

УДК 631. 52: 635. 627. 162

UDC 631. 52: 635. 627. 162

06.00.00 Сельскохозяйственные науки

Agricultural sciences

**ВОЗБУДИТЕЛЬ СЕТЧАТОЙ ПЯТНИСТОСТИ ЛИСТЬЕВ ЯЧМЕНЯ: БИОЛОГИЯ, ЭТИОЛОГИЯ, ВИРУЛЕНТНОСТЬ, УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЯ – ХОЗЯИНА (КРАТКИЙ ОБЗОР)**

**AGENT OF BARLEY LEAVES NET BLOTCH: BIOLOGY, ETIOLOGY, VIRULENCE, RESISTANCE OF THE HOST-PLANTS (OVERVIEW)**

Астапчук Ирина Леонидовна  
аспирант кафедры генетики, селекции и семеноводства  
SPIN-код= 8684-6159  
ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И. Т. Трубилина», 350044, г., ул. Калинина, 13, Краснодар, Россия  
[irina\\_astapchuk@mail.ru](mailto:irina_astapchuk@mail.ru)

Astapchuk Irina Leonidovna  
postgraduate student of the Department of Genetics, Breeding and Seed  
RSCI SPIN-code= 8684-6159  
FSEE of HE «Kuban State Agrarian University by I.T. Trubilin»  
350044, Str. Kalinina, 13, Krasnodar, Russia  
[irina\\_astapchuk@mail.ru](mailto:irina_astapchuk@mail.ru)

Ячмень - одна из важных зернофуражных культур. В современной России ячмень высевается повсюду в районах земледелия. Эффективность возделывания ячменя в отдельные годы снижается из-за поражения его гельминтоспоризмами. Сетчатая пятнистость ячменя *Drechslera teres* является широко распространенным и высоко вредоносным заболеванием, в том числе и в РФ. В последнее время болезнь прогрессирует во всех зерносеющих странах мира. Снижение урожайности при сильном развитии пятнистости может достигать 45 %. Большинство возделываемых сортов ячменя являются восприимчивыми к *Drechslera teres*. Гельминтоспориям свойственна большая изменчивость и быстрое приспособление к новым сортам растений-хозяев. Для успешного решения проблемы иммунитета ячменя к сетчатой пятнистости важным является проведение популяционно-генетических исследований патосистемы *Hordeum vulgare* - *Drechslera teres*

Barley is one of the important fodder crops. In modern Russia barley is sown throughout the farming areas. The effectiveness of barley cultivation in some years is reduced due to the infestation with helminthosporiosis. Net blotch of barley *Drechslera teres* is a widespread and highly destructive disease in the world including Russia. In recent years the disease has been progressing in all grain-producing countries. Yield reduction due to the strong development of the blotch can reach up to 45%. Most cultivated barley varieties are susceptible to *Drechslera teres*. Helminthosporiosis are characterized by greater variability and rapid adaptation to new varieties of host plants. In order to solve successfully the problem of barley immunity to net blotch it's necessary to conduct genetics and population studies of the *Hordeum vulgare* - *Drechslera teres* pathosystem

Ключевые слова: ЯЧМЕНЬ, СЕТЧАТАЯ ПЯТНИСТОСТЬ, БИОЛОГИЯ, ЭТИОЛОГИЯ, ВИРУЛЕНТНОСТЬ, УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА

Keywords: BARLEY, NET BLOTCH, BIOLOGY, ETIOLOGY, VIRULENCE, RESISTANCE OF HOST – PLANTS

**Doi: 10.21515/1990-4665-127-041**

Ячмень – одна из древнейших культур, которую начали возделывать около 10 тысяч лет назад (Saltini, 1996). Озимый ячмень – более молодая культура, чем яровой (приблизительно на 2000 лет). В России ячмень издавна имел большое значение как пищевой продукт для тех местностей, где невозможна культура других хлебов. В начале XX века среди всех

культивируемых в Российской империи растений ячмень по площади занимал четвертое место (Ячмень, в сельском хозяйстве..., 1890).

Зерно озимого ячменя широко используется для кормовых, продовольственных и технических целей. В 1 кг его зерна содержится 100 г перевариваемого белка и 1,28 кормовых единицы, что больше, чем в зерне овса и ржи, и имеется полный набор незаменимых аминокислот. Использование ячменя как компонента комбикормов способствует увеличению продуктивности животноводства. Особую ценность представляет ячмень для беконного, сального и полусального откорма свиней. Введение ячменя в рацион птицы способствует увеличению их яйценоскости и повышению мясной продуктивности. Зерно широко используют для приготовления круп, ячменного кофе, мальц-экстракта (препарат, полученный продолжительной горячею вываркой ячменного солода. Употребляется как диетическое средство и от кашля), а также в его зерне много крахмала, но мало белка 10-11 %, благодаря чему он служит ценным сырьем для пивоваренной промышленности. Препараты из ячменного солода используют также в хлебопечении в качестве носителей активных амилолитических ферментов при производстве жидких дрожжей (Филатова, 2005).

В современной России ячмень высевается повсюду в районах земледелия. Посевные площади озимого ячменя в нашей стране составляют до 600 тыс. га в зависимости от года (рис. 1). Согласно статистическим данным, в последние годы наблюдается снижение посевных площадей под ячменем не только в России, но и в других странах. Это прежде всего связано с резким сокращением поголовья животных. В 2014 г. площадь посевов озимого ячменя составляла 600 тыс. га, в 2015 г. 527 тыс. га. (Сельское хозяйство..., 2015). В южном федеральном округе в 2015 г. площади посева озимого ячменя составили – 185 тыс. га.

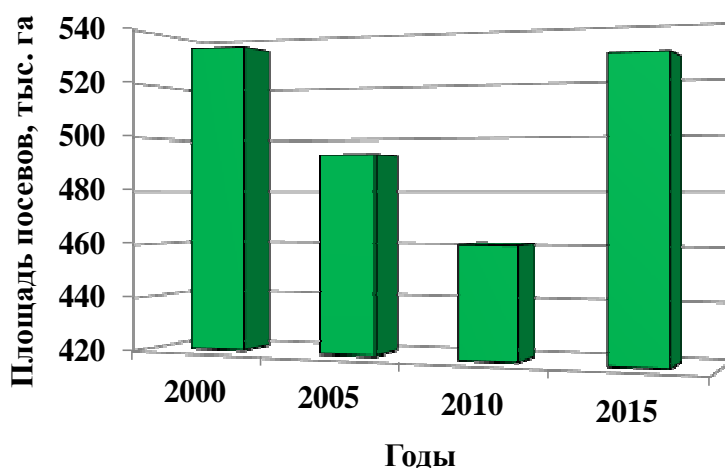


Рис. 1 – Площадь посевов озимого ячменя в РФ 2000-2015 гг.

Эффективность возделывания ячменя в отдельные годы снижается из-за поражения его гельминтоспоризмами. Болезни злаков, вызываемые гельминтоспориями, носят общее название гельминтоспориозов, хотя по форме и проявлению они весьма разнообразны. Чтобы представить себе серьезный ущерб, который приносят человечеству гельминтоспориозы злаков, достаточно вспомнить страшный голод в 1943 г. в Бенгалии (Индия). Он был вызван гибелью посевов риса в 1942 г. от гельминтоспория рисового (*H. oryzae*). Один из индийских микологов, направленный на работу в Бенгалию в это время, так описывает свои впечатления. На всем пути через Бенгалию до города Дакка лежали мертвые или голодные и умирающие люди. Голод продолжался несколько месяцев и унес 2 млн. жизней. Эпифитотия гельминтоспориоза в Бенгалии по своей силе и количеству человеческих жертв может сравниться только с картофельным голодом в Ирландии в 1845 г., вызванным эпифитотией фитофтороза. Такие сильные эпифитотии, приводящие к гибели людей от голода, к счастью, бывают редко.

