, присутствовала во всех образцах популяций с частотой встречаемости от 46 % до 68 %.

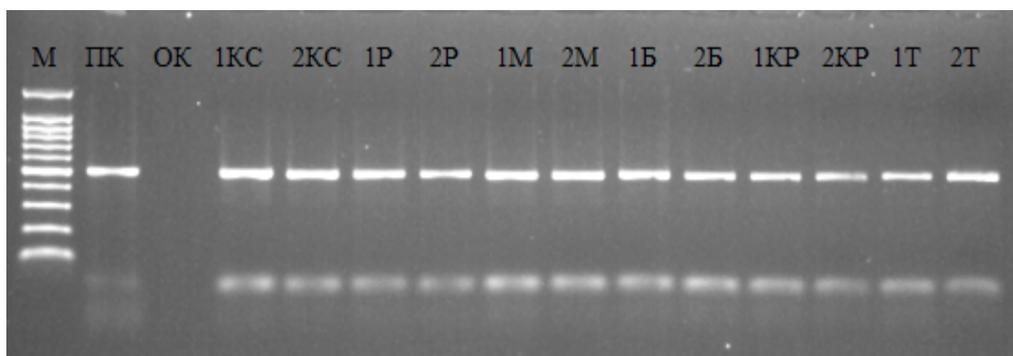
Таблица 2 – Расовый состав популяций *P. tritici-repentis* в южных регионах Казахстана

Раса	Фенотип расы, определенный на соргах-дифференциаторах (токсины некроза и хлороза)	Число изолятов (%) в популяциях <i>P. tritici-repentis</i> :					
		Кордай	Мерке	Рыскулов	Байзак	Тулкибас	Карасай
1	Ptr ToxA*, Ptr ToxC**	62	68	50	65	55	46
2	Ptr ToxA	18	22	27	35	18	10
3	Ptr ToxC	20	10	23	0	0	10
4	Не образует токсины	0	0	0	0	0	0
5	Ptr ToxB	0	0	0	0	0	0
6	Ptr ToxB, Ptr ToxC	0	0	0	0	0	0
7	Ptr ToxA, Ptr ToxB**	0	0	0	0	0	0
8	Ptr ToxA, Ptr ToxB, Ptr ToxC	0	0	0	0	27	34
Доля изолятов, имеющих ген ToxA		100	100	100	100	100	100

Примечания: 1 * – токсин Ptr ToxA, индуцирующий некроз на восприимчивом сорте
2 ** - токсины Ptr ToxB и Ptr ToxC, индуцирующие хлороз на восприимчивом сорте

Раса 2 (PtrToxA), индуцирующая образование некротических пятен на сорте Glenlea, также была обнаружена во всех популяциях (рисунок 2) гриба и варьировала от 10 % до

35 % с доминированием в Байзакском районе (Жамбылская область) и наименьшей частотой в Карасайском районе (Алматинская область).



Размер ПЦР продукта – 510 п.н. Обозначения: М – маркер; ПК – положительный контроль; ОК – отрицательный контроль; 1К, 2К – Карасай; 1Р, 2Р – Рыскулов; 1М, 2М – Мерке; 1Б, 2Б – Байзак; 1КР, 2КР – Кордай; 1Т, 2Т – Тулкибас.

Рисунок 2 – Результаты проведения идентификации Ptr ToxA.

Раса 3, индуцирующая образование хлоротических пятен на линии 6В365 и продуцирующая токсин PtrToxC зарегистрированы в популяциях Кордай, Мерке, Рыскулов и Карасай. Хотя данная раса встречается значительно реже (доля изолятов от 10 % до 23 %), чем расы 1 и 2. Раса 8 присутствовала только в популяциях Тулкибасского и Карасайского районов с частотой встречаемости 27 % и 34 %, соответственно. Расы 4, 5, 6 и 7 не выявлены в южных регионах республики в 2018 г.

При исследовании генов ToxA и ToxB в изолятах гриба методом ПЦР анализа ген ToxB не был выявлен в изученных нами популяциях, продукты амплификации гена ToxA обнаружены у всех изолятов южно-казахстанской популяции (100%) 2018 г., образующих некротические пятна на сорте Glenlea. Результаты проведения идентификации PtrToxA показаны в едином рисунке, так как результаты других моноконидиальных изолятов аналогичны Рисунок 2.

