

РАСТИТЕЛНА ЗАЩИТА



СЕПТОРИОЗИ ПО ПШЕНИЦАТА – ПРИЧИНИТЕЛИ, СИМПТОМИ, ЕПИДЕМИОЛОГИЯ И МЕРКИ ЗА БОРБА

Росица Родева

Институт по генетика “Акад. Дончо Костов”,
Българска академия на науките, София

Резюме

Родева, Р., 2004. Септориози по пшеницата – причинители, симптоми, епидемиология и мерки за борба.

Септориозите по пшеницата са важни болести с голямо икономическо значение за пшеничното производство. Причинители са три гъбни патогена: *Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum* и *Stagonospora avenae* f.sp. *triticea*. Болестта, причинена от *S. tritici*, може да бъде разграничена от другите две септорийни заболявания по морфологията на симптомите – размер и форма на петната и разпределение на пикнидите в тях или върху определени растителни органи. За по-прецизна диагностика се прилагат микроскопски, имунологични (ELISA) и молекулярни (PCR) методи. Епидемиологията и популационната генетика на *S. tritici* и *S. nodorum* са много сходни, но са установени някои различия в начина на проникване, физиологичната специализация, образуването на токсини, защитния отговор, продължителността на латентния период. Пшеничните сортове се различават значително по своята реакция към *S. tritici* и *S. nodorum* (некрози и/или пикнидии). Съобщени са източници на устойчивост и корелация между устойчивостта и други признаци. Препоръчват се едно или две пръскания след появата на най-горния лист при най-чувствителните сортове, ако в този период има валежи (= 1 mm) повече от 7 дни.

Ключови думи: *Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum*, *Stagonospora avenae* f.sp. *triticea*

Abstract

Rodeva, R., 2004. Septoria diseases on wheat – cause agents, symptoms, epidemiology, and disease control.

Septoria diseases on wheat are major diseases with considerable economic impact on wheat production. Three fungal pathogens (*Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum* and *Stagonospora avenae* f.sp. *triticea*) are the cause agents. Discrimination between

Septoria tritici blotch and the other two diseases is based on symptom morphology – lesion size and shape and the distribution of pycnidia within the lesion or on plant organs. More accurate diagnosis can be provided by microscopic, immunological (ELISA) and molecular (PCR) methods. The epidemiology and population genetics of *S. tritici* and *S. nodorum* are very similar but some differences in the mode of penetration, physiological specialization, toxin production, defense response, latent period longevity have been found. Wheat cultivars differ considerably in their response (necrosis and/or pycnidia) to *S. tritici* and *S. nodorum*. Sources of resistance and correlation between resistance and other characters have been reported. One or two fungicide sprays after flag leaf emergence is recommended in the most susceptible cultivars, if more than 7 days with rain (= 1 mm) have occurred in this period.

Key words: *Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum*, *Stagonospora avenae* f.sp. *triticea*

УВОД

Септориозите по пшеницата са важни болести със значително влияние върху пшеничното производство в много страни на света. Нарасналото им икономическо значение се дължи на въвеждането на високодобивни, чувствителни, нискостъблени пшенични сортове; промените в технологията на отглеждане на културата; повишената употреба на азотни торове и изоставането в използването на генетична устойчивост в сравнение с повишената устойчивост към други листни патогени като ръжди и брашнеста мана. Публикувани са няколко обзора върху септориозите по пшеницата (Shipton et al., 1971; King et al., 1983; Karjalainen, 1985; Eyal et al., 1987), отпечатана е монография (Lucas et al., 1999) и са проведени няколко международни работни срещи през 1976, 1985, 1989, 1994 и 1999 г.

Целта на този доклад е да се представят в обобщен вид постиженията, публикувани в световната литература, както и по-важните резултати, получени у нас.