Однако ежегодные потери от гельминтоспориоза зерновых культур, являющихся основными продовольственными культурами мира, все же

огромны, среди которых для озимого ячменя сетчатая пятнистость листьев является одной из наиболее вредоносных (Хасанов, 1992 б). Снижение урожайности при сильном развитии пятнистости может достигать 45 %, количества колосьев – до 15%, количества зерен в колосе – 20 %, а сбора соломы – 32 % и более (Jayasena et al., 2002).

Сетчатая пятнистость встречается повсеместно. В последнее время она прогрессирует в зерносеющих странах Европы, Азии, Южной и Северной Америки, Австралии (Войтова, 1971; Кашемирова, 1995; Гайке, 2000). На территории бывшего СССР гриб впервые обнаружен в 1928 г. на полях Восточно-Степной опытной областной сельскохозяйственной станции Э.Э. Гешеле (Гешеле, 1928). Сетчатая пятнистость интенсивно развивается во многих районах России (рис. 2).

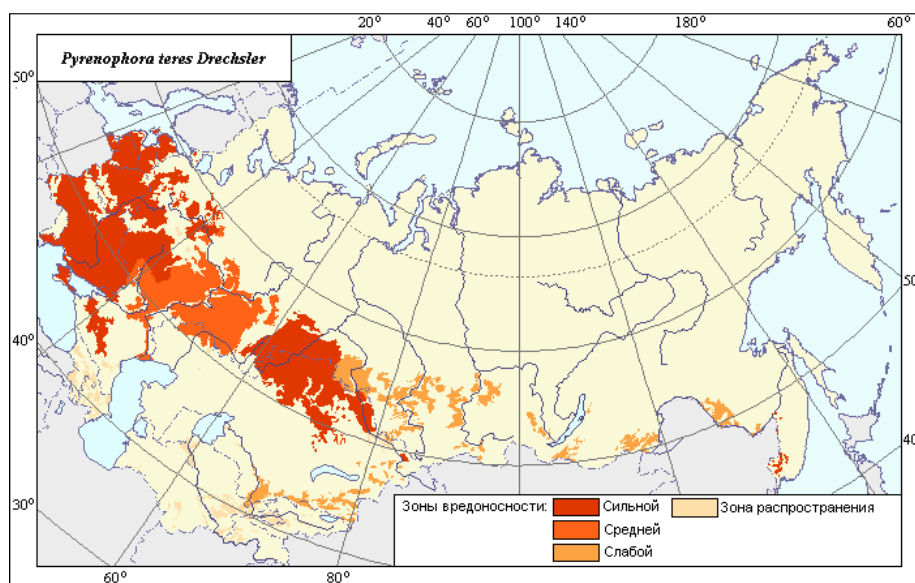


Рис. 2 - Распространение сетчатой пятнистости ячменя (*Pyrenophora teres Drechsler*). (Агроэкологический атлас России...)

На Северном Кавказе эпифитотии возникают 4-6 раз в течение 10 лет, при которых потери урожая могут достигать более 50 % (Кузнецова, 2006).

Систематика и характеристика биологии и морфологии возбудителя сетчатой пятнистости листьев озимого ячменя

Возбудитель заболевания – несовершенный гриб *Drechslera teres* (Saccardo) Shoemaker, 1959; синонимы: *Helminthosporium teres* Saccardo, 1882; *Helminthosporium hordei* Eidam, 1891; *Pleospora teres* Died.; *Pyrenophora teres* f. sp. *teres*.

Телеоморфа: *Pyrenophora teres* Drechsler, 1923.

Систематическое положение: царство Fungi (Mycota, Mycetalia), подцарство Eomycota, отдел Ascomycota, класс Ascomycetes, подкласс Dothideomycetidae, порядок Pleosporales, семейство Pleosporaceae, комплекс *Helminthosporium* s.l., род *Drechslera* Ito, 1930 (Дьяков, 2003; Eriksson, 2005).

*Drechslera teres* относится к гемибиотрофной биологической группе – мицелий гриба растет в живых тканях растения, но формирование спор происходит в убитых, являясь факультативным сапротрофом, полупаразитом – формой, ведущей паразитический образ жизни, но в определённых условиях развивающейся и на мёртвом органическом субстрате.

Особый интерес представляет уникальный пример внутривидовой дивергенции, патоген объединяет 2 формы грибов: *P. teres* f. *teres* – net-форма (сетчатый тип), и *P. teres* f. *maculate* – spot-форма (округлопятнистый тип). Различие типов симптомов обуславливаются как генотипом растения-хозяина, так и изолятом возбудителя болезни. Трудности в идентификации двух форм *P. teres*, иногда приводили к ошибкам при опознании (Rau et al., 2003). В настоящее время существуют специфические молекулярные маркеры, на основе полимеразной цепной реакции (ПЦР), которые облегчают идентификацию. Эти маркеры выявляют различия в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК) последовательности (Williams et al., 2001; Leisova et al., 2005).

### **Симптомы поражения**

Сетчатая пятнистость кроме культурного ячменя поражает еще 17

видов рода *Hordeum*. Гриб космополит, по литературным данным, в природе имеет много «хозяев» среди злаков, может встречаться на пшенице, овсе, ржи и злаковых травах (Ишкова, 2000). Симптомы заболевания очень вариабельны.

При поражении растений сетчатой формой патогена (*P. teres* f. *teres*) наблюдаются следующие симптомы проявления болезни: на зародышевых листьях семенная инфекция проявляется в виде узкой, темно-коричневой полоски или овального, серо-белого пятна около середины листовой пластинки. Поражение всходов обуславливает развитие сетчатых пятен и гнили. На листьях взрослых растений сначала появляются мелкие коричневые точки, которые удлиняются в темно-коричневые некротические полоски с небольшим сетчатым рисунком. Со временем, некрозы продолжают увеличиваться вдоль жилок листа, и вокруг них образуется хлорозная желтая кайма. На листовых влагалищах, колосковых чешуйках и остях заболевание проявляется в виде коричневых округлых пятен, полосок и некрозов (рис. 3).

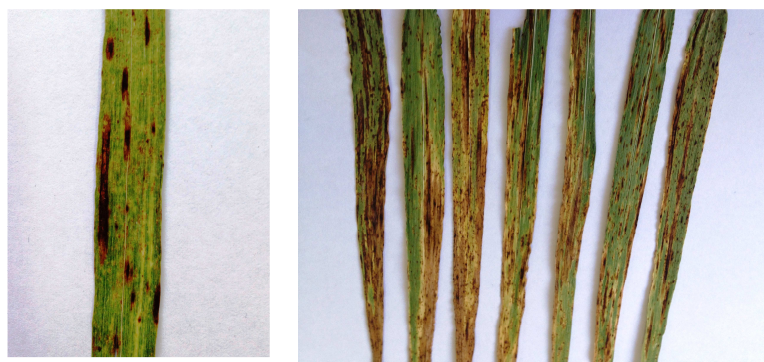


Рис. 3 – Пораженный сетчатой пятнистостью лист озимого ячменя net-форма (оригинал)

При поражении округлой формой (*P. teres* f. *maculate*) на листьях и листовых влагалищах появляются темно-коричневые пятна овальной, удлиненно эллиптической и веретеновидной формы, окруженные хлоротическими участками (рис. 4). На старых листьях пятна этой формы

