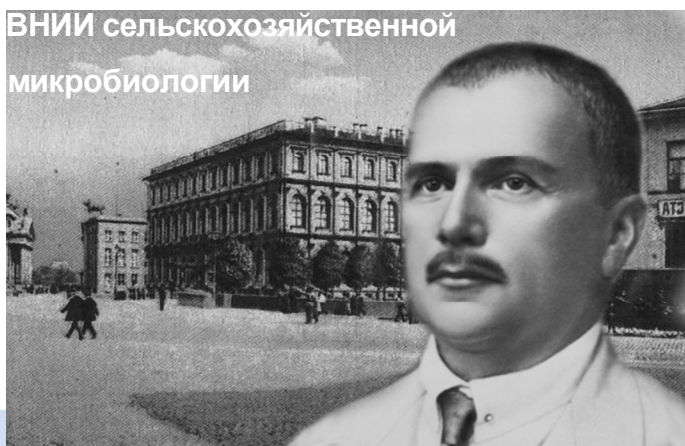




85 ЛЕТ

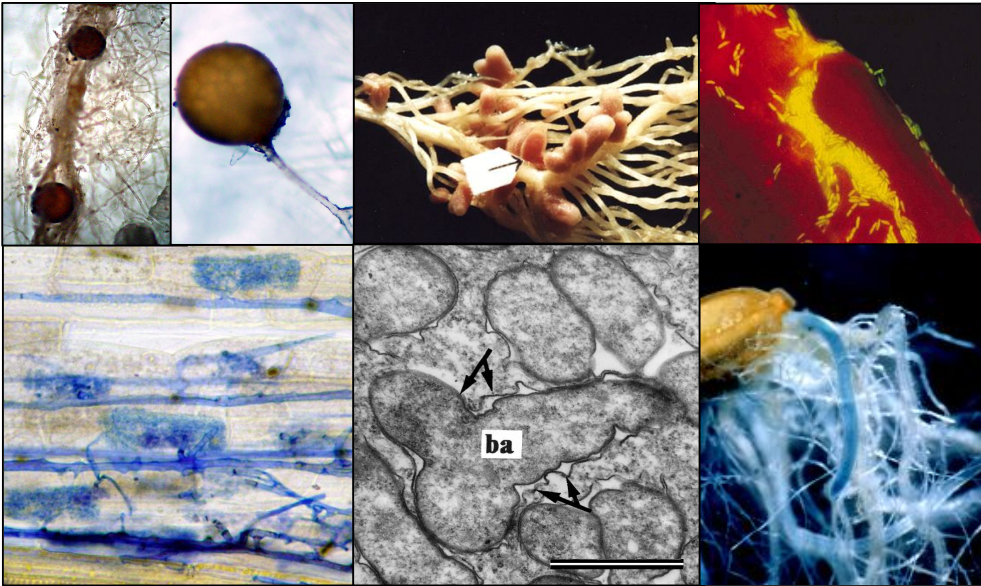
**Сергей Павлович Костычев (1877-1931) — основатель
и первый директор**

ВНИИ сельскохозяйственной
микробиологии





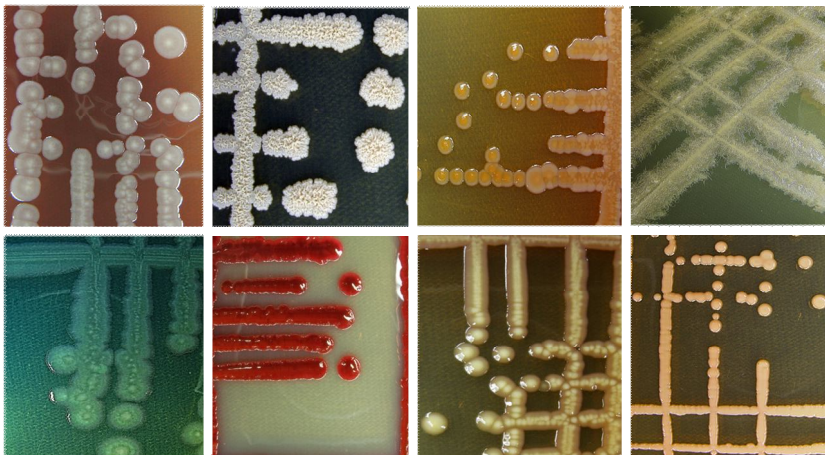
Основные микробно-растительные симбиозы



Арбускулярная микорриза

Бобово-ризобиальный симбиоз (ba – бактериод)

