УДК 632.4.01/.08

Заболевание пасмо льна. Биологический метод идентификации Septoria linicola

И.П. ДУДЧЕНКО¹, А.Г. ЩУКОВСКАЯ², Г.Н. ДУДЧЕНКО³

ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» (ФГБУ «ВНИИКР»), р. п. Быково, г. Раменское,

Московская обл., Россия

- ¹ ORCID 0000-0003-0169-414X,
- e-mail: dudchenko_irina@vniikr.ru
- ² ORCID 0000-0001-9787-8351,
- e-mail: schukovskaya.a@vniikr.ru
- ³ e-mail: dudchenko_gennadiy@vniikr.ru

АННОТАЦИЯ

Пасмо является опасным заболеванием для культурных и дикорастущих видов льна, и его возбудитель, Mycosphaerella linicola Naumov (Septoria linicola (Speg.) Garass.), имеет карантинный статус для ряда стран, закупающих льнопродукцию в России. Для того чтобы экспортируемая из России семенная продукция льна соответствовала современным фитосанитарным требованиям, она должна быть свободна от опасных растительных патогенов, в том числе и от Mycosphaerella linicola, который, несмотря на широкое распространение, входит в карантинные списки таких стран, как Египет, Узбекистан, Республика Корея, Китай и Беларусь. Поэтому понимание биологических процессов жизнедеятельности возбудителя пасмо льна и связанные с этим вопросы обнаружения и идентификации приобретают особое значение. Современная диагностика фитопатогенов включает в себя комплекс мер, основанных на сочетании молекулярно-генетических и классических методов. В статье рассматриваются вопросы, относящиеся к биологическому методу идентификации возбудителя, основанному на знаниях биологических особенностей развития заболевания и культурально-морфологического анализа. В исследованиях, проведенных авторами в 2021 г. на базе ФГБУ «ВНИИКР», выявлены и наглядно проиллюстрированы важные аспекты прохождения жизненного цикла Septoria linicola на агаризованных питательных средах, позволяющие идентифицировать возбудителя пасмо льна в лабораторных условиях в короткие сроки. Также в статье рассматриваются вопросы истории распространения заболевания и изменений таксономического статуса возбудителя.

Ключевые слова. Mycosphaerella linicola, стадия Septogloeum, спороношение типа Melanconiales, пикнидиальное спороношение, культурально-морфологический метод, чистая культура, псевдотеции, аскоспоры, физиологическая форма, инокуляция, диагностика.

SCIENTIFIC RESEARCH

UDC 632.4.01/.08

Pasmo disease of flax. **Biological method** of identification of Septoria linicola

I.P. DUDCHENKO¹, A.G. SCHUKOVSKAYA², G.N. DUDCHENKO³

FGBU "All-Russian Plant Quarantine Center" (FGBU "VNIIKR"), Bykovo, Ramenskoye, Moscow Oblast, Russia

- ¹ ORCID 0000-0003-0169-414X,
- e-mail: dudchenko_irina@vniikr.ru
- ² ORCID 0000-0001-9787-8351,
- e-mail: schukovskaya.a@vniikr.ru
- ³ e-mail: dudchenko_gennadiy@vniikr.ru

ABSTRACT

Pasmo is a dangerous disease for cultivated and wild flax species, its pathogen, Mycosphaerella linicola Naumov (Septoria linicola (Speg.) Garass.), has a quarantine status for some countries importing flax products from Russia. For flax seed products exported from Russia to meet modern phytosanitary requirements, they must be free from dangerous plant pathogens, including Mycosphaerella linicola, which, despite its wide distribution, is included in the quarantine lists of countries such as Egypt, Uzbekistan, the Republic of Korea, China and Belarus. Therefore, understanding the biological processes of the vital activity of the pasmo flax disease pathogen and the related issues of detection and identification are of particular importance. Modern diagnostics of phytopathogens includes a set of measures based on a combination of molecular genetic and classical methods. The article considers issues related to the biological method of pathogen identification, based on knowledge of the biological characteristics of the disease development and cultural and morphological analysis. In the studies conducted by the authors in 2021 on the basis of FGBU "VNIIKR", important aspects of the life cycle of Septoria linicola are identified and clearly illustrated on agar nutrient media, allowing identification of the causative agent of flax pasmo disease in the laboratory in a short time. The article also discusses the history of the spread of the disease and changes in the taxonomic status of the pathogen.

Key words. Mycosphaerella linicola, Septogloeum stage, Melanconiales sporulation, pycnidial sporulation, cultural morphological method, pure culture, pseudothecia, ascospores, physiological form, inoculation, diagnostics.