ПРИЧИНИТЕЛИ

Терминът “септориози по пшеницата” исторически се отнася до болести, причинени от три гъбни патогена с анаморф от род *Septoria*: *S. tritici*, *S. nodorum* и *S. avenae* f.sp. *triticea*. Според съвременните миколози последните два вида се отнасят към род *Stagonospora*, а половите им форми принадлежат към род *Phaeosphaeria* (Cunfer & Ueng, 1999). Пикнидиоспорите на *Septoria* spp., за разлика от тези на *Stagonospora* spp., са 10 пъти по-дълги, отколкото широки. На табл. 1 е

Таблица 1. Класификация и номенклатура на патогените по пшеницата от род *Septoria* и *Stagonospora*

Род	Анаморф	Телеоморф
<i>Septoria</i>	<i>Septoria tritici</i>	<i>Mycosphaerella graminicola</i>
<i>Stagonospora</i>	<i>Stagonospora nodorum</i>	<i>Phaeosphaeria nodorum</i>
	<i>Stagonospora avenae</i> f.sp. <i>triticea</i>	<i>Phaeosphaeria avenaria</i> f.sp. <i>triticea</i>

представена класификацията и номенклатурата на причинителите на септориози по пшеницата.

S. tritici и *S. nodorum* са съобщени по пшеницата в много страни по света с различно относително значение, а *S. avenae* f.sp. *triticea* с някои изключения е съпътстващ вид. У нас преобладаващият вид е *S. tritici*, следван от *S. avenae* f.sp. *triticea* и *S. nodorum*, като последните два вида често са изолирани не само от една листна петура, но дори от едно и също петно. Видовото разнообразие и честотата на срещане варира в зависимост от териториалния произход на изолатите, сортовия състав на гостоприемника и конкретните климатични условия за дадена година (Родева, 1989; Rodeva, 1989). При видовете *S. tritici* и *S. nodorum* са описани два различни типа пикнидиоспори: макро- и микро- (Shaw, 1953; Hargower, 1976a,b). У нас също е установен полиморфизъм при тези два вида (Родева, 1983; 1987). И двата типа спори са способни да заразяват пшеницата (Родева, 1983; 1987; Shipton et al., 1971; Hargower, 1976b).

СИМПТОМИ

Болестта с причинител *S. tritici* може да бъде разграничена от другите две септориини заболявания по морфологията на симптомите – размер и форма на петната и разпределение на пикнидите в тях или върху определени растителни органи. При това през пролетните месеци (март-април) петната по листата се различават от онези, развиващи се през по-късните етапи на вегетацията. Върху листата на растенията в млада възраст петната са широки, овални, неограничени от нерватурата, зеленикаво-жълти до пепеляво сиви (Родева 1989). Петната върху листата на растенията във възрастно състояние са удължени, ограничени от нерватурата, отначало сиви и леко хлътнали, а с развитието на болестта – жълтеникаво-кафяви до зеленикаво-кафяви. По листното влагалище се появяват кафяви, неясно очертани петна, а по стъблените възли – дребни кафяви петна, които постепенно обхващат целия възел, образувайки сбръчкани вдлъбнатини. Пикнидите на *S. tritici* се образуват по същите растителни органи както на *S. nodorum* с изключение на стъблените възли. По листата те са разпръснати вътре в петното или по целия лист при сливане на петната и се намират както по долната, така и по горната повърхност (Родева, 1989; Eyal et al., 1987), а по класа са потопени в тъканите на глумите, осилите и вретеното, образувайки редишки, разположени успоредно на нерватурата (Родева, 1989). Симптомите на болестта, причинена от *S. nodorum*, се проявяват по листата във вид на овално-ромбовидни светлокафяви петна, заобиколени от жълто-зелен ореол, чиито център с отмирането на тъканите избледнява и там се образуват пикнидите. По листните влагалища се образуват жълтеникаво-кафяви, често пръстеновидни петна, с много пикнидии. Стъблените възли стават сбръчкани, хлътнали навътре, кафяво-виолетови на цвят и обсипани с пикнидии. Силното нападение на стъблените възли води до полягане на растенията. Симптомите по класа представляват кафяво-виолетови петна по глумите, осилите и вретеното. В местата, където се образуват пикнидите, петната постепенно избледняват (Родева, 1989; Eyal et al., 1987). Симптомите на болестта с причинител *S. avenae* f.sp. *triticea* се проявяват по листата, листните влагалища и по-рядко по класа. Те са твърде сходни с тези, предизвикани от *S. nodorum*. По листата се различават единствено по това, че са по-заоблени – овални, яйцевидни, лещовидни (Родева, 1989).