Ассоциации бактерий с корнями растений



Микробно-растительные системы

УДК 579.64:57.045

doi: 10.15389/agrobiologia.2015.5.641rus

МИКРООРГАНИЗМЫ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА***М.М. ЛЕВИТИН**

Климат нашей планеты стремительно меняется, наблюдается глобальное потепление и увеличивается концентрация CO_2 в атмосфере. По прогнозам международной организации в области климата — Межправительственной группы экспертов по изменению климата (Intergovernmental Panel on Climate Change — IPCC, Швейцария), к концу XXI века увеличение температуры Земли может составить до 4,6 °C (РРЭЦ, 2009). Беспрецедентная скорость таких процессов оставляет мало шансов биологическим видам и экосистемам на приспособление к столь быстрым климатическим переменам. Это приводит к изменению географического распространения видов фитопатогенных грибов. Так, в 1985 году в европейской части России зарегистрировано новое заболевание пшеницы — желтая пятнистость листьев, вызываемая *Rhizoctonia tritici-repentis* (Died.) Drechsler (Е.Ф. Гранин с соавт., 1989). В 2005-2007 годах возбудитель заболевания гриб *P. tritici-repentis* появился на пшенице в Северо-Западном регионе России. На некоторых сортах распространение болезни достигало 70 %. «Южные» популяции по расовому составу разнообразнее «северных», но последние более вирулентны в отношении сортов-дифференциаторов. Видимо, гриб *P. tritici-repentis* в новых экологических условиях не успел еще накопить достаточного количества мутаций, обеспечивающих внутривидовое разнообразие, а закрепляется в новой нише за счет усиления вирулентных и агрессивных свойств. Возбудитель фузариоза зерновых культур гриб *Fusarium graminearum* исторически на территории России локализуется в двух зонах: на Северном Кавказе и на Дальнем Востоке. Однако, начиная с 2003 года, возбудитель распространился на Северо-Западе России. В 2007 году средняя степень распространения болезни на зерновых достигала 93,3 %, в 2008 году — 87,3 %. В последние годы *F. graminearum* стал доминирующим видом на зерновых в Нидерландах (J. Arts с соавт., 2003), Англии (P. Jennings с соавт., 2004), Северной Германии (T. Miedaner с соавт., 2008) и Финляндии (T. Yli-Mattila с соавт., 2010). Доминирующий вид, вызывающий на юге России септориоз пшеницы, — гриб *Septoria tritici*, на Северо-Западе — *Stagonospora nodorum*. В 2003-2005 годах *S. tritici* стал основным патогеном на пшенице в северо-западной зоне. На восприимчивых сортах яровой пшеницы распространение болезни достигало 51-100 %, а вредоносность находилась в пределах 8-30 %. Эти наблюдения показывают, что глобальное потепление ведет к распространению термофильных видов грибов с юга на север. Потепление почвы стимулирует активность почвенных грибов из родов *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia*, уменьшает латентный период развития болезни и увеличивает агрессивность патогенов. Температура может влиять на функции генов вирулентности паразитов и генов устойчивости сортов растений. При изменении температуры окружающей среды может происходить смена доминирования видов. Видимо, особое внимание при прогнозировании фитосанитарной ситуации в связи с потеплением климата следует обратить на термоустойчивые виды. Рекомендуется осуществлять постоянный мониторинг за появлением новых заболеваний растений, корректировку защитных мероприятий против болезней, создавать сорта с более широкой способностью адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

Ключевые слова: изменение климата, фитопатогенные грибы, почвенные микроорганизмы, биоэкология микроорганизмов, экологические условия.