ВВЕДЕНИЕ

История обнаружений и распространение



аболевание пасмо льна, широко распространенное во всех льносеющих регионах мира, имеет несколько необычную и до сих пор до конца не выясненную историю. Впервые заболевание было обнаружено в Аргентине в 1909 г. исследователем Спегаццини на льне, собранном в том

же году в окрестностях Ла-Платы (Spegazzini, 1911, series III, series V). Однако, вряд ли Аргентина является родиной заболевания, поскольку культурные виды льна в этой стране изначально имели иноземное происхождение, а на диких видах льна, по утверждению Гарассини, заболевание отмечено не было (Garassini, 1938). В 1916 г. заболевание обнаруживают в США, в 1928 г. в Канаде, в 1930 г. в Новой Зеландии и на Дальнем Востоке СССР, в 1938 г. в Европе, в 1941 г. в Африке и в 1958 г. в Китае. За 50 лет заболевание распространяется по всему миру, и везде, где оно появляется, его считают одним из самых вредоносных на культуре льна (рис. 1).

Первоначально возбудитель был описан Спегаццини в 1911 г. под именем Phlyctaena linicola Speg., при этом характерными таксономическими признаками указывались такие, как наличие под эпидермисом не вполне сформированных пикнид с широким устьицем и наличие одноклеточных спор (Spegazzini, 1911, series III). Примерно в это же время по причине характерного непикнидиального спороношения этот же гриб был описан этим же автором как Septogloeum linicola Speg. (Spegazzini, 1911, series V). В 1938 г. Гарассини доказывает ошибочность такого систематического положения возбудителя на основании того, что в развитии гриба одновременно можно было найти широко раскрытые пикниды, пикниды с небольшим устьицем и участки спороношения, напоминающие ложа меланкониевых грибов. К тому же было показано, что помимо одноклеточных спор, характерных для рода Phlyctaena, у возбудителя имеются многоклеточные споры, чаще всего с тремя перегородками. Все это позволило исследователю отнести возбудителя пасмо льна к представителям рода

Septoria под именем Septoria linicola (Speg.) Garass. (Garassini, 1938). В том же году Волленвебер нашел на льняной соломе из Аргентины сумчатую стадию возбудителя пасмо и описал ее как Sphaerella linicola (Wollenweber, 1938). Ему удалось из сумкоспор получить культуру Septoria linicola, причем в его работе образованию пикнидиального спороношения предшествовала стадия Septogloeum. Таким образом, была установлена генетическая связь Sphaerella linicola с не-



Рис. 1. Симптомы пасмо льна на листьях (а) и стеблях (b) растения (https://betaren.ru/harmful/bolezni/bolezni-lna/pasmo/)

совершенными спороношениями Septoria linicola и Septogloeum linicola. Более поздние исследования позволили перуанскому микологу Гарсиа-Раде переименовать гриб в Mycosphaerella linorum (Woll.)

INTRODUCTION

History of detections and spreading

he pasmo disease of flax, which is widespread in all flax-growing regions of the world, has a somewhat unusual and still not fully clear history. The disease was first detected in Argentina in 1909 by the researcher Spegazzini on flax collected in the same year in the vicinity of La Plata (Spegazzini, 1911, series III, series V). However, Argentina is unlikely to be the birthplace of the disease, since cultivated flax species in this country were originally of foreign origin, and according to Garassini, the disease was not observed on wild flax species (Garassini, 1938). In 1916, the disease was detected in the USA, in 1928 in Canada, in 1930 in New Zealand and the Far East of the USSR, in 1938 in Europe, in 1941 in Africa and in 1958 in China. For 50 years, the disease has been spreading all over the world, and wherever it appears, it is considered one of the most harmful on flax culture (Fig. 1).

The pathogen was originally described by Spegazzini in 1911 under the name of *Phlyctaena lini*cola Speg., with characteristic taxonomic features being the presence of incompletely formed pycnidia with a wide stomata under the epidermis and the presence of unicellular spores (Spegazzini, 1911, series III). Around the same time, due to the characteristic non-pycnidial sporulation, the same fungus was described by the same author as Septogloeum linicola Speg. (Spegazzini, 1911, series V). In 1938, Garassini proves the fallacy of such a systematic position of the pathogen on the basis that in the development of the fungus one could simultaneously find widely opened pycnidia, pycnidia with a small stomata, and areas of sporulation resembling a lodge of melanconium fungi. In addition, it was shown that in addition to unicellular spores characteristic of the genus Phlyctaena, the pathogen has multicellular spores, most often with three septa. All this allowed the researcher to attribute the causative agent of pasmo disease to representatives of the genus Septoria under the name of Septoria linicola (Speg.) Garass. (Garassini, 1938). In the same year, Wollenweber detected the ascigerous stage of the flax pasmo disease pathogen on flax straw from Argentina and described it as Sphaerella linicola (Wollenweber, 1938). He managed to get Septoria linicola culture from ascospores, moreover, in his work, the formation of pycnidial sporulation was preceded by