не удлиняются, как у сетчатой, а лишь увеличивается их количество. На стебле появляются коричневые некротические штрихи. На зерновках у базального конца часто отмечается не стирающееся оранжевое окрашивание. Основное отличие от полосатого гельминтоспориоза – пятна друг с другом не сливаются, целостность листовой пластины не нарушается. Эта форма болезни превалирует в Северном Казахстане, во многих регионах Австралии, Дании, Норвегии, странах Средиземноморья, Канаде

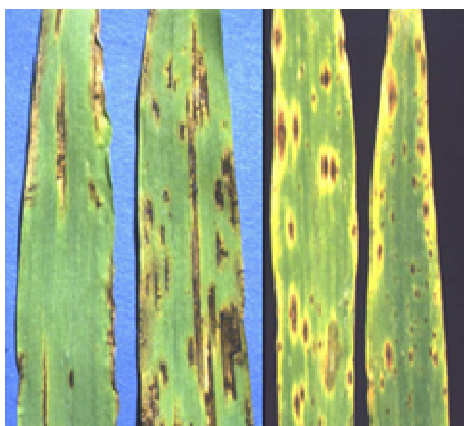


Рис. 4 – Net-форма и spot-форма сетчатой пятнистости ячменя (Serenius, 2006)

Особенно сильно поражаются травмированные листья растений по технологической колее. Наибольшие потери урожая при всех формах сетчатого гельминтоспориоза отмечаются при раннем проявлении болезни и при значительном поражении флагового листа. Сильное поражение приводит к полной некротизации листьев и их усыханию, что является причиной снижения массы зерна. Кроме листьев гриб поражает листовую обертку, стебель и колос растений, следовательно, вредоносность болезни проявляется также в уменьшении числа колосьев на растении и числа зерен в колосе.

#### **Болезни со схожими симптомами**

Сетчатый тип (Net-Type): симптомы в виде полос, в конце концов разрывающихся, характерны для полосатой пятнистости ячменя. После

заражения *Drechslera graminea* возникают круглые или продолговатые, иногда неправильной формы, пятна с зеленовато-желтым центром и темно-коричневым краем. Пятна окружены желтой зоной, отсутствуют характерные для *Drechslera teres* коричневатые продольные и поперечные полосы. При обычной агротехнике с протравливанием семян полосатая пятнистость едва ли встречается в поле.

Пятнистый тип (Spot-Type): приводящие в заблуждение коричневые пятна возникают также в случае реакции отторжения мучнистой росы у некоторых сортов ячменя. Также можно спутать с начальным поражением ринхоспориозом или темно-бурой пятнистостью ячменя *Drechslera sorokoniana*. Подобные симптомы могут быть вызваны и минеральным голоданием (дефицит магния или марганца).

У некоторых гелиминтоспориев в развитии листовых симптомов болезни принимают участие токсины, выделяемые патогеном. Образованные гелиминтоспориями токсические соединения оказывают влияние или нарушают жизненно важные функции растения, такие, как проницаемость клеточных мембран, механизмы гормонального контроля роста, фиксация CO<sub>2</sub>, дыхание, окислительное фосфорилирование, фенольный синтез и другие процессы. Нарушение этих функций ослабляет растение, облегчает грибу захват новых тканей и приводит к появлению характерных симптомов болезни, механизмы этих процессов пока еще детально не изучены. Три различных токсина были выявлены в обеих формах *P. teres*. Все эти фитотоксические вещества имеют химические структуры, аналогичные aspergillomarasmine (Bach et al., 1979). Однако, токсины – L, L-N-(2-амино-2-карбоксиил) аспарагиновая кислота (токсин типа А), anhydroaspergillomarasmine А (токсин В) (Smedegard-Petersen, 1977) и aspergillomarasmine А (токсин С) различаются по своей способности вызывать инфекции у растения-хозяина. В частности, токсины А и С вызывают хлоротичные и некротические симптомы в отдельных листьях



ячменя, токсин С является наиболее разрушительным, тогда как токсин В является лишь слабым фитотоксином. Токсин С является самым мощным из трех, так как он вызывает сильный некроз и светло-желтый хлороз районов, окружающих этот некроз, в то время как токсин А считается вторым наиболее токсичными, так как он вызывает лишь темные хлорозные участки без некроза (Weiergang et al., 2001). Интересно, что токсин С превращается в токсин В при снижении pH в культуре, тогда как токсин В-прямой предшественник токсинообразования С (Friis et al., 1991). Токсины не являются специфическими для вирулентности изолятов *P. teres*, которая предполагает отсутствие различия в чувствительности генотипов ячменя хотя тяжесть симптомов связана с количеством токсинов наряду с грибковой биомассой внутри растения-хозяина.

#### **Жизненный цикл *P. teres***

В цикле своего развития возбудитель сетчатой пятнистости проходит конидиальную и сумчатую стадии. Net и spot форма сохраняется мицелием на поверхности и в семенах (Jordan, 1981; Van den Berg, 1991), а в районах возделывания озимого ячменя зимует – грибницей и конидиями на зараженных отмирающих растительных остатках, или на альтернативных растений-хозяев (Shipton et al., 1973; Sampson et al., 1985;) (рис. 5). После перезимовки гриб часто образует псевдотеции, ранней весной в которых образуются аски с 8 аскоспорами (рис. 5. I). Интенсивному развитию гриба способствует высокая относительная влажность воздуха (Brown et al., 1993). Во время дождей созревшие аскоспоры выстреливаются на расстояние 15 см и попадают на молодые листья ячменя (рис. 6). Сумчатая стадия служит источником первичного заражения растений и относится к виду *Pyrenophora teres*. Во время начала вегетационного периода, *P. teres* образует конидии, следовательно, весеннее и последующие заражения происходят распространением конидий при помощи воздушных течений и дождя. Появление новых пятен на листьях связано с вторичным

заражением.

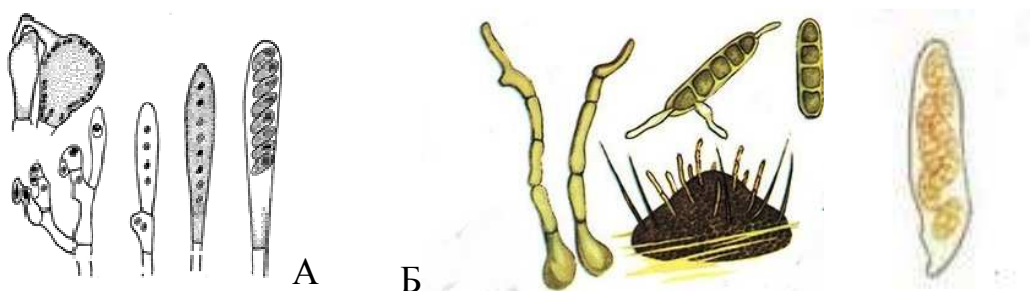


Рис. 5. А – половой процесс и развитие сумок у аскомицетов, Б – конидиеносец; конидии; псевдотеций, аск с аскокоспорами (Атлас болезней..., 1968)