В последние годы на всех уровнях обсуждаются разные аспекты проблемы глобального изменения климата, в том числе его возможное катастрофическое воздействие на сельское хозяйство. Как отмечают эксперты, уже сейчас по этой причине Россия ежегодно недобирает свыше 40 млн т продукции растениеводства в зерновом эквиваленте. Изменение климата может привести к исчезновению 30-40 % видов растений и животных, деградации ключевых экосистем, снижению производительности сельского хозяйства и, тем самым, к обострению проблемы продовольственной безопасности (1).

* Экспериментальные исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда (проект № 14-26-00067).

Последствия климатических изменений, несомненно, отразятся на распространении вредных и полезных микроорганизмов, их биоэкологических свойствах, взаимоотношениях с растениями. Сведения об этих изменениях будут иметь огромное значение для построения научно обоснованных систем интегрированной защиты растений и улучшения плодородия почв.

Распространение болезней растений в условиях глобального потепления. В 1985 году в Краснодарском крае было выявлено новое заболевание — желтая пятнистость листьев пшеницы, вызываемая грибом *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler (2). В 1992-1993 годах заболевание было обнаружено в Ставропольском крае, но в северных широтах оно не встречалось. Однако в 2005-2006 годах желтую пятнистость обнаружили на производственных посевах пшеницы в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях (3). На некоторых сортах яровой и озимой пшеницы развитие болезни достигало 70 % (4). Популяционный анализ показал, что «южные» популяции более разнообразны по расовому составу, чем «северные», но последние более вирулентны в отношении сортов-дифференциаторов (5). Как известно, возраст популяции отражается на ее структуре. Видимо, возбудитель болезни *P. tritici-repentis* в новых экологических условиях не успел еще накопить достаточного количества мутаций, обеспечивающих внутривидовое разнообразие, а закрепляется в новой нише за счет увеличения вирулентных и агрессивных свойств. Кроме того, в жизненном цикле паразита имеются половая и бесполовая стадии. Наличие половой стадии создает дополнительные возможности для сохранения гриба в новых экологических условиях и увеличения генетического разнообразия, что позволяет закрепиться в нетипичных условиях на нехарактерном сортименте пшеницы.

Фузариоз зерновых культур относят к наиболее опасным заболеваниям растений. В конце 1980-х—начале 1990-х годов на Северном Кавказе разразилась сильнейшая эпифитотия фузариоза колоса пшеницы. Основным возбудителем болезни был гриб *Fusarium graminearum* Schwabe. Исторически его основное местообитание в России — Северный Кавказ и Дальний Восток. Этот гриб с низкой частотой проявлялся на зерновых культурах в Центрально-Черноземной области и центре России. Однако, начиная с 2003 года, *F. graminearum* появился в комплексе патогенов, которые вызывают фузариоз зерновых культур, возделываемых на территории Северо-Запада России (6). Первоначально он был выявлен в Ленинградской области, но уже в 2007 году — в Вологодской, Кировской и Новгородской, а в 2008 году — в Калининградской и Псковской областях. При этом количество образцов с фузариозной инфекцией на севере Черноземья в среднем составляло в 2007 году 93,3 %, в 2008 году — 87,3 % (7), что вполне объясняется глобальным потеплением и изменениями, наблюдаемыми в составе атмосферы. Доказательством тому служат публикации наших коллег из северных стран. В последние годы *F. graminearum* стал доминирующим видом на зерновых в Нидерландах (8), Англии (9), Северной Германии (10) и Финляндии (11).

При изменении температуры окружающей среды может происходить смена доминирования видов. Примером служит ситуация, описанная для Северной Италии (12). В этой зоне на кукурузе преобладал гриб *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenberg. Оптимум для роста указанного вида составляет 25-30 °С. В 2003-2004 годах лето было жарким и сухим. Доминирующим видом стал гриб *Aspergillus flavus* Link ex Gray, толерантный к температуре 35 °С. Рост температуры выше 30 °С способствовал усилению продукции афлатоксинов. Что касается образования трихотециновых

микотоксинов, то показано, что их накопление в зерне пшеницы увеличивается, когда температура становится выше 32 °С (12).