Обсуждение

Исследования популяции *P. tritici-repentis* по расовому составу ведутся в течение многих лет практически во многих странах производства пшеницы. По данным зарубежных исследований наблюдается что, расы 1 и 2 доминируют в прериях западной Канады [21]. В США на территории Великих равнин раса 1 найдена на мягкой яровой пшенице и составила более 90 % популяции патогена [22]. Обследовав расовый состав популяций гриба в направлении Великого шелкового пути, Ламари с соавторами [23] определили, что в образцах популяций из Азербайджана и Сирии разнообразие по расовому составу является наибольшим; там обнаружены шесть рас 1, 2, 3, 5, 7 (PtrToxA, PtrToxB) и 8 (PtrToxA, PtrToxC, PtrToxB), тогда как в Казахстане, Киргизии и Узбекистане не более чем по две расы. В Чешской республике в 2000-2003 годах доминировала раса 1, в малых количествах обнаружены расы 2 и 4 [24]. Данные бразильских ученых изучивших 40 изолятов *P. tritici-repentis* указывают на доминирование рас 1 (PtrToxA, PtrToxC) и 2 (PtrToxA) [25]. Высокое разнообразие рас было отмечено во всех российских популяциях патогена Ptr, доминировали расы 1 и 2 [26], что соответствует литературным данным.

В данной работе показан расовый состав *P. tritici-repentis* в южных регионах Казахстана в 2018 г. Исследованные популяции отличаются по вирулентности к сортам-дифференциаторам и по частоте встречаемости рас. Почти во всех популяциях отмечено преобладание рас 1 и 2, доля которых в регионах составила 46-68 % и 10-35 %, соответственно. Расы 1 и 2 возбудителя *P. tritici-repentis*, доминирующие в изученных южных популяциях, относятся к группе широко распространенных также и в других регионах Казахстана [2, 13, 16]. Недавно полученные данные свидетельствуют о том, что большинство сортов пшеницы, выращиваемых в Казахстане и России, обладают расоспецифической устойчивостью к желтой пятнистости листьев [4]. При этом на основе фитопатологического и молекулярного скрининга мировой коллекции пшеницы было выявлено сортообразцы яровой мягкой пшеницы, проявляющие высокую устойчивость к расам 1 и 2, а также нечувствительность к токсинам Ptr ToxA и Ptr ToxB [4, 27].

Расы 3 и 8 обнаружены не во всех изученных популяциях, при этом раса 3 отмечена в 4 популяциях (Кордай, Мерке, Рыскулов и Карасай), а раса 8 – в 2 популяциях (Тулькибас, Карасай),

соответственно. Установлено, что большинство казахстанских и российских сортов пшеницы восприимчивы именно к расе 8 [4], в связи, с чем необходимо найти источников устойчивости к данной расе. В ходе исследований нами не выявлены расы 4, 5, 6 и 7 в популяциях 2018 г., хотя по литературным данным расы 4 и 7 отмечены в 2017 и 2018 гг. в северных и юго-восточных регионах Казахстана [13, 16].

Prt-токсин является мономерным основным белком, с достаточно большим молекулярным весом (13900 Da), что отличает его от большинства грибных токсинов. Prt-токсин зарегистрирован в листьях растений пшеницы, инокулированных *nes*⁺- изолятами (не *nes*⁻) *P. tritici-repentis*. Причем Prt-токсин присутствует в межклеточной жидкости, как у чувствительных, так и у устойчивых к болезни сортов пшеницы. Таким образом, синтез токсина является конститутивным и не зависит от генотипа растения-хозяина. Токсин распространяется по сосудистой системе, опережая растущие гифы. Некроз развивается по направлению от основания листа к верхушке. При обработке Prt-токсином ткани листа плазмолема клеток и мембраны хлоропластов теряют свою целостность, возрастает утечка электролитов, через 18 часов после инфильтрации наблюдается массовое отмирание клеток [29].

Взаимоотношения в патосистеме «пшеница – *P. tritici-repentis*» осуществляются по типу «гена-ген», и выражаются в том, что продукты генов вирулентности патогена (хозяин-специфичные токсины) при взаимодействии с продуктами генов восприимчивости растения-хозяина вызывают совместимость, т.е. развитие болезни [16, 28]. Следовательно, генетика устойчивости коммерческих сортов пшеницы играет непосредственную роль в изменении вирулентности локальных популяций и отборе рас *P. tritici-repentis*. В нашем случае инфекционные материалы патогена в основном собраны с коммерческих сортов озимой пшеницы (Стекловидная 24, Богарная 56, Алмалы, Казахстанская 10) (таблица 1), у которых информация по генам устойчивости к желтой пятнистости листьев отсутствует, в связи, с чем не возможно достоверно оценить какие гены могли повлиять на результаты данного анализа расового состава *P. tritici-repentis*.