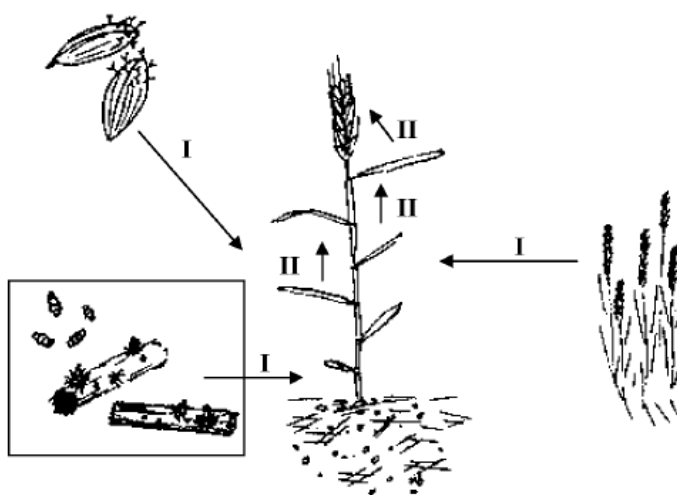


Рис. 6 – Жизненный цикл возбудителя сетчатой пятнистости листьев ячменя: I – первичное заражение происходит от зараженных семян, альтернативных растений-хозяев или стерней, которые являются основным источником аскоспор;

II – бесполое конидии разносятся ветром или дождевыми каплями на верхние листья, колос или на соседние растения (вторичная инфекция) (Serenius, 2006)

### Условия распространения заболевания

Благоприятные для споруляции условия наступают при влажной и теплой погоде – температура от +5°C до +35°C. Оптимальная температура – около +20°C, если влажность воздуха не опускается ниже 95 %.

Распространение спор в посевах происходит в основном с помощью ветра в условиях низкой влажности воздуха. Однако на стадии инфицирования, для успешного заражения опять нужны условия высокой влажности воздуха (чередования дня и ночи). Инфекция развивается сильнее при продолжительном периоде высокой относительной влажности воздуха (10-30 часов и более). Новая генерация конидий образуется на 5-20 день в зависимости от погодных условий. При благоприятных условиях (+20°C и 100 % влажности воздуха) продолжительность латентного периода может составить всего 5 дней. Конидии распространяются ветром или дождем. Гриб поочередно заселяет ярусы листьев снизу, вверх. Таким образом, чередование от одного до нескольких дней с осадками и 2–4 дней с высокой инсоляцией в условиях низкой влажности воздуха и с ветром, провоцирует быстрое распространение сетчатой пятнистости ячменя (Ишкова, 2000; Serenius, 2006).

### **Морфологические и культуральные свойства патогена**

У грибов рода *Drechslera* Ito характерна форма конидий. Тщательно изучив морфологию грибов из комплекса *Helminthosporium* s.l. и обобщив имеющиеся данные литературы, Дж. Алькорн (Alcorn, 1983; 1988), А. Сиванесан (Sivanesan, 1987) и Б. А. Хасанов (1992 а) выделили 4 важнейших признака рода *Drechslera* Ito (рис. 7):

1. Основание конидий округлое с плоским мало заметным рубчиком;

2. Пролиферация конидиеносцев может происходить перкурентно, то есть непосредственно через пору, от которой отделилась конидия, или латерально, когда новая пора, через которую будет происходить нарастание конидиеносца, образуется рядом (обычно чуть ниже) с порой, через которую формировалась конидия;

3. У видов *Drechslera* прорасти может любая клетка конидии. Базальная клетка прорастает латерально, ось проростковой трубки располагается перпендикулярно оси конидии;

4. Первая септа закладывается в нижней части конидии, затем появляется вторая септа, делящая верхнюю часть конидии на 2 примерно равные клетки, потом поочередно возникает третья, четвертая и последующие перегородки.

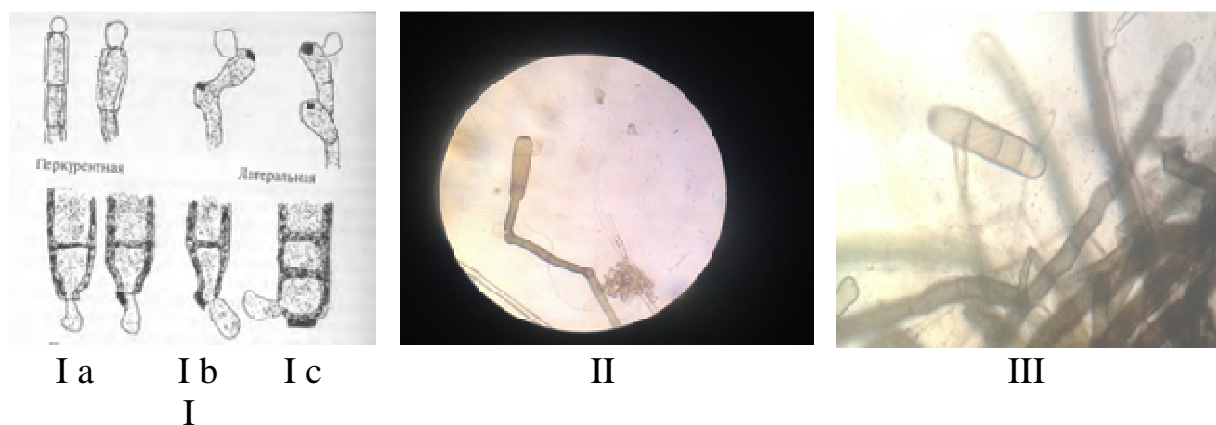


Рис. 7. I – характер пролиферации конидиеносцев прорастания конидий: а – перкурентное, b – полуосевое, с – латеральное (Дьяков, 2003); II – III – конидиеносец и конидия гриба *P. teres* (оригинал. увелич. x 230)

Колонии быстро растущие, серые, с крупными (до 0,5 – 1 см высотой) беловатыми веероподобными выростами, расположенными чаще по краям, обратная сторона сначала бесцветная, позже – темно-коричневая. Прототеции образуются редко. Некоторые изоляты выделяют в среду коричневый пигмент. Конидиеносцы одиночные, реже в группах по 2-3, простые, 65-310x7-12 мкм, в основании вздуты до 11-18 мкм. Конидии прямые, цилиндрические, клетка основания слегка вздута, бесцветные, пепельно-серые, иногда слегка желтоватые, с возрастом до оливково-коричневых, 30-55-120-200x9-12-21-26 мкм, с 1-11 дистосептами, рубчик 3-7 мкм в диаметре. Известны формы с гигантскими конидиями: до 300 мкм длиной 13-22 мкм шириной. *P. teres* также образует пикниды на

естественных и искусственных субстратах. Пикниды округлые, либо грушевидные, 50-180 мкм в диаметре, от желтых до коричневых. Пикноспоры (1,0-1,9x1,4-3,2 мкм) бесцветные, одноклеточные, сферической формы. Функция пикнидиальной стадии неизвестна. Прототеции также формируются на растительных остатках в условиях влажных камер. Аски (30-61x180-274 мкм) булавовидные, с округлой вершиной. Аскоспоры (18-28x43-61 мкм) светло-коричневые, эллипсоидальные, с 3-4 поперечными и одной продольной в центральной клетке перегородками. *P. teres Drech.* – гетероталличный вид – для прохождения полового цикла необходимо слияние потомков двух генетически различных спор и их ядер. Половой процесс осуществляется только при наличии мицелиев разного пола. Для половой совместимости двух штаммов необходимо генетическое различие (гетероаллельность) в определенных локусах – локусах спаривания (mat-локусах).

Для споруляции гриба *D. teres* применяются следующие питательные среды: картофельно-сахарозная (Reis, 1983); картофельно-декстрозная (Наумова, 1970; Чумаков, 1974); агаризованная среда с экстрактом листьев арахиса и овсяной мукой (Speakman, 1986); среда с томатной пастой (Al-Tikrity, 1987); картофельно-морковная (Janosova, 1988,); низкосахарная картофельно-декстрозная (Frank, 1987); с мукой фасоли Лима (Sharma, 1984); с V-8 соком (Miller, 1955).