Септориоз — еще одно вредоносное заболевание пшеницы. Существуют два основных возбудителя болезни: *Stagonospora nodorum* (Berk.) Castell. et Germano [телеоморфа *Phaeosphaeria nodorum* (E. Mull.) Hedjar.], вызывающий септориоз листьев и колосьев пшеницы, и *Septoria tritici* Roberge ex Desm. [телеоморфа *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet.] — возбудитель септориоза листьев пшеницы. Вид *Stagonospora nodorum* распространен повсеместно, но доминирует и наиболее вредоносен в Северо-Западном и Волго-Вятском регионах, а также в странах Балтии. Вид *Septoria tritici* преобладает и причиняет больший ущерб в южных регионах: на Северном Кавказе, в Нижнем Поволжье, на юго-востоке Украины, в Молдавии (13). С 2007 года основным возбудителем болезни на Северо-Западе стал южный вид *S. tritici* (14). Пораженность яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости составляла в зависимости от сорта 51-100 %, а степень развития болезни — от 8 до 30 %.

В 2011 году в Краснодарском крае на ячмене описали новый патоген — *Ramularia collo-cygni* (15). Это теплолюбивый вид, распространен в основном в южных странах, но в 2013 году его обнаружили на севере России в Архангельской области в окрестностях Котласа.

Все эти наблюдения указывают на то, что глобальное потепление климата приводит к расширению ареала теплолюбивых видов грибов и южные заболевания начинают распространяться на север.

Климат и почвенные микроорганизмы. Экстремальные погодные явления, такие как длительные периоды засух и обильных осадков, оказывают сильное воздействие на метаболическую активность микробов. Это может привести к изменению баланса питательных веществ в почве и даже увеличить выбросы оксида азота. Глобальные изменения климата способны повлиять на структуру почвенной микробиоты прямо или косвенно. Прямой эффект проявляется, например, в результате повышения температуры почвы, которое обычно стимулирует активность почвенных микроорганизмов. Жаркая и сухая весенне-летняя погода будет благоприятно влиять на развитие почвенных грибов — возбудителей корневых гнилей. Известно, что потепление почвы повышает частоту горизонтального переноса генов между бактериями. Так, экспериментально показано (16), что рост температуры с 20 до 30 °С на порядок увеличивает частоту конъюгации и переноса генов между *Escherichia coli* и *Rhizobium meliloti*. Косвенные воздействия изменений климата на микроорганизмы проявляются через влияние на физиологические и биохимические процессы, происходящие в растениях. Например, известно, что при повышении концентрации CO₂ уменьшается содержание нитратов в почве и одновременно на 47 % увеличивается насыщенность микоризой, а также возрастает численность азотфиксирующих бактерий (17).

Влияние изменения климата на биоэкологию микроорганизмов. У каждого микроорганизма существует оптимальная температура для роста и развития. Обычно у большинства грибов этот оптимум находится в пределах 24-28 °С при минимуме 4-8 °С и максимальной допустимой температуре 30-35 °С. У некоторых видов максимум превышает 40 °С, например для спор *Ustilago avenae* Pers. он приходится на 50-53 °С (18). Видимо, на термоустойчивые виды следует обратить особое внимание при прогнозировании фитосанитарной ситуации в связи с потеплением климата.

Колебания по чувствительности к температуре могут отмечаться в пределах одного рода. Например, возбудители ржавчины пшеницы разли-

чаются по требованиям к температуре: желтая ржавчина развивается при температуре 2-15 °С, бурая — 10-30 °С и стеблевая — 15-35 °С (19). Споры *Tilletia asperifolioides* G.W. Fisch., *T. bromi-tectorum* J. Urries, *T. caries* (DC) Tul., *T. contraversa* Kuehn, *T. elymi* Diet et Holw., *T. fusca* Eliss et Everh., *T. guyotiana* Hariot, *T. holci* (West.) DeToni, *T. scrobiculata* G.W. Fisch прорастают при 5 °С, *T. asperifolia* Eliss et Everh. — при 10 °С, *T. pallida* G.W. Fisch — при 15 °С (20). Необходимо также учитывать, что у разных стадий гриба (конидиальное спороношение, рост мицелия, формирование зимующих структур) могут быть неодинаковые требования к температуре. Примером служит гриб *Cronartium fusiforme* Hedgc. et N.R. Hunt, аскоспоры которого прорастают при минимальной температуре 11 °С, оптимальной 21 °С и максимальной 29 °С, урединоспоры — при минимальной 8 °С и максимальной 29 °С, а телиоспоры — соответственно при 15 и 26 °С (21).