Выводы

Результаты определения расового состава популяции *P. tritici-repentis*, собранной на территории южного Казахстана, показали преобладание

рас 1 и 2, тогда как расы 3 и 8 встречались в меньшей степени, а расы 4, 5, 6 и 7 и вовсе не были выявлены. Исследованные популяции отличаются друг от друга по частоте встречаемости рас, выявленных по способности образовывать токсины, по вирулентности к сортам-дифференциаторам пшеницы. Так же при исследовании генов ToxA и ToxB в изолятах гриба методом ПЦР ген ToxB не был обнаружен, а ген ToxA, напротив, часто встречался в изолятах *P. tritici-repentis*. В связи с этим, учитывая актуальность контроля внутривидовой изменчивости патогена с теоретических позиций, равно как и с практической точки зрения – создания новых сортов с идентифицированными генами устойчивости к болезни, в связи с чем представленные результаты в данной статье имеют большое практиче-

ское значение. Планируется провести повторное исследование по определению расового состава возбудителя гриба *Pyrenophora tritici-repentis*, собранных с коммерческих сортов озимой пшеницы с других областей Казахстана.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан в рамках ПЦФ «Разработка инновационных систем для повышения устойчивости сортов пшеницы к особо опасным болезням в Республике Казахстан» на 2018-2020 гг. (ИРН BR0649329).

Авторы благодарят сотрудников НИИПББ Амирханову Н.Т. и Байгутова М.Ж., за оказанную помощь при получении экспериментов.

Литература

- 1 Mikhailova L.A., Mironenko N.V., Kovalenko N.M. Populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in the North Caucasus and the North-West of Russia: the racial composition and dynamics of virulence. // *Mycology and Phytopathology* – 2014. – P. 393-400
- 2 Lamari L., Strelkov S., Yachyaoui A., Koishibayev M. Virulence of *Pyrenophora tritici-repentis* in the countries of the Silk Road. // *Canad. Jour. of Plant Pathology*. – 2005 – P. 316 -318
- 3 Койшыбаев М. Распространение и развитие желтой пятнистости пшеницы в Казахстане // *Микология и фитопатология*, 2010. – С. 177-186
- 4 Kokhmetova A., Kremneva O., Volkova G., Atishova M., Sapakhova Z. Evaluation of wheat cultivars growing in Kazakhstan and Russia for resistance to tan spot // *Journal of Plant Pathology*. – 2017. – Vol. 99 (1). – P. 161-167.
- 5 Yachyaoui A., Lamari L., Parker B., Koishibayev M. Cereal diseases, insects, pests in Central Asia: occurrence and distribution // *Proceedings of the 1st Central Asian Wheat Conference*. – Almaty, 2003. – P. 637-638.
- 6 Ballance G.M., Lamari L., Bernier C.C. Purification and characterization of a host-selective necrosis toxin from *Pyrenophora tritici-repentis* // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 1989. – Vol. 35. – P. 203-213.
- 7 Lamari L., Bernier C.C. Virulence of isolates of *Pyrenophora tritici-repentis* on 11 wheat cultivars and cytology of the different host reaction // *Can. J. Plant Pathol.* – 1989. – Vol. 11. – P. 284-290.
- 8 Tomas A., Feng G.H., Reece G.R., Bockus W.W., Leach J.E. Purification of a cultivar-specific toxin from *Pyrenophora tritici-repentis*, causal agent of tan spot of wheat // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 1990. – Vol. 3. – 4. – P. 221-224.
- 9 Tuori R.P., Wolpert T.J., Ciuffetti L.M. Purification and immunological characterization of toxic components from cultures of *Pyrenophora tritici-repentis* // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 1995. – Vol. 8. – 1. – P. 41-48.
- 10 Ciuffetti L.M., Franel L.J., Ballance G.M., Bockus W.W., Lamari L., Meinhardt S.W., Rasmussen J.B. Standardization of toxin nomenclature in the *Pyrenophora tritici-repentis* wheat interaction // *Can. J. Plant Pathol.* – 1998. – Vol. 20. – P. 421-424.
- 11 Manning V.A., Pandelova I., Ciuffetti L.M. A race for a novel host selective toxin (Abstr.) // *Phytopathology*. – 2002. – Vol. 92. – P. 51.
- 12 Pandelova I., Ciuffetti L.M. A proteomics-based approach for identification of the ToxD gene // *Fung. Genet. Newsl.* – 2005. – Vol. 52. – P. 133.
- 13 Гульятеева Е.И., Коваленко Н.М., Шаманин В.П., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Шайдаюк Е.Л., Моргунов А.И. Структура популяций листовых патогенов яровой пшеницы в западноазиатских регионах России и Северном Казахстане в 2017 г. // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018. – Т.22(3). – С.363-369.
- 14 Мараит А., Меркадо Вернес Д., Ренард М.Е., Жанарбекова А., Дювейле Э. Значение разнообразия в борьбе с желтой пятнистостью и ожогом листьев пшеницы в Центральной Азии. // *Агромеридиан*. 2006. №2(3). – С.105-115.
- 15 Кохметова А.М., Кремнева О.Ю., Кейшилов Ж.С., Султанова Н. Ж. Расовый состав и вирулентность изолятов *Pyrenophora tritici-repentis* в Северо-кавказском регионе России и Республике Казахстан // *Eurasian Journal of Applied Biotechnology*. 2016. №3. С.57-66.
- 16 Мироненко Н.В., Коваленко Н.М., Баранова О.А. Характеристика географически отдаленных популяций *Pyrenophora tritici-repentis* по вирулентности и генам токсинообразования ToxA и ToxB // *Вестник защиты растений*. – 2019. Т.1(99). – С.24–29.
- 17 Рсалиев А.С., Байгутов М.Ж., Асраубаева А.М., Гульятеева Е., Амирханова Н.Т. Сбор образцов популяции видов ржавчины и пятнистости листьев пшеницы в регионах Казахстана. // *Сборник трудов международной научно-практической конференции, посвященной 70-летию Досмухамбетова Т.М. «Наука, производство, бизнес: современное*