### **Изучение структуры популяции возбудителя сетчатой пятнистости листьев ячменя по вирулентности**

Для успешного решения проблемы иммунитета ячменя к сетчатой пятнистости необходимо проведение исследований в генетико-популяционном плане и в направлении оценки болезнеустойчивости сорта ячменя. Гельминтоспориям свойственна большая

изменчивость и быстрое приспособление к новым сортам растений-хозяев. В ВИЗР осуществляются исследования возбудителя сетчатой пятнистости листьев ячменя, конечная цель которых – осуществление генетического менеджмента данной болезни (рис.8). На рисунке очерчены основные задачи, поэтапное решение которых необходимо для осуществления этой цели. Это, прежде всего, изучение изменчивости популяций патогенов по вирулентности с целью установления их ареалов и путей миграции спор, изучение устойчивости хозяина, в частности генетики устойчивости, и, наконец, на основании этих результатов – генетический менеджмент болезни (Афанасенко, 2000).



Рис. 8 – Иммунологическое обоснование селекции ячменя на устойчивость к *D. teres* (По Афанасенко, 2000)

Для изучения разнообразия патогена по вирулентности в природных популяциях используются стандартные наборы сортов-дифференциаторов. По инициативе ВИЗР совместно с международным коллективом из Германии, Чехии и Словакии был создан международный набор сортов-дифференциаторов для анализа популяций возбудителя сетчатой пятнистости, состоящий из 12 образцов ячменя, который в настоящее время используется как в нашей стране, так и за рубежом, что позволяет на основании этих результатов получать сравнимые данные по структуре географических популяций (Афанасенко, 1996) (табл.1).

Таблица 1 – Международный набор сортов-дифференциаторов для анализа структуры популяции возбудителя сетчатой пятнистости листьев ячменя по признаку вирулентности

№ гр	Образец	№ каталога ВИР (к) и СИ	Использованы как дифференциаторы в странах
I	1 Canadian Lake Shore	СИ 2750, к 25282	США, Россия, Польша, Чехия
	2 Харбин	СИ 4929, к 19282	Россия, Польша, Австралия, США, Чехия
	3 к 87553	к 8755	Россия
II	4 к 20019	к 20019	-
	5 СИ 4207	СИ 4207	-
	6 Manchurian	СИ 739	Польша, США, Чехия
III	7 Тифанг	СИ 4407-1, к 25284	Аргентина, Польша, США, Австралия, Чехия
	8 Diamond	к 29192	-
	9 СИ 9825	СИ 9825, к 25275	Россия, Чехия
IV	10 СИ 5791	СИ 5791, к 25273	Дания, США, Польша, Австралия, Канада, Франция
	11 СИ 9820	СИ 9820	Канада
	12 СИ 9819	СИ 9819, к 25274	США, Польша, Австралия, Чехия

Оценку устойчивости к патогену осуществляют по международной шкале (табл.1) и по методическим указаниям ВИР по изучению устойчивости к пятнистостям (1978), (рис. 9).

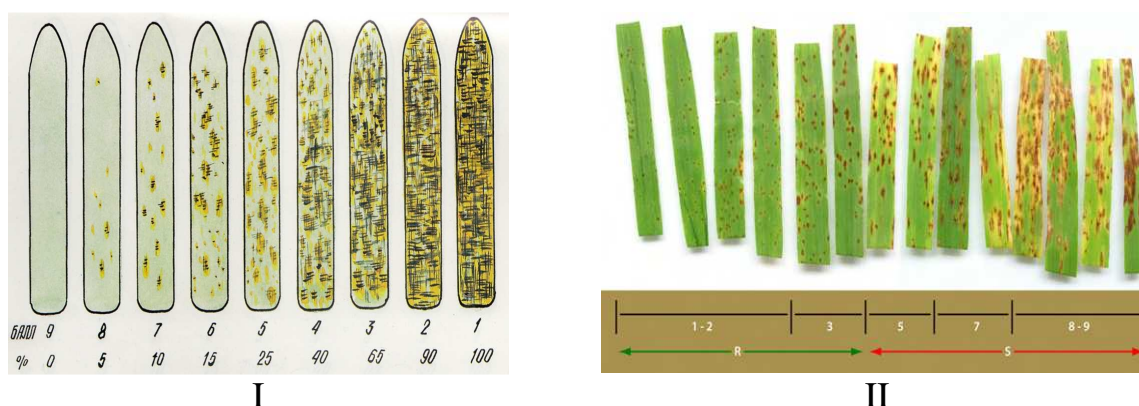


Рисунок 9. I – Шкала оценок интенсивности поражения листьев ячменя сетчатым гельминтоспориозом (Л. Бабаянц и др. 1988); II – Шкала реакции интенсивности поражения *Pycnophora teres f. maculata*. Значения 1-3 и 5-9 представляют собой устойчивые и восприимчивые фенотипы, соответственно (Tekauz, 2011)

Таблица 2 – Шкала оценок интенсивности поражения листьев ячменя сетчатым гельминтоспориозом по Бабаянц и др.

Балл	Характер проявления болезни	Характеристика устойчивости, восприимчивости
9	Точечные некрозы без хлороза	Очень высокая и высокая устойчивость
8	Точечные некрозы с очень малозаметными признаками хлороза	
7	Некротические коричневые пятна с хлоротичным окаймлением или без хлороза, не распространяющиеся по отрезку листа	Устойчивость
6	Некротические коричневые пятна с хлоротичным окаймлением или без хлороза, с очень мало заметными признаками распространения по листу	
5	Некротические пятна, активно распространяющиеся по листу с хлоротичным окаймлением	Слабая восприимчивость
4	Некротические пятна, начинающие распространяться по листу с хлоротичным окаймлением	Восприимчивость
3	Коричневый некроз занимает третью часть листа	
2	Коричневый некроз занимает половину листа	Высокая и очень высокая восприимчивость
1	Коричневый некроз занимает почти весь лист	

Для целенаправленного ведения селекции на устойчивость к болезням необходимо знание эффективных генов резистентности в каждой



конкретной зоне возделывания культуры. Генетический банк *Pyrenophora teres* состоит из 46 генов, из них 38 выявлены учеными ВИРа. О.С. Афанасенко с соавт. (2000) была обоснована стратегия территориального размещения генов устойчивости ячменя, основанная на данных о пространственном распределении популяций возбудителя сетчатой пятнистости и эффективности генов устойчивости к различным популяциям паразита. Сотрудниками ВИЗР предложено использование как мозаики генов устойчивости, так и одного эффективного гена на большой территории. Для условий Северного Кавказа рекомендовано использование в селекционных программах на устойчивость к сетчатой пятнистости три эффективных гена: *Rpt 1b*, *Rpt 5*, *Rpt 6* (Афанасенко, 2000).

В литературе, по региону Северного Кавказа, таких исследований описано крайне недостаточно (Сиренко, 1994; Кузнецова, 2006; Донцова, 2015, Астапчук, 2016). В этой связи большой интерес представляет изучение генетического разнообразия ячменя коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР), ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas, Beirut – Международный научно-исследовательский центр сельского хозяйства для аридной зоны), CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trego, Landres – Международный центр селекции кукурузы и пшеницы), селекции Кубанского государственного аграрного университета, а также ведущих селекционных центров юга России. Ставится задача необходимости выделения источников устойчивости, изучение генетики устойчивости сортообразцов, а также механизмов расообразования и адаптации патогена в современных условиях загрязнения окружающей среды и глобального изменения климата, которые могут индуцировать генетические изменения микроорганизмов (Мироненко, 2005). Полученные знания послужат

основой для разработки селекционных программ, направленных на создание устойчивых сортов ячменя, в том числе и с групповой устойчивостью к основным болезням.