За по-прецизна диагностика на септориозите се прилагат микроскопски, имунологични (ELISA) и молекулярни (PCR) методи.

ЕПИДЕМИОЛОГИЯ

Епидемиологията и популационната генетика на *S. tritici* и *S. nodorum* са много сходни. Те заразяват всички надземни части на един и същ гостоприемник – пшеницата. При безполово размножаване образуват разпространяващи се чрез дъжд пикнидиоспори, а в резултат на полов процес - преносими по въздуха аскоспори. У нас са съобщени половите форми на *S. avenae* f.sp. *triticea* (*Phaeosphaeria avenaria* f.sp. *triticea*) и *S. nodorum* (*Phaeosphaeria nodorum*) (Родева, 1986; 1989). В популациите на *S. tritici* и *S. nodorum* се наблюдава голямо генетично вариране, което показва, че размерът на популациите е много голям, влиянието на генетичния дрейф е малко и популациите са стабилни във времето (McDonald et al., 1994; 1995).

Между *S. tritici* и *S. nodorum* са установени някои различия (табл. 2). При покриване пикнидиоспорите на *S. tritici*, освен мицелни хифи, образуват и вторични спори (пъпкуване). *S. tritici* напада предимно листата и в повечето случаи проникването се осъществява през устицата (Cohen & Eyal, 1993; Kema et al., 1996). *S. nodorum* прониква директно през кутикулата чрез образуване на апресории (Karjalainen & Lounatmaa, 1986). При устойчивите сортове пшеница, заразени със *S. tritici*, се образуват малко или никакви пикнидии и мицелът остава ограничен главно в подустичните камери (Kema et al., 1996). Неуспешното проникване на *S. nodorum* се свързва отчасти с образуването на папили, последвано от лигнифициране, макар че този защитен отговор се наблюдава не само при устойчивите сортове (Bird & Ride, 1981). При *S. nodorum* е установено образуването на фитотоксини: септорин (Barbier et al., 1994) и мелеин (Davys et al., 1994). При *S. tritici* е установена специализация към твърда и мека пшеница, както и по-висока специфичност на взаимодействието “изолат-сорт” в сравнение със *S. nodorum*, при което чувствителните сортове селектират по-висока агресивност в популациите (Ahmed et al., 1996). Изолатите на *S. nodorum* от пшеница и ечемик са по-вирулентни към гостоприемника, от които са получени (Cunfer & Youmans, 1983). При оптимални условия продължителността на латентния период за *S. tritici* е 14-21 дни, а за *S. nodorum* – 7-10 дни.

Ключови променливи за развитието на епидемия от *S. tritici* и *S. nodorum* са:

- Наличието на инокулум – видими симптоми в долните етажи на посева;
- Устойчивостта на отглежданите сортове;
- Метеорологичните фактори – температура и валежи по време на развитието на горните етажи на посева.

Източник на първичен инокулум са главно заразени семена и следжътвени остатъци. Инокулумът от *S. tritici* и *S. nodorum* през пролетта рядко е лимитиращ фактор и присъства в количество, достатъчно да доведе до епидемия при оптимални за заразяване условия в периода между вретене и начало на наливане на зърното. По-високата сортова устойчивост ограничава количеството на инокулума и скоростта на развитие на болестта през вегетацията. Температурният оптимум на *S. tritici* е малко по-нисък, затова се появява по-рано напролет. По-краткият латентен период на *S. nodorum* дава възможност за развитие на повече жизнени цикли през вегетацията. От метеорологичните фактори най-голямо

значение имат валежите, при това не тяхното количество, а броят на дните с валежи. Съществуват различни методи за оценяване на риска от епидемия при *S. tritici* и *S. nodorum* и модели за прогноза (Djurle & Yuen, 1991; Coakley et al., 1985).