Очевидно, для прогноза потенциального развития того или иного заболевания в новых экологических условиях необходимо обратить особое внимание на детальное изучение требований к температуре у каждой стадии патогена. Это важно еще и потому, что ожидаются разные сценарии потепления климата. Одни специалисты считают, что более теплыми станут зимы, другие предполагают, что это будет летний период, причем потепление больше затронет северные широты (22). Умеренно теплые зимы могут способствовать выживанию грибов из родов *Alternaria*, *Cercospora*, *Colletotrichum*, *Phomopsis*, *Septoria*, *Venturia*. Более высокие температуры зимой способствуют сохранению возбудителя стеблевой ржавчины *Puccinia graminis* Pers. и усилению последующего развития болезни на *Festuca arundinaceae* и *Lolium perenne* (23). В меньшей степени окажутся затронутыми климатическими факторами почвенные грибы родов *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia* и др., поскольку они формируют зимующие структуры, которые защищают их от внешних воздействий. По мнению исследователей, более теплый летний период поспособствует развитию видов рода *Podosphaera*, *Sphaerotheca*, *Uncinula* и *Ustilago* (24).

Повышение температуры воздуха может привести к уменьшению латентного периода (как, например, у возбудителя септориоза пшеницы *S. tritici*) (25). При культивировании этого возбудителя в различных температурных условиях была установлена зависимость частоты образования пикнид от температуры инкубации (26). Так, на сортах Катерпа, Kyle и AC Melita пикниды образовывались на 11-е сут после инокуляции и культивирования при температуре 22 °С днем и 15 °С ночью и на 19-е сут культивирования при температуре 15 °С днем и 11 °С ночью. Наблюдения за фитофторозом картофеля в Финляндии показали, что если в начале 1990-х годов он появлялся через 80-90 сут после посадки, то с 1998 года — на 40-50-е сут после высадки клубней (27). Одновременно с повышением температуры увеличивается пораженность листовой поверхности, что указывает на усиление агрессивности патогена. Сходным образом ведут себя и ржавчинные грибы: рост температуры зачастую приводит к усилению их агрессивности (28).

Климат и взаимоотношения микроорганизмов с растениями. Несомненно, изменения климата отразятся и на взаимоотношениях хозяина и паразита. Под воздействием высоких температур у растений может меняться габитус, разрушаются ткани, отмирают органы. При повышенных температурах возможны изменения в метаболизме РНК и синтезе белка, а также в активности ферментов (29). Известно, что растения после стресса часто становятся более восприимчивыми к болезням (30). Это, несомненно, скажется на их поражении паразитами и патогенами. Исследования показывают, что, например, у пшеницы и овса с увели-

чением температуры повышается восприимчивость к возбудителям болезней, но некоторые разновидности зерновых с увеличением температуры становятся более устойчивыми (31). Температура способна серьезно повлиять на эффективность генов устойчивости. Например, температура выше 20 °С может вызывать утрату устойчивости к стеблевой ржавчине у сортов овса с генами *Pg3* и *Pg4* (32). И наоборот, лигнификация клеточных стенок усиливается при более высоких температурах, тем самым повышается сопротивляемость против грибных патогенов. Устойчивость рапса к раку стеблей наблюдается при температуре 15 °С и не проявляется при 25 °С (33). Сорта, обладающие длительной устойчивостью к патогенам (*durable resistance*), менее зависимы от факторов внешней среды (34). Температура влияет и на функционирование генов вирулентности у паразита (35).