### Литература

1. Агроэкологический Атлас России и сопредельных государств: сельскохозяйственные растения, их вредители, болезни и сорняки // Болезни сельскохозяйственных культур. – URL: [http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Hordei/Hordei\\_Pyrenophora\\_teres/index.html](http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Hordei/Hordei_Pyrenophora_teres/index.html) (дата обращения: 18.01.17).
2. Астапчук, И.Л. Оценка полевой устойчивости сортов и линий озимого ячменя к сетчатому гельминтоспориозу (возбудитель *Helminthosporium teres* (Sacc.)) / И.Л. Астапчук, Н.В. Репко, Г.Л. Зеленский, А.В. Данилова, Г.В. Волкова // IX Всер. конф. молодых ученых. 2016. с. 67-68.
3. Атлас болезней и вредителей зерновых культур [Текст] / под ред. Я. Бенада, И. Шедивый, Я. Шпачек Прага: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, 1968. – с. 51.
4. Афанасенко, О.С. Изменчивость популяций возбудителей гельминтоспориозных пятнистостей ячменя и генетический контроль устойчивости к *Pyrenophora teres* Drechs. [Текст]: автореф. дис. ... док. биол. наук. – Санкт-Петербург: Всероссийский НИИ защиты растений, 1996. – 41 с.
5. Афанасенко, О.С. Иммунологические основы селекции зерновых культур и картофеля на устойчивость к болезням [Текст] / О.С. Афанасенко, М.М. Левитин, Л.А. Михайлова, В.А. Колобаев, Т.Ю. Гагкаева // Вестник защиты растений. – 2000. – № 1. – с. 3-10.
6. Бабаянц, Л. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах членах СЭВ [Текст] / Л. Бабаянц, А. Мештерхази, Ф. Вехтер, Н. Неклеса и др. Прага, 1988 – с. 270-277.
7. Войтова Л.Р. Сетчатая пятнистость ячменя / Защита растений, 1971, № 11. с. 44.
8. Гешеле, Э. Э. Отношение ячменей к паразитному грибу *Helminthosporium teres* / Э.Э. Гешеле // Тр. по приклад. бот., ген. и селек. - 1928. - Т. 19, вып.1. - с. 371-384.
9. Гайке М.В. Перспективы селекции ячменя в Латвийской ССР и исходный материал для их решения. Автореф. канд. дисс. Л., 1976. 28 с.
10. Донцова А.А. Использование молекулярных методов селекции на устойчивость к сетчатой пятнистости ячменя (Обзор) / А.А. Донцова // Научный журнал КубГАУ, №113(09), 2015 – с. 1-11.
11. Дьяков Ю. Т. Новое в систематике и номенклатуре грибов. [Текст] / Под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. М.: «Национальная академия микологии»; «Медицина для всех», 2003.- 496 с.

12. Ишкова Т.И. Диагностика основных грибных болезней хлебных злаков [Текст] / Л.И. Берестецкая, Е.Л. Гасич, М.М. Левитин, Д.Ю Власов. С.-Петербург, 2000. 76 с.
13. Кашемирова Л.А. Фитосанитарные диагностические системы защиты ярового ячменя от темно-бурого и сетчатого "гельминтоспориозов". [Текст]: Автореф. канд. дис. Большие Вяземы, 1995. 33 с.
14. Кузнецова, Т.Е. Селекция ячменя на устойчивость к болезням в условиях Северного Кавказа [Текст]: автореферат дис. ... доктора с.-х. наук. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский институт риса. – 2006. – 52 с.
15. Мироненко Молекулярно-генетические механизмы специализации возбудителей "гельминтоспориозных" пятнистостей зерновых культур.. [Текст]: Автореферат докт. дис. СПб, 42 с. 2005
16. Наумова Н.А. Анализ семян на грибную и бактериальную инфекцию. [Текст] / Л. Колос, 1970, с. 208
17. Сельское хозяйство, охота и охотничье хозяйство, лесоводство С 29 в России. 2015: Стат.сб./Росстат - М., 2015. – 201 с.
18. Сиренко, А. С. Защита озимого ячменя от болезней в интенсивном земледелии Краснодарского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Сиренко А.С. - СПб., 1994. - 22с.
19. Филатова О.А. Доноры устойчивости ячменя к возбудителю сетчатой пятнистости и генетический контроль взаимоотношений в системе растение-патоген [Текст]: Дис. ... канд. биол. наук : 06.01.11 : СПб.- Пушкин, 2005 160 с. РГБ ОД, 61:05-3/745
20. Хасанов Б. А. Определитель грибов – возбудителей «гельминтоспориозов» растений из родов *Bipolaris*, *Drechlera* и *Exserohilum*. Ташкент [Текст] / изд-во «Фан», 1992, 244с.
21. Хасанов Б.А. Несовершенные грибы как возбудители основных заболеваний злаков в Средней Азии и Казахстане. [Текст]: Автореф. докт. дисс. М., 1992. 44 с.
22. Чумаков А.Е. Основные методы фитопатологических исследований [Текст] / М. Колос, 1974, с. 84;
23. Ячмень, в сельском хозяйстве и торговле // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона : в 86 т. (82 т. и 4 доп.). — СПб., 1890—1907.
24. Alcorn J. L. Genetic concepts in *Drechlera*, *Bipolaris* and *Exserohilum*. // *Mycotaxon*, 1983, V. 17, № 1, P. 1-86
25. Alcorn J. L. The taxonomy of "Helminthosporium" species. // *Ann. Rev. Phytopathol. Palo Alto, Calif.*, 1988 V. 26, 37-56
26. Al-Tikrity M.N. A simple technique for production of *Drechlera teres* spores. // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1987, V. 89,3, 402
27. Bach E. Structures, properties and relationship to the aspergillomarasmies of toxins produced by *Pyrenophora teres*. / S. CHRISTENSEN, L. DALGAARD, P. O. LARSEN, C. E. OLSEN
28. Brown, M.P., Host range of *Pyrenophora teres* f. *teres* isolates from California./ Steffenson B.J. & Webster, R.K. // 1993 *Plant Disease* 77: 942-947.