Таблица 2. По-съществени различия между *Septoria tritici* и *Stagonospora nodorum*

<i>Septoria tritici</i>	<i>Stagonospora nodorum</i>
Покълване на пикнидиоспорите	
<ul style="list-style-type: none"> • Развитие на мицелни хифи • Пъпкуване (образуване на вторични конидиоспори) 	<ul style="list-style-type: none"> • развитие на мицелни хифи
Проникване и развитие в тъканите на гостоприемника	
<ul style="list-style-type: none"> • през устицата • тъканна специализация (листа) 	<ul style="list-style-type: none"> • директно през кутикулата • образува апресории • отделя фитотоксини (септорин, мелеин)
Реакция на несъвместимост (експресия на устойчивост)	
<ul style="list-style-type: none"> • ограничен растеж на мицела • ограничен брой пикнидии 	<ul style="list-style-type: none"> • образуване на папили
Специализация	
<ul style="list-style-type: none"> • мека пшеница (<i>Triticum aestivum</i>) • твърда пшеница (<i>Triticum durum</i>) 	<ul style="list-style-type: none"> • пшеничен биотип (W) • ечемичен биотип (B)
Латентен период	
<ul style="list-style-type: none"> • 14-21 дни 	<ul style="list-style-type: none"> • 7-10 дни

МЕРКИ ЗА БОРБА

Интегрираната защита на растенията включва рационалното прилагане на биологични, агротехнически, химични и селекционни методи, при което употребата на химични средства е ограничена до необходимия минимум за поддържане на популацията под икономическия праг на вредност. В селекционните програми се търсят форми на устойчивост, които са стабилни във времето при различна интензивност на болестта; лесно се пренасят между генотиповете и се идентифицират в разпадащите се популации; ефективни са при условия, благоприятни за развитието на болестта, а при отсъствието ѝ не влияят отрицателно върху потенциалната продуктивност на растенията (Nelson & Marshall, 1990).

Пълна устойчивост при пшеницата към *S. nodorum* и *S. tritici* не е установена, но сортовете се различават значително по своята реакция към всеки от тези патогени (некроза и/или пикнидии). Това вариране може да се използва в селекцията на устойчивост. В литературата има много съобщения за устойчивост на пшеницата към *S. nodorum* (Krupinsky et al., 1977; Scharen & Eyal, 1980; Ruffy et al., 1981; Elen, 1992) и към *S. tritici* (Родева, 1992; Rosielle, 1972; Gough & Smith, 1976; Krupinsky et al., 1977; Eyal et al., 1983; Bayles et al., 1985; Brown et al., 2001). Източници на устойчивост към двата патогена са установени сред видове от род *Aegilops* и *Agropyron*, а в някои случаи и успешно прехвърлени в пшеничния геном (Gough & Tuleen, 1979; Trotter & Dosba, 1983; Krupinsky & Berdahl, 1984; Ecker et al., 1990a;b; Assefa & Fehrmann, 1998; Murphy et al., 2000; Loughman et

al., 2001). При някои комбинации сорт-изолат по реакцията на млади пшенични растения към *S. tritici* може да се предвиди отговора на възрастни растения (Danon & Eyal, 1990; Kema & van Silfhout, 1997). В повечето случаи корелацията между устойчивостта на млади и възрастни растения към *S. nodorum* е ниска и недостатъчна за използване в селекцията на устойчивост (Arseniuk et al., 1991). Освен това устойчивостта на листата и на класа са независими признаци (Fried & Meister, 1987). Образуването на некрози и пикнидии от *S. tritici* се контролира от различни гени (Cohen & Eyal, 1993). При полски условия оценката на устойчивостта се влияе от височината и ранозрелостта на растенията. Тези два признака се намират в отрицателна корелация с устойчивостта към *S. tritici* (Brokenshire, 1976; Tavella, 1978; Van Beuningen & Kohli, 1990) и към *S. nodorum* (Scott et al., 1982).