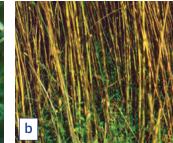


Fig. 1. Symptoms of pasmo disease of flax on leaves (a) and stems (b) plants (https://betaren.ru/harmful/bolezni/bolezni-lna/pasmo/)

Garcia-Rada (Проценко, 1964). Однако впоследствии выяснилось, что самое раннее описание сумчатой стадии возбудителя пасмо льна принадлежит советскому микологу, основателю отечественной фитопатологии Н.А. Наумову, описавшему более 200 новых видов грибов из 25 родов. Гриб был выделен Наумовым в СССР в 1926 г. из псевдотециев, обнаруженных на растениях льна (Linum usitatissimum L.), и описан как Mycosphaerella linicola Naumov (1926) (Проценко, 1964). В настоящее время возбудитель пасмо льна известен именно под этим именем.

Считается, что впервые в СССР заболевание пасмо льна было обнаружено и зарегистрировано на Дальнем Востоке в 1930 г. на растениях льна, выращенных из аргентинских семян (Натальина, 1931). Но тогда возникает вопрос, что описывал Наумов в 1926 г. на льне обыкновенном, если симптоматика, очевидно, была та же? Значит, заболевание было в России уже до этого? До исследований, опубликованных французскими учеными в 2020 г., описавшими сумчатую стадию пасмо на соломе

льна во Франции, часто можно было встретить в литературе утверждение, что возбудитель пасмо льна в Европе в естественных условиях не образует сумчатой стадии, развиваясь по сокращенному циклу (Paumier et al., 2020). Это подтверждают и исследования Т.Е. Вахрушевой, проведенные в 1985 г., которые показали, что на территории бывшего СССР патоген в сумчатой стадии не был обнаружен (Вахрушева, 1985). Но Наумов описывал сумчатую стадию *М. linicola* на основании псевдотециев, найденных на льне в России в 1926 г., опередив французских исследователей на 100 лет. Хотя тогда не была показана генетическая связь *М. linicola* с его анаморфами и не была определена роль сумчатой стадии в распространении инфекции.

Как это часто бывает в микологии, трудности в идентификации и систематике возникают из-за того, что патоген, обладая широким спектром механизмов для выживания, в различных условиях проявляет свои свойства так, что исследователям кажется, что они имеют дело с разными видами. Это в первую очередь касается таких возбудителей, как *M. linicola*.

Биологические особенности

Цикл развития гриба имеет 3 стадии, отличающиеся между собой характером спороношения и морфологией спороносящих структур (Проценко, 1964; Примаковская, 1971) (рис. 2):

I стадия – пикнидиальная (Septoria linicola), в этой стадии в центральной части пораженных

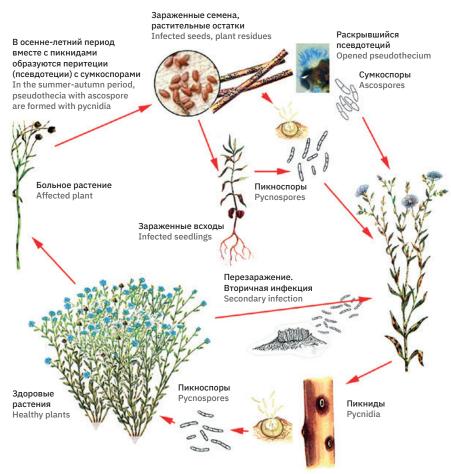


Рис. 2. Жизненный цикл развития возбудителя пасмо льна (Г.Н. Дудченко)

Fig. 2. Life cycle of development of the flax pasmo disease pathogen (G.N. Dudchenko)

the Septogloeum stage. Thus, the genetic relationship of Sphaerella linicola with imperfect sporulation of Septoria linicola and Septogloeum linicola was established. Later research allowed the Peruvian mycologist Garcia-Rada to rename the fungus to Mycosphaerella linorum (Woll.) Garcia-Rada (Protsenko, 1964). However, later it turned out that the earliest description of the ascigerous stage of the flax pasmo pathogen belongs to the Soviet mycologist, the founder of Russian phytopathology N.A. Naumov, who described more than 200 new species of fungi from 25 genera. The fungus was isolated by Naumov in the USSR in 1926 from pseudothecia found on flax plants (Linum usitatissimum L.), and was described as Mycosphaerella linicola Naumov (1926) (Protsenko, 1964). At present, the causative agent of flax pasmo disease is known under this name.