29. Cakir, M. Mapping and validation of the genes for resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley (*Hordeum vulgare* L.) [Текст] / M. Cakir, S. Gupta, G.J. Platz et. al. // Aust. J. Agric. Res. – 2003. – V. 54. – P. 1369-1377.
30. Eriksson O.E., (ed.) 2005. Outline of Ascomycota - 2005. Myconet 11: 1 - 113. Phylogenetic Mycology Group (PMG), Department of Ecology and Environmental Science, Umeå University, Sweden. Available on internet: <http://www.umu.se/myconet/M11a.html>. Reference: 31.1.2006.
31. Frank J.A. The influence of common root rot on net blotch of winter barley. / Cole H. // Jr Phytopathology, 1987, V. 77, N 10, P. 1454-1457
32. Friis P. Toxin production in *Pyrenophora teres*, the ascomycete causing the net-spot blotch disease of barley (*Hordeum vulgare* L.) / Olsen CE, Moller BL. // The Journal of Biological Chemistry 1991, 266: 13329-13335.
33. Jayasena, K.W., Loughman, R. & Majewski, J. 2002. Evaluation of fungicides in control of spot-type net blotch on barley. Crop Protection 21: 63-69.
34. Jordan, V.W.L.. Aetiology of barley net blotch caused by *Pyrenophora teres* and some effects on yield. // Plant Pathology 30: 77-87. 1981
35. Leisova, L. AFLP-based PCR markers that differentiate spot and net forms of *Pyrenophora teres*. /Kucera, L., Minarikova, V. & Ovesna, J. // Plant Pathology 54(1): 66-73. 2005a
36. Miller P.M. V-8 juice agar as a general purpose medium for fungi and bacteria. // Phytopathology, 1955, 45, 6, 461-462.
37. Rau, D., Brown, A.H.D., Brubaker, C.L., Attene, G., Balmas, V., Saba, E. & Papa, R. 2003. Population genetic structure of *Pyrenophora teres* Drechs. the causal agent of net blotch in Sardinian landraces of barley (*Hordeum vulgare* L.). Theoretical and Applied Genetics 106: 947-959.
38. Reis E.M. Selective medium for isolating *Cochliololus sativus* from soil. // Plant Disease, 1983, V.67, N 1, P. 68-70.
39. Saltini A. I semi della civiltà: frumento, riso e mais nella storia delle società umane // Prefazione di Luigi Bernabò Brea. — Bologna: Avenue Media, 1996
40. Sampson M.G. . Host specificity of five leaf-spotting pathogens of *Agropyron repens*. /Watson, A.K. // Canadian Journal of Plant Pathology 7(2): 161-164. 1985
41. Serenius M. 2006 Doctoral Dissertation Population structure of *Pyrenophora teres*, the causal agent of net blotch of barley
42. Sivanesan A. Graminicolous species of *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechlera*, *Exserohilum* and their theleomorphs. // Mycol. Pap., 1987, № 158, P. 1-261.
43. Smedegard-Petersen V. Isolation of two toxins produced by *Perenophora teres* and their significance in disease development of net-spot blotch of barley. // Physiological Plant Pathology 1977, 10:203-211.
44. Sharma H.S.S. Assessment of the reaction of some spring barley cultivars to *P.teres* using whole plants detached leaves and toxinbioassay. // Pl. Pathol. 1984, 33, 371-376.
45. Shipton, W.A., Net blotch of barley. / Khan, T.N. & Boyd, W.J.R. // Review of Plant Pathology 1973, 52: 269-290.
46. Speakman J. B. A simple method for producing large volumes of *Pyrenophora teres* spore suspension / Pommer E.H. // Bull. Brit. Micol. Soc. 1986, 2, 129-130.

47. Tekauz, A. Re-emergence of spotted net blotch in Manitoba. / Desjardins, M. // *Can. J. Plant Pathol.* 2011, 33:293.

48. Van den Berg Epidemiology of spot-type net blotch on spring barley in Saskatchewan. / C.G.J. & Rossnagel, B.G. // *Phytopathology* 1991, 81: 1446-1452.

49. Weiergang I. Correlation between sensitivity of barley to *Pyrenophora teres* toxins and susceptibility to the fungus. / Jorgensen HJL, Moller IM, Friis P, Smedegard-Petersen V. // *Physiological and Molecular Plant Pathology* 2001, 60: 121-129.

50. Williams, Development and use of a PCR-based assay that differentiates the pathogens causing spot form and net form of net blotch of barley. / K.J., Smyl, C., Lichon, A., Wong, K.Y., and Wallwork, H. // *Australasian Plant Pathology* 2001, 30: 37-44.

### References

1. Agroekologicheskiy Atlas Rossii i sopredelnykh gosudarstv: sel'skokozyaystvennyye rasteniya, ih vrediteli, bolezni i sornyaki // *Bolezni sel'skokozyaystvennykh kultur.* – URL: [http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Hordei/Hordei\\_Pyrenophora\\_teres/index.html](http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Hordei/Hordei_Pyrenophora_teres/index.html) (data obrascheniya: 18.01.17).

2. Astapchuk, I.L. Otsenka polevoy ustoychivosti sortov i liniy ozimogo yachmenya k setchatomu gelmintosporiozu (vozbuditel *Helminthosporium teres* (Sacc.)) / I.L. Astapchuk, N.V. Repko, G.L. Zelenskiy, A.V. Danilova, G.V. Volkova // IX Vser. konf. molodykh uchenykh. 2016. s. 67-68.

3. Atlas bolezney i vreditel'nykh zernovykh kultur [Tekst] / pod red. Ya. Benada, I. Shediviy, Ya. Shpachek Praga: Gosudarstvennoe izdatel'stvo sel'skokozyaystvennoy literatury, 1968. – s. 51.

4. Afanasenko, O.S. Izmenchivost populyatsiy vozbuditeley gelmintosporioznykh pyatnistostey yachmenya i geneticheskiy kontrol ustoychivosti k *Pyrenophora teres* Drechs. [Tekst]: avtoref. dis. ... dok. biol. nauk. – Sankt-Peterburg: Vserossiyskiy NII zaschityi rasteniy, 1996. – 41 s.

5. Afanasenko, O.S. Immunologicheskie osnovy selektsii zernovykh kultur i kartofelya na ustoychivost k boleznyam [Tekst] / O.S. Afanasenko, M.M. Levitin, L.A. Mihaylova, V.A. Kolobaev, T.Yu. Gagkaeva // *Vestnik zaschityi rasteniy.* – 2000. – # 1. – s. 3-10.

6. Babayants, L. Metody selektsii i otsenki ustoychivosti pshenitsy i yachmenya k boleznyam v stranah chlenah SEV [Tekst] / L. Babayants, A. Meshterhazi, F. Vehter, N. Neklesa i dr. Praga, 1988 – s. 270-277.

7. Voytova L.R. Setchataya pyatnistost yachmenya / *Zaschita rasteniy*, 1971, # 11. s. 44.

8. Geshele, E. E. Otnoshenie yachmeney k parazitnomu gribu *Helminthosporium teres* / E.E. Geshele // *Tr. po priklad. bot., gen. i selek.* - 1928. - T. 19, vyip.1. - s. 371-384.

9. Gayke M.V. Perspektivnyye selektsii yachmenya v Latviyskoy SSR i ishodnyy material dlya ih resheniya. Avtoref. kand. diss. L., 1976. 28 s.

10. Dontsova A.A. Ispolzovanie molekulyarnykh metodov selektsii na ustoychivost k setchatoy pyatnistosti yachmenya (Obzor) / A.A. Dontsova // *Nauchnyy zhurnal KubGAU*, #113(09), 2015 – s. 1-11.