Производителите на пшеница подбират сортовете предимно по тяхната добивност и по качество на зърното. Устойчивостта към болести е на втори план. Следователно за получаването на стабилни добиви е важно да се приложи съответното количество от най-подходящия фунгицид в точно определен момент. Макар че септориозите заразяват пшеничните посеви всяка година, инфекцията в ранните стадии не засяга добивите, но след появата на последния лист може да доведе до големи загуби в количеството и качеството на продукцията. Устойчивостта на сортовете не е достатъчна да предотврати развитието на епидемия, затова интегрираната борба е насочена към защита на най-горните листа и класа. Прилагането на фунгициди преди появата на последния лист е излишно. След неговата поява се препоръчва едно или две пръскания при най-чувствителните сортове, ако в този период има валежи (= 1 mm) повече от 7 дни (Lucas et al., 1999).

ЛИТЕРАТУРА

- Родева, Р., 1983.** Полиморфизъм при *Leptosphaeria nodorum* Мьller (конидийна форма *Septoria nodorum* Berk.). III нац. конф. ботаника, С., БАН, 129-134.
- Родева, Р., 1986.** Морфолого-културални и патогенни свойства на изолати от *Leptosphaeria avenaria* Weber f.sp. *triticea* T. Johnson. Докл. I нац. конф. имуногенетика на растенията, Т. I, С., 299-309.
- Родева, Р., 1987.** Полиморфизъм при *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) Schroeter (конидийна форма *Septoria tritici* Rob. ex Desm.). Почвознание, агрохимия и растителна защита, 22, 5, 53-57.
- Родева, Р.М., 1989.** Проучвания върху септориозите по пшеницата в България - етиология и отношение на сортове, линии и видове пшеница към *Septoria tritici* Rob. ex Desm., Автореферат, С., 32 с.
- Родева, Р., 1992.** Проучване отношението на български и чужди сортове мека пшеница към причинителя на болестта листни петна (*Septoria tritici* Rob. ex Desm.). Растениевъдни науки, 29, 3/4, 102-107.
- Ahmed, H.U., C.C. Mundt, M.E. Hoffer, S.M. Coakley, 1996.** Selective influence of wheat cultivars on pathogenicity of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*). Phytopathology, 86, 5, 454-458.
- Arseniuk, E., P.M. Fried, H. Winzeler, H.J. Czembor, 1991.** Comparison of resistance of triticale, wheat and spelt in septoria nodorum blotch at the seedling and adult plant stages. Euphytica, 55, 43-48.
- Assefa, S., H. Fehrmann, 1998.** Resistance in *Aegilops* species against leaf rust, stem rust, septoria tritici blotch, eyespot and powdery mildew of wheat. Zeitschrift für

Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 105, 6, 624-632.