Некоторые охранные мероприятия в условиях потепления климата. Прежде всего, требуется постоянный мониторинг за появлением новых заболеваний растений. Особое внимание следует уделять южным видам возбудителей, которые могут обнаруживаться в более северных регионах. Чтобы контролировать ситуацию с почвенными микробными сообществами, необходима организация метагеномных исследований. Для прогноза сохранения вида в новых условиях окружающей среды и развития болезни требуется детальное изучение биоэкологических особенностей возбудителей. Как отмечалось выше, даже в пределах одного рода виды грибов различаются по требованиям к температуре. Основываясь на биоэкологических особенностях возбудителей, можно строить прогноз их развития в связи с потеплением климата. Однако следует иметь в виду, что изменения климата могут по-разному складываться в различных зонах одной страны. От воздействия климатических факторов, несомненно, зависит результат защитных мероприятий. Экстремальные температуры, ветры, ливни и т.п. способны повлиять на фитотоксичность фунгицидов, динамику их содержания в почве, осадение на листьях, поглощение листьями и деградацию препарата. В том, что климатические и погодные условия оказывают существенное влияние на эффективность пестицидов, мы убедились, проводя исследования в разных зонах страны. Многолетние опыты в Северной Осетии показали, что в обычный по погодным условиям год обработка пестицидами повышала урожай пшеницы сорта Партизанка на 4,3-5,0 %. В год с избыточной влажностью происходило снижение урожая после обработки пестицидами на 8,5-13,7 % (36). Эти данные свидетельствуют о необходимости учета не только степени развития вредных организмов, но и климатических особенностей. В селекционных программах нужно уделять больше внимания объединению в сортах малых генов устойчивости и генов, контролирующих расонеспецифическую устойчивость, что обеспечит длительную болезнестойчивость в меняющихся условиях среды. Следует шире использовать новые подходы к селекции болезнестойчивых сортов, включая маркерную (*marker-assisted selection*) и трансгенную селекцию (37, 38).

Таким образом, человечество вступило в эпоху глобальных климатических перемен. На повестку дня встают проблемы сохранения агроэкосистем в новых природных условиях. Следует уделить особое внимание селекции болезнестойчивых сортов, в частности созданию сортов с более широкой способностью адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды. Один из факторов сохранения стабильности агроэкосистемы — научно обоснованная система интегрированной защиты растений. Климатические изменения на планете имеют международное значение, поэтому своевременным было бы создание международной сети наблюдений за распространением заболеваний растений, за микроорганизмами в почвенной среде обитания и обеспечение постоянного обмена информацией между странами.

MICROORGANISMS AND GLOBAL CLIMATE CHANGE

M.M. Levitin

All-Russian Research Institute of Plant Protection, Federal Agency of Scientific Organizations, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail mark_levitin@rambler.ru

Acknowledgements:

Experiments were supported by Russian Science Foundation (project № 14-26-00067)

Received August 28, 2015

doi: 10.15389/agrobiol.2015.5.641eng

Abstract

Today, a global climate change is speeding up (Intergovernmental Panel on Climate Change — IPCC, Switzerland) that limits leaving organisms' adaptation to the environment. As a result, the distribution of phytopathogenic fungi may obviously change. Particularly, in 1985 a new disease of wheat yellow leaf spot appeared in the European south of Russia (Krasnodar Region) (E.F. Granina et al., 1989). In 2005-2007 the causal agent of yellow leaf spot *Pyrenophora tritici-repentis* was found on wheat in North-Western Region of Russia. On some cultivars the disease severity reached 70 %, and pathogens become more virulent and viable. Despite the North Caucasus and the Far East were specific areas for *Fusarium graminearum* in Russia, since 2003 *F. graminearum* appeared on the territory of the Russian North-West. The average disease severity on cereals was 93.3 % in 2007 and 87.3 % in 2008. Recently *F. graminearum* predominates on cereals in the Netherlands (J. Arts et al., 2003), GB (P. Jennings et al., 2004), North Germany (T. Miedaner et al., 2008) and Finland (T. Yli-Mattila et al., 2010). In the south of Russia, *Septoria tritici* predominates among species causing wheat glum blotch, and in the North-West it is *Stagonospora nodorum*. In 2003-2005, *S. tritici* became the main wheat pathogen in the North-Western Russia. On susceptible spring wheat cultivars the disease was found in 51 to 100 % plants, with a severity of 8 to 30 %. These observations suggest that global warming of climate leads to an expansion of thermophilic fungi species, and pathogens begin to spread from the south to the north. *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia* soil fungi are influenced by climatic factors. They form the overwintering structures that protect them from external influences. Increasing the temperature can lead to a decrease of the latent period and to increase of pathogens aggressiveness. Temperature can influence the function of the parasites virulence genes and resistance genes in plants. Thus, it is necessary to control the emergence of new plant diseases, improve protective measures, and develop cultivars with high adaptability.