11. Dyakov Yu. T. Novoe v sistematike i nomenklature gribov. [Tekst] / Pod red. Yu. T. Dyakova, Yu. V. Sergeeva. M.: «Natsionalnaya akademiya mikologii»; «Meditsina dlya vseh», 2003.- 496 s.
12. Ishkova T.I. Diagnostika osnovnykh gribnykh bolezney hlebnnykh zlakov [Tekst] / L.I. Berestetskaya, E.L. Gasich, M.M. Levitin, D.Yu Vlasov. S.-Peterburg, 2000. 76 s.
13. Kashemirova L.A. Fitosanitarnyye diagnosticheskiye sistemy zaschity yarovogo yachmenya ot temno-burogo i setchatogo "gelmintosporiozov". [Tekst]: Avtoref. kand. dis. Bolshie Vyazemyi, 1995. 33 s.
14. Kuznetsova, T.E. Seleksiya yachmenya na ustoychivost k boleznyam v usloviyah Severnogo Kavkaza [Tekst]: avtoreferat dis. ... doktora s.-h. nauk. Krasnodar: Vserossiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut risa. – 2006. – 52 s.
15. Mironenko Molekulyarno-geneticheskiye mekhanizmy spetsializatsii vozbuditeley "gelmintosporioznykh" pyatnistostey zernovykh kultur.. [Tekst]: Avtoreferat dokt. dis. SPb, 42 s. 2005
16. Naumova N.A. Analiz semyan na gribnyuyu i bakterialnuyu infektsiyu. [Tekst] / L. Kolos, 1970, s. 208
17. Selskoe hozyaystvo, ohoty i ohotnicheskoye hozyaystvo, lesovodstvo S 29 v Rossii. 2015: Stat.sb./Rosstat - M., 2015. – 201 c.
18. Sirenko, A. S. Zashchita ozimogo yachmenya ot bolezney v intensivnom zemledelii Krasnodarskogo kraya: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / Sirenko A.S. - SPb., 1994. - 22s.
19. Filatova O.A. Donoryi ustoychivosti yachmenya k vozbuditeley setchatoy pyatnistosti i geneticheskiy kontrol vzaimootnosheniy v sisteme rastenie-patogen [Tekst]: Dis. ... kand. biol. nauk : 06.01.11 : SPb.- Pushkin, 2005 160 c. RGB OD, 61:05-3/745
20. Hasanov B. A. Opredelelitel gribov – vozbuditeley «gelmintosporiozov» rasteniy iz rodov Bipolaris, Drechlera i Exserohilum. Tashkent [Tekst] / izd-vo «Fan», 1992, 244s.
21. Hasanov B.A. Nesovershennyye gribyi kak vozbuditeli osnovnykh zabolevaniy zlakov v Sredney Azii i Kazahstane. [Tekst]: Avtoref. dokt. diss. M., 1992. 44 s.
22. Chumakov A.E. Osnovnyye metody fitopatologicheskikh issledovaniy [Tekst] / M. Kolos, 1974, s. 84;
23. Yachmen, v selskom hozyaystve i torgovle // Entsiklopedicheskiy slovar Brokgauza i Efrona : v 86 t. (82 t. i 4 dop.). — SPb., 1890—1907.
24. Alcorn J. L. Genetic concepts in Drechlera, Bipolaris and Exserohilum. // Mycotaxon, 1983, V. 17, # 1, P. 1-86
25. Alcorn J. L. The taxonomy of "Helminthosporium" species. // Ann. Rev. Phytopathol. Palo Alto, Calif., 1988 V. 26, 37-56
26. Al-Tikrity M.N. A simple technique for production of Drechlera teres spores. // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1987, V. 89,3, 402
27. Bach E. Structures, properties and relationship to the aspergillomarasmines of toxins produced by Pyrenophora teres. / S. CHRISTENSEN, L. DALGAARD, P. O. LARSEN, C. E. OLSEN
28. Brown, M.P., Host range of Pyrenophora teres f. teres isolates from California./ Steffenson B.J. & Webster, R.K. // 1993Plant Disease 77: 942-947.

29. Cakir, M. Mapping and validation of the genes for resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley (*Hordeum vulgare* L.) [Tekst] / M. Cakir, S. Gupta, G.J. Platz et. al. // Aust. J. Agric. Res. – 2003. – V. 54. – P. 1369-1377.
30. Eriksson O.E., (ed.) 2005. Outline of Ascomycota - 2005. Myconet 11: 1 - 113. Phylogenetic Mycology Group (PMG), Department of Ecology and Environmental Science, Umeå University, Sweden. Available on internet: <http://www.umu.se/myconet/M11a.html>. Reference: 31.1.2006.
31. Frank J.A. The influence of common root rot on net blotch of winter barley. / Cole H. // Jr Phytopathology, 1987, V. 77, N 10, P. 1454-1457
32. Friis P. Toxin production in *Pyrenophora teres*, the ascomycete causing the net-spot blotch disease of barley (*Hordeum vulgare* L.) / Olsen CE, Moller BL. // The Journal of Biological Chemistry 1991, 266: 13329-13335.
33. Jayasena, K.W., Loughman, R. & Majewski, J. 2002. Evaluation of fungicides in control of spot-type net blotch on barley. Crop Protection 21: 63-69.
34. Jordan, V.W.L.. Aetiology of barley net blotch caused by *Pyrenophora teres* and some effects on yield. // Plant Pathology 30: 77-87. 1981
35. Leisova, L. AFLP-based PCR markers that differentiate spot and net forms of *Pyrenophora teres*. /Kucera, L., Minarikova, V. & Ovesna, J. // Plant Pathology 54(1): 66-73. 2005a
36. Miller P.M. V-8 juice agar as a general purpose medium for fungi and bacteria. // Phytopathology, 1955, 45, 6, 461-462.
37. Rau, D., Brown, A.H.D., Brubaker, C.L., Attene, G., Balmas, V., Saba, E. & Papa, R. 2003. Population genetic structure of *Pyrenophora teres* Drechs. the causal agent of net blotch in Sardinian landraces of barley (*Hordeum vulgare* L.). Theoretical and Applied Genetics 106: 947-959.
38. Reis E.M. Selective medium for isolating *Cochliololus sativus* from soil. // Plant Disease, 1983, V.67, N 1, P. 68-70.
39. Saltini A. I semi della civiltà: frumento, riso e mais nella storia delle società umane // Prefazione di Luigi Bernabò Brea. — Bologna: Avenue Media, 1996
40. Sampson M.G. . Host specificity of five leaf-spotting pathogens of *Agropyron repens*. /Watson, A.K. // Canadian Journal of Plant Pathology 7(2): 161-164. 1985
41. Serenius M. 2006 Doctoral Dissertation Population structure of *Pyrenophora teres*, the causal agent of net blotch of barley
42. Sivanesan A. Graminicolous species of *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechlera*, *Exserohilum* and their theleomorphs. // Mycol. Pap., 1987, № 158, P. 1-261.
43. Smedegard-Petersen V. Isolation of two toxins produced by *Perenophora teres* and their significance in disease development of net-spot blotch of barley. // Physiological Plant Pathology 1977, 10:203-211.
44. Sharma H.S.S. Assessment of the reaction of some spring barley cultivars to *P.teres* using whole plants detached leaves and toxinbioassay. // Pl. Pathol. 1984, 33, 371-376.
45. Shipton, W.A., Net blotch of barley. / Khan, T.N. & Boyd, W.J.R. // Review of Plant Pathology 1973, 52: 269-290.
46. Speakman J. B. A simple method for producing large volumes of *Pyrenophora teres* spore suspension / Pommer E.H. // Bull. Brit. Micol. Soc. 1986, 2, 129-130.

47. Tekauz, A. Re-emergence of spotted net blotch in Manitoba. / Desjardins, M. // *Can. J. Plant Pathol.* 2011, 33:293.

48. Van den Berg Epidemiology of spot-type net blotch on spring barley in Saskatchewan. / C.G.J. & Rossnagel, B.G. // *Phytopathology* 1991, 81: 1446-1452.

49. Weiergang I. Correlation between sensitivity of barley to *Pyrenophora teres* toxins and susceptibility to the fungus. / Jorgensen HJL, Moller IM, Friis P, Smedegard-Petersen V. // *Physiological and Molecular Plant Pathology* 2001, 60: 121-129.

50 Williams, Development and use of a PCR-based assay that differentiates the pathogens causing spot form and net form of net blotch of barley. / K.J., Smyl, C., Lichon, A., Wong, K.Y., and Wallwork, H. // *Australasian Plant Pathology* 2001, 30: 37-44.