состояние пути инновационного развития аграрного сектора на примере Агрохолдинга «Байсерке-Агро». – Алматы, 2019. – Т. 2. – С.48-53.

18 Михайлова Л.А., Мироненко Н.В., Коваленко Н.М. Желтая пятнистость пшеницы. Методические указания по изучению популяции возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* и устойчивости сортов. // СПб. 2012. – С. 39.

19 Antoni E. A., Rybak K., Tucker M. P., Hane J. K., Solomon D.S., Drenth A., Shankar M., Oliver R.D. Ubiquity of ToxA and absence of ToxB in Australian populations of *Pyrenophora tritici-repentis* // Austral. Plant Pathol. 2010. Vol. 39. P. 63-68.

20 Lamari L., Gilbert J., Tekauz A (1998) Race differentiation in *Pyrenophora tritici-repentis* and survey of physiologic variation in western Canada. // Can J Plant Pathol 20:396–400

21 Lamari L., Strelkov S.E., Yahyaoui A., Orabi J., Smith R.B. The identification of two new race of *Pyrenophora tritici-repentis* from the host center of diversity confirms a one-to-one relationship in tan spot of wheat // Phytopatology. – 2003. – Vol. 93 (4). – P. – 391-396.

22 Ali S., Francl L.J. Population race structure of *Pyrenophora tritici-repentis* prevalent on wheat and noncereal grasses in the Great Plains // Plant Dis. 2003, Vol. 87, N 4, – P. 418-422.

23 Kokhmetova A., Kremneva O., Volkova G., Atishova M., Sapakhova Z. Evaluation of wheat cultivars growing in Kazakhstan and Russia for resistance to tan spot // Journal of Plant Pathology. – 2017. – Vol. 99 (1). – P. 161-167.

24 Sarova J. Wheat leaf spot disease *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. Summary of PhD Thesis. Prague Research Institute of Crop Production, 2004, – p. 15.

25 Victória V. B., Jéssica R. F., Zhaohui L. André C. R., Carolina C. D. Phenotypical and genotypical characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* races in Brazil // Eur J Plant Pathol.

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

27 Кохметова А.М., Али С., Сапахова З., Атишова М.Н. Идентификация генотипов-носителей устойчивости к токсинам пиренофороза Ptr ToxA и Ptr ToxB *Pyrenophora tritici-repentis* в коллекции мягкой пшеницы. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(8):978-986

28 Strelkov S, Lamari L. Host parasite interactions in tan spot [*Pyrenophora tritici-repentis*] of wheat // Can J Plant Pathol. 2003. V. 25. P. 339–349.