- Barbier, M., M. Devys, J.F. Bousquet, A. Kollmann, 1994.** Absolute stereochemistry of N-methoxyseptorinol isolated from the fungus *Septoria nodorum*. *Phytochemistry*, 35, 4, 955-957.
- Bayles, R.A., D.W. Parry, R.H. Priestley, 1985.** Resistance of winter wheat varieties to *Septoria tritici*. *Journal of the National Institute of Agricultural Botany*, 17, 21-26.
- Bird, P., J.P. Ride, 1981.** The resistance of wheat to *Septoria nodorum*: fungal development in relation to host lignification. *Physiological Plant Pathology*, 19, 289-299.
- Brookshire, T., 1976.** The reaction of wheat genotypes to *Septoria tritici*. *Annals of Applied Biology*, 82, 415-423.
- Brown, J.K.M., G.H.J. Kema, H.R. Forrer, E.C.P. Verstappen, L.S. Arraiano, P.A. Brading, E.M. Foster, P.M. Fried, J. Jenny, 2001.** Resistance of wheat cultivars and breeding lines to septoria tritici blotch caused by isolates of *Mycosphaerella graminicola* in field trials. *Plant Pathology*, 50, 3, 325-338.
- Coakley, S.M., L.R. McDaniel, G. Shaner, 1985.** Model for predicting severity of *Septoria tritici* blotch on winter wheat. *Phytopathology*, 75, 11, 1245-1251.
- Cohen, L., Z. Eyal, 1993.** The histology of processes associated with the infection of resistant and susceptible wheat cultivars with *Septoria tritici*. *Plant Pathology*, 42, 5, 737-743.
- Cunfer, B.M., P.P. Ueng, 1999.** Taxonomy and identification of *Septoria* and *Stagonospora* species on small-grain cereals. *Annual Review of Phytopathology*, 37, 267-284.
- Cunfer, B.M., J. Youmans, 1983.** *Septoria nodorum* on barley and relationships among isolates from several hosts. *Phytopathology*, 73, 6, 911-914.
- Danon, T., Z. Eyal, 1990.** Inheritance of resistance to two *Septoria tritici* isolates in spring and winter bread wheat cultivars. *Euphytica*, 47, 203-214.
- Devys, M., M. Barbier, J.F. Bousquet, A. Kollmann, 1994.** Isolation of the (-)-(3R)-5-hydroxymellein from the fungus *Septoria nodorum*. *Phytochemistry*, 35, 3, 825-827.
- Djurle, A., J.E. Yuen, 1991.** A simulation model for *Septoria nodorum* in winter wheat. *Agricultural Systems*, 37, 193-218.
- Ecker, R., A. Cahaner, A. Dinooor, 1990a.** The inheritance of resistance to *Septoria glume blotch*. II. The wild wheat species *Aegilops speltoides*. *Plant Breeding*, 104, 218-223.
- Ecker, R., A. Cahaner, A. Dinooor, 1990b.** The inheritance of resistance to *Septoria glume blotch*. II. The wild wheat species *Aegilops longissima*. *Plant Breeding*, 104, 224-230.
- Elen, O.N., 1992.** Resistance to *Septoria nodorum* in Norwegian spring wheat. *Norwegian Journal of Agricultural Science, Supplement*, 7, 95-98.
- Eyal, Z., A.L. Scharen, J.M. Prescott, M. van Ginkel, 1987.** The *Septoria* diseases of wheat: Concepts and methods of disease management. CIMMYT, Mexico, D.F., 51 pp.
- Eyal, Z., I. Wahl, J.M. Prescott, 1983.** Evaluation of germplasm response to septoria leaf blotch of wheat. *Euphytica*, 32, 439-446.
- Fried, P.M., E. Meister, 1987.** Inheritance of leaf and head resistance of winter wheat to *Septoria nodorum* in a diallel cross. *Phytopathology*, 77, 1371-1375.
- Gough, F.J., E.L. Smith, 1976.** Field reactions of wheat to septoria leaf blotch. *Plant Disease Reporter*, 60, 698-700.
- Gough, F.J., N. Tuleen, 1979.** Septoria leaf blotch resistance among *Agropyron elongatum* chromosomes in *Triticum aestivum* "Chinese spring". *Cereal Research Communication*, 7, 275-280.
- Harrower, K.M., 1976a.** Studies on the spore forms of *Septoria tritici* in New South Wales. *Australian Plant Pathology Society Newsletter*, 5, 33-34.
- Harrower, K.M., 1976b.** The micropycnidiospores of *Leptosphaeria (Septoria) nodorum*. *Transactions of the British mycological Society*, 67, 335-336.
- Karjalainen, R., 1985.** Host-pathogen interaction between spring wheat and *Septoria nodorum* with reference to resistance breeding. *Journal of Agricultural Science in Finland*, 57, 1-66.
- Karjalainen, R., K. Lounatmaa, 1986.** Ultrastructure of penetration and colonization of wheat