Keywords: climate change, phytopathogenic fungi, soil microorganisms, bioecology of microorganisms, environment conditions.

REFERENCES

1. Tayushchaya krasota. *Izmenenie klimata i ego posledstviya* [Melting beauty. Climate change and its effect]. Moscow, 2009.
2. Granin E.F., Monastyrskaya E.M., Kraeva G.A., Kochubei K.Yu. *Zashchita rastenii*, 1989, 12: 21.
3. Gul'tyaeva E.I., Levitin M.M., Semenyakina N.F., Nikiforova N.V., Savel'eva N.I. *Zashchita i karantin rastenii*, 2007, 6: 15-16.
4. Mikhailova L.A., Kovalenko N.M., Smurova S.G. V sbornike: *Tekhnologii sozdaniya i ispol'zovaniya sortov i gibridov s gruppovoi i kompleksnoi ustoychivost'yu k vrednym organizmam v zashchite rastenii rastenii* [In: Technologies to produce varieties and hybrids with group and complex resistance to harmful organisms and their use in plant protection]. St. Petersburg, 2010: 159-184.
5. Mikhailova L.A., Ternyuk I.G., Mironenko N.V. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2010, 44(3): 262-272.
6. Gagkaeva T.Yu., Levitin M.M., Sanin S.S., Nazarova L.N. *Agro XXI*, 2009, 4-6: 3-5.
7. Gavrilova O.P., Gagkaeva T.Yu. *Zashchita i karantin rastenii*, 2010, 2: 23-25.
8. Arts J., van der Lee T., Waalwijk C., Köhl J., Hesselink T., Kema G.H.J., Kastelein P., Kerényi Z. Major changes in *Fusarium* spp. in wheat in the Netherlands. *Europ. J. Plant Pathol.*, 2003, 109(7): 743-754.
9. Jennings P., Coates M.E., Walsh K., Turner J.A., Nicholson P. Determination of deoxynivalenol- and nivalenol-producing chemotypes of *Fusarium graminearum* isolates from wheat crops in England and Wales. *Plant Pathol.*, 2004, 53(5): 643-652 (doi: 10.1111/j.0032-0862.2004.01061.x).
10. Miedaner T., Cumagun C.J.R., Chakraborty S. Population genetics of three im-