It is believed that for the first time in the USSR, the pasmo disease of flax was detected and reported in the Far East in 1930 on flax plants grown from Argentinean seeds (Natalina, 1931). But then the question arises, what did Naumov describe in 1926 on common flax, if the symptoms were obviously the same? So, the disease was present in Russia already before that? Prior to the studies published by French scientists in 2020, which described the ascigerous stage of flax pasmo disease on flax straw in France, it was often possible



Рис. 3. Сформировавшиеся пикниды и псевдотеции на пораженном стебле льна (фото авторов). Погруженные в эпидермис, плоские и более светлые образования – пикниды. Выпуклые, округлые и более темные образования – псевдотеции.

Fig. 3. Formed pycnidia and pseudothecia on the affected flax stalk (photo by the authors). Immersed in the epidermis, flat and lighter formations are pycnidia. Convex, rounded and darker formations are pseudothecia.

участков образуются хорошо видимые пикниды (рис. 3, 19);

II стадия – конидиальная, в этой стадии формируется спороношение в виде малозаметных небольших лож типа *Melanconiales/Septogloeum*, от которых отделяются споры, похожие на *S. linicola* (рис. 12);

III стадия – сумчатая стадия *M. linicola* представлена плодовыми телами псевдотециями, которые образуются на стеблях больных растений в летне-осенний период (рис. 3, 21).

В своем развитии, в зависимости от внешних условий, гриб может проходить все 3 стадии жизненного цикла последовательно, а может выборочно - в различном сочетании. При этом конидиальная стадия может предшествовать пикнидиальной. Так, Волленвебер в своих исследованиях указывал на образование свободных конидий перед образованием пикнид (Wollenweber, 1938). А Ансельм (1960) при заражении растений наблюдал образование пучков мицелия, выступающих через устьица листьев льна на 8-й день после заражения и отделяющих конидии (Anselme, I960). В подустьичных камерах образовывались скопления переплетающихся мицелиальных нитей, которые автор считал зачатками пикнид или спороношением типа Septogloeum (Anselme, I960). Сумчатая стадия в цикле развития гриба образуется редко и не всегда попадает в поле зрения исследователей, но, по утверждению французских ученых, эта стадия играет значительную роль как в адаптации возбудителя к внешним условиям, так и в распространении инфекции во Франции и Европе (Paumier et al., 2020).

Ратай К. в своей работе, датированной 1953 г., указывал на существование двух физиологических форм возбудителя пасмо льна, отличающихся по агрессивности и географическому распространению (Rataj, 1953). По его утверждению, физиологическая форма «А» широко распространена в Европе, Азии и Америке, она менее агрессивна и образует пикниды. Эта форма характеризуется более длинным инкубационным периодом и факультативно обладает сапрофитными свойствами, которые позволяют ей дольше сохраняться на растительных остатках. Более агрессивная форма «Б» распространена в Аргентине и на территории бывшей Чехословакии. Особенностью формы «Б»

to find in the literature the assertion that the causative agent of flax pasmo disease in Europe does not form the ascigerous stage under natural conditions, developing according to a shortened cycle (Paumier et al., 2020). This is also confirmed by the studies of T.E. Vakhrusheva, carried out in 1985, which showed that the pathogen in the ascigerous stage was not detected on the territory of the former USSR (Vakhrusheva, 1985). But Naumov described the ascigerous stage of *M. linicola* on the basis of pseudothecia detected on flax in Russia in 1926, ahead of French researchers by 100 years. Although the genetic relationship of *M. linicola* with its anamorphs was not shown at that time, and the role of the ascigerous stage in the spread of infection was not determined.

As is often the case in mycology, difficulties in identification and taxonomy arise from the fact that the pathogen, having a wide range of mechanisms for survival, manifests its properties in different conditions in such a way that it seems to researchers that they are dealing with different species. This primarily applies to pathogens such as *M. linicola*.

Biological characteristics

The development cycle of the fungus has 3 stages, which differ in the nature of sporulation and the morphology of spore-bearing structures (Protsenko, 1964; Primakovskaya, 1971) (Fig. 2):

I stage – pycnidial (*Septoria linicola*), at this stage, clearly visible pycnidia form in the central part of the affected areas (Fig. 3, 19);

II stage – conidial, at this stage sporulation is formed in the form of inconspicuous small lodges of the type *Melanconiales/Septogloeum*, from which spores similar to *S. linicola* extract (Fig. 12);

III stage – ascigerous stage of *M. linicola* It is represented by fruiting bodies of pseudothecia, which are formed on the stems of diseased plants in the summer-autumn period (Fig. 3, 21).

In its development, depending on external conditions, the fungus can go through