29 Л. А. Михайлова, Т. И. Пригоровская, Желтая пятнистость листьев пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis*, Михайлова Л.А., Пригоровская Т.Г. Желтая пятнистость листьев пшеницы . *Pyrenophora tritici-repentis*. / Микология и фитопатология. Т. 34. Вып. 1. 2000 г. С. 7-16.

References

1. Mikhailova L.A., Mironenko N.V., Kovalenko N.M. “Populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in the North Caucasus and the North-West of Russia: the racial composition and dynamics of virulence.” *Mycology and Phytopathology*, (2014): 393-400.

2. Lamari L., Strelkov S., Yachyaoui A., Koishibayev M. “Virulence of *Pyrenophora tritici-repentis* in the countries of the Silk Road.” *Canad. Jour. of Plant Pathology*. – P. 316 -318.

3. Kojshy'baev M., “Rasprostraneniye i razvitiye zheltoy pyatnistosti pshenicy v Kazahstane.” *Mikologiya i fitopatologiya*, (2010): 177-186.

4. Kokhmetova A., Kremneva O., Volkova G., Atishova M., Sapakhova Z. “Evaluation of wheat cultivars growing in Kazakhstan and Russia for resistance to tan spot.” *Journal of Plant Pathology*. Volume 99 (1), (2017): 161-167.

5. Yahyaoui A., Lamari L., Parker B., Koishibayev M. “Cereal diseases, insects, pests in Central Asia: occurrence and distribution.” *Proceedings of the 1st Central Asian Wheat Conference*. – Almaty, (2003): 637-638.

6. Ballance G.M., Lamari L., Bernier C.C. “Purification and characterization of a host-selective necrosis toxin from *Pyrenophora tritici-repentis*.” *Physiol. Mol. Plant Pathol.*– Volume 35, (1989): 203-213.

7. Lamari L., Bernier C.C. “Virulence of isolates of *Pyrenophora tritici-repentis* on 11 wheat cultivars and cytology of the different host reaction.” *Can. J. Plant Pathol*. Volume 11 (1989): 284-290.

8. Tomas A., Feng G.H., Reeck G.R., Bockus W.W., Leach J.E. “Purification of a cultivar-specific toxin from *Pyrenophora tritici-repentis*, causal agent of tan spot of wheat.” *Mol.Plant-Microbe Interact*. Volume 3. – 4. (1990): 221-224.

9. Tuori R.P., Wolpert T.J., Ciuffetti L.M. “Purification and immunological haracterization of toxic components from cultures of *Pyrenophora tritici-repentis*.” *Mol. Plant-Microbe Interact*. Volume 8– 1, (1995): 41-48.

10. Ciuffetti L.M., Francl L.J., Ballance G.M., Bockus W.W., Lamari L., Meinhardt S.W., Rasmussen J.B. “Standarization of toxin nomenclature in the *Pyrenophora tritici-repentis* wheat interaction.” *Can. J. Plant Pathol*. –Volume 20. (1998): 421-424.

11. Manning V.A., Pandelova I., Ciuffetti L.M. “Arace for a novel host selective toxin (Abstr.) *Phytopathology*.” Volume 92, (2002): 51.

12. Pandelova I., Ciuffetti L.M. “Aproteomics-based approach for identification of the ToxD gene.” *Fung. Genet.Newsl*. Volume 52, (2005): 133.

13. Gul'tyayeva Ye. I., Kovalenko N.M., Shamanin V.P., Tunin V.A., Shreyder Ye.R., Shaydayuk E.L., Morgunov A.I., “Struktura populyaciy listovyh patogenov yarovoi pshenitsy v zapadnoaziatskih regionah Rossii i Severnom Kazahstane v 2017 g.” *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selekcii*. (2018): 363-369.

14. Marait A., Merkado Vernes D., Renard M.E., Zhanarbekova A., Dyuvejle E`. “Znachenie raznoobraziya v bor'be s zheltoj pyatnistost'yu i ozhogom list'ev pshenitsy` v Ccentral'noj Azii.” // *Agromeridian*. #2(3). (2006): 105-115.