- portant heat blight pathogens *Fusarium graminearum*, *F. pseudograminearum* and *F. culmorum*. *J. Phytopathol.*, 2008, 156(3): 129-139 (doi: 10.1111/j.1439-0434.2007.01394.x).
11. Yli-Mattila T., Gagkaeva T. Molecular chemotyping of *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, and *F. cerealis* isolates from Finland and Russia. In: *Molecular identification of fungi* /Y. Gherbawy, K. Voigt (eds.). Springer, Berlin, Heidelberg, 2010: 159-177.
 12. Magan N., Medina A., Aldred D. Possible climate-change effects on mycotoxin contamination of food crops pre- and postharvest. *Plant Pathol.*, 2011, 60(1): 150-163 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02412.x).
 13. Sanina A.A., Antsiferova L.V., Suprun L.M. *Mikologiya i fitopatologiya*, 1986, 20(4): 300-306.
 14. Gul'tyaeva E.I., Levitin M.M., Semenyakina N.F., Nikiforova N.V., Kazakevich E.V. *Zashchita i karantin rastenii*, 2008, 5: 50-51.
 15. Afanasenko O.S., Khevis N., Bupalova L.A., Ablova I.B., Mar'enko V.I. *Zashchita i karantin rastenii*, 2012, 1: 11-13.
 16. Lafuente R., Mayo-Gatell X., Mas-Castella J., Guerrero R. Influence of environmental factors on plasmid transfer in soil microcosms. *Cur. Microbiol.*, 1996, 32: 213-220 (doi: 10.1128/AEM.70.4.2089-2097.2004).
 17. Pritchard S.G. Soil organisms and global climate change. *Plant Pathol.*, 2011, 60(1): 82-99 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02405.x).
 18. Yachevskii A.A. *Osnovy mikologii* [Basics of mycology]. Moscow-Leningrad, 1933.
 19. Garrett K.A., Dendy S.P., Frank E.E., Rouse M.N., Travers S.E. Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 2006, 44: 489-509 (doi: 10.1146/annurev.phyto.44.070505.143420).
 20. Meiners J.P., Waldher J.T. Factors affecting spore germination of twelve species of *Tilletia* from cereals and grasses. *Pytophatol.*, 1959, 49(11): 724-728.
 21. Siggers P.V. Temperature requirements for germination of spores of *Cronartium fusiforme*. *Phytopathol.*, 1947, 37(12): 855-864.
 22. Boland G.J., Melzer M.S., Hopkin A., Higgins V., Nassuth A. Climate change and plant diseases in Ontario. *Can. J. Plant Pathol.*, 2004, 26(3): 335-350 (doi: 10.1080/07060660409507151).
 23. Pfender W.F., Vollmer S.S. Freezing temperature effect on survival of *Puccinia graminis* subsp. *graminicola* in *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne*. *Plant Dis.*, 1999, 83(11): 1058-1062.
 24. Agrios G.N. *Plant pathology*. Elsevier Acad. Press, 2005.
 25. Shaw M.W. Effects of temperature, leaf wetness and cultivar on the latent period of *Mycosphaerella graminicola* on winter wheat. *Plant Pathol.*, 1990, 39(2): 255-268 (doi: 10.1111/j.1365-3059.1990.tb02501.x).
 26. Chungu C. Septoria tritici blotch development as affected by temperature, duration of leaf wetness, inoculum concentration, and host. *Plant Dis.*, 2001, 85(4): 430-435 (doi: 10.1094/PDIS.2001.85.4.430).
 27. Hannukkala A.O., Kaukoranta T., Lehtinen A., Rahkonen A. Late blight epidemics on potato in Finland, 1933-2002; increased and earlier occurrence of epidemics associated with climate change and lack of rotation. *Plant Pathol.*, 2007, 56: 167-176 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2006.01451.x).
 28. Juroszek P., Tiedemann A.V. Potential strategies and future requirements for plant disease management under a changing climate. *Plant Pathol.*, 2011, 60(1): 100-112 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02410.x).
 29. Kuznetsov V.I., Dmitrieva G.A. *Fiziologiya rastenii* [Plant physiology]. Moscow, 2011.
 30. Chakraborty S., Newton A.C. Climate change, plant diseases and food security: an overview. *Plant Pathol.*, 2011, 60: 2-14 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02411.x).
 31. Coakley S.M., Scherm H., Chakraborty S. Climate change and plant disease management. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1999, 37: 399-426 (doi: 10.1146/annurev.phyto.37.1.399).
 32. Martens J.W., McKenzie R.H., Green G.J. Thermal stability of stem rust resistance in oat seedlings. *Can. J. Bot.*, 1967, 45(4): 451-458.
 33. Huang Y.J., Evans N., Li Z.Q., Eckert M., Cherve A.M., Renard M., Fitt B.D.L. Temperature and leaf wetness duration affect phenotypic expression of Rim6-mediated resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica rapus*. *New Phytologist*, 2006, 170(7): 129-141 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01651.x).
 34. Johnson R. A critical analysis of durable resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1984, 22: 309-330.
 35. *Comprehensive and molecular phytopathology* /Yu.T. Dyakov, V.G. Dzhavakhiya, T. Korpela (eds.). Elsevier, 2007.
 36. Tanskii V.I., Ishkova T.I., Levitin M.M., Sokolov I.M. *Agrokimiya*, 1995, 10: 82-88.
 37. Afanasenko O.S. *Problemy sozdaniya sortov sel'skokhozyaistvennykh kul'tur s dlitel'noi us-toichivost'yu k boleznyam* [Problems in producing crop varieties with prolonged tolerance of diseases] (<http://www.z-i-k-r.ru/interest/interestafanasenko.html>).
 38. Afanasenko O.S., Novozhilov K.V. *Ekologicheskaya genetika*, 2009, VII(2): 38-43.