- leaves by *Septoria nodorum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 29, 263-270.
- Kema, G.H.J., D.Z. Yu, F.H.J. Rijkenberg, M.W. Shaw, R.P. Baayen, 1996.** Histology of the pathogenesis of *Mycosphaerella graminicola* in wheat. *Phytopathology*, 86, 7, 777-786.
- Kema, G.H.J., C.H. van Silfhout, 1997.** Genetic variation for virulence and resistance in the wheat-*Mycosphaerella graminicola* pathosystem. III. Comparative seedling and adult plant experiments. *Phytopathology*, 87, 266-272.
- King, J.E., R.J. Cook, S.C. Melville, 1983.** A review of *Septoria* diseases of wheat and barley. *Annals of Applied Biology*, 103, 345-358.
- Krupinsky, J.M., J.D. Berdahl, 1984.** Evaluation of *Agropyron intermedium* for reactions to various leaf spot diseases. *Plant Disease*, 68, 12, 1089-1091.
- Krupinsky, J.M., J.C. Craddock, A.L. Scharen, 1977.** *Septoria* resistance in wheat. *Plant Disease Reporter*, 61, 632-636.
- Loughman, R., E.S. Lagudah, M. Trottet, R.E. Wilson, A. Mathews, 2001.** *Septoria nodorum* blotch resistance in *Aegilops tauschii* and its expression in synthetic amphidiploids. *Australian Journal of Agricultural Research*, 52, 11-12, 1393-1402.
- Lucas, J.A., P. Bowyer, H.M. Anderson, eds., 1999.** *Septoria* on cereals: a study of pathosystems. CABI Publishing, Wallingford.
- McDonald, B.A., J. Miles, L.R. Nelson, R.E. Pettway, 1994.** Genetic variability in nuclear DNA in field population of *Stagonospora nodorum*. *Phytopathology*, 84, 3, 250-255.
- McDonald, B.A., R.E. Pettway, R.S. Chen, J.M. Boeger, J.P. Martinez, 1995.** The population genetics of *Septoria tritici* (teleomorph *Mycosphaerella graminicola*). *Canadian Journal of Botany*, 73, Supplement 1, S292-S301.
- Murphy, N.E.A., R. Loughman, R. Wilson, E.S. Lagudah, R. Appels, M.G.K. Jones, 2000.** Resistance to *septoria nodorum* blotch in the *Aegilops tauschii* accession RL 5271 is controlled by a single gene. *Euphytica*, 113, 3, 227-233.
- Nelson, L.R., D. Marshall, 1990.** Breeding wheat for resistance to *Septoria nodorum* and *Septoria tritici*. *Advances in Agronomy*, 44, 257-277.
- Rodeva, R., 1989.** Investigation on *Septoria* diseases of wheat in Bulgaria. *Septoria of Cereals*. Proc. Third Internat. Workshop of *Septoria* Diseases of Cereals. P. M. Fried, ed., Zürich, Switzerland, 19-21.
- Rosielle, A.A., 1972.** Sources of resistance in wheat to speckled leaf blotch caused by *Septoria tritici*. *Euphytica*, 21, 152-161.
- Rufty, R.C., T.T. Hebert, C.F. Murphy, 1981.** Evaluation of resistance to *Septoria nodorum* in wheat. *Plant Disease*, 65, 5, 406-409.
- Scharen, A.L., Z. Eyal, 1980.** Measurement of quantitative resistance to *Septoria nodorum* in wheat. *Plant Disease*, 64, 492-496.
- Scott, P.R., P.W. Benedikz, C.J. Cox, 1982.** A genetic study of the relation between height, time of ear emergence and resistance to *Septoria nodorum* in wheat. *Plant Pathology*, 31, 45-60.
- Shaw, D.E., 1953.** Cytology of *Septoria* and *Selenophoma* spores. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 78, 122-130.
- Shipton, W.A., W.R.J. Boyd, A.A. Rosielle, B.I. Shearer, 1971.** The common *Septoria* diseases of wheat. *Botanical Review*, 37, 237-262.
- Tavella, C.M., 1978.** Date of heading and plant height of wheat varieties as related to *Septoria* leaf blotch damage. *Euphytica*, 27, 577-580.
- Trottet, M., F. Dosba, 1983.** Analyse cytogenetique et comportement vis-a-vis de *Septoria nodorum* d'hybrides *Triticum* sp. x *Aegilops squarrosa* et de leurs descendances. *Agronomie*, 3, 659-664.
- Van Beuningen, L.T., M.M. Kohli, 1990.** Deviation from the regression of infection on heading and height as a measure of resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat. *Plant Disease*, 74, 488-493.