15. Kokhmetova A.M., Kremneva O.Yu., Kejshilov Zh.S., Sultanova N. Zh. “Rasovy’j sostav i virulentnost’ izolyatov *Pyrenophora tritici-repentis* v Severo-kavkazskom regione Rossii i Respublike Kazakhstan” // Eurasian Journal of Applied Biotechnology. #3 (2016): 57-66.
16. Mironenko N.V., Kovalenko N.M., Baranova O.A. “Karakteristika geograficheski otdalenny’kh populyacij *Pyrenophora tritici-repentis* po virulentnosti i genam toksinoobrazovaniya ToxA i ToxB.” Vestnik zashchity rasteniy no 1(99), (2019): 24-29.
17. Rsaliev A.S., Bajgutov M.Zh., Asraubaeva A.M., Gul’tyaeva E., Amir Khanova N.T. “Sbor obrazczov populyaczii vidov rzhavchiny’ i pyatnistosti list’ev psheniczy’ v regionakh Kazakhstana.” Sbornik trudov mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferenczii, posvyashhennoj 70-letiyu Dostukhambetova T.M. «Nauka, proizvodstvo, biznes: sovremennoe sostoyanie puti innovacionnogo razvitiya agrarnogo sektora na primere Agrokholdinga «Bajserke-Agro». – Almaty, no 2, (2019): 48-53.
18. Mikhajlova L.A., Mironenko N.V., Kovalenko N.M. “Zheltaya pyatnistost’ psheniczy’. Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu populyaczii vozбудitelya zheltoj pyatnistosti *Pyrenophora tritici-repentis* i ustojchivosti sortov.” SPb (2012): 39.
19. Antoni E. A., Rybak K., Tucker M. P., Hane J. K., Solomon D.S., Drenth A., Shankar M., Oliver R.D. “Ubiquity of ToxA and absence of ToxB in Australian populations of *Pyrenophora tritici-repentis*.” Austral. Plant Pathol. Volume 39 (2010): 63-68.
20. Lamari L., Gilbert J., Tekauz A. “Race differentiation in *Pyrenophora tritici-repentis* and survey of physiologic variation in western Canada.” Can J Plant Pathol (1998): 396–400.
21. Lamari L., Strelkov S.E., Yahyaoui A., Orabi J., Smith R.B. The identification of two new race of *Pyrenophora tritici-repentis* from the host center of diversity confirms a one-to-one relationship in tan spot of wheat // Phytopatology. – 2003. – Vol. 93 (4). – P. – 391-396.
22. Ali S., Franel L.J. Population race structure of *Pyrenophora tritici-repentis* prevalent on wheat and noncereal grasses in the Great Plains // Plant Dis. 2003, Vol. 87, N 4, – P. 418-422.
23. Kokhmetova A., Kremneva O., Volkova G., Atishova M., Sapakhova Z. Evaluation of wheat cultivars growing in Kazakhstan and Russia for resistance to tan spot // Journal of Plant Pathology. – 2017. – Vol. 99 (1). – P. 161-167.
24. Sarova J. Wheat leaf spot disease *Pyrenophoraitritici-repentis* (Died.) Drechs. Summary of PhD Thesis. Prague Research Institute of Crop Production, 2004, – p. 15.
25. Victória V. B., Jéssica R. F., Zhaohui L. André C. R., Carolina C. D. Phenotypical and genotypical characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* races in Brazil // Eur J Plant Pathol.
26. Kremneva O.Yu., Volkova G.V. “Struktura populyaczii *Pyrenophora tritici-repentis* na Severnom Kavkaze po virulentnosti i morfologo-kul’ tural’ny’m priznakam”// Mikologiya i fitopatologiya, №4, (2007): 356-361.
27. Kokhmetova A.M., Ali S., Sapakhova Z., Atishova M.N. “Identifikacziya genotipov-nositelej ustojchivosti k toksinam pirenoforoza Ptr ToxA i Ptr ToxB *Pyrenophora tritici-repentis* v kollekczii myagkoj psheniczy’.” Vavilovskij zhurnal genetiki i selekczii, no 22(8), (2018): 978-986.
28. Strelkov S, Lamari L. “Host parasite interactions in tan spot [*Pyrenophora tritici-repentis*] of wheat.” Can J Plant Pathol. Volume 25 (2003): 339–349.
29. L. A. Mikhajlova, T. I. Prigorovskaya, “Zheltaya pyatnistost’ list’ev psheniczy’ *Pyrenophora tritici-repentis*.”/ Mikologiya i fitopatologiya (2000): 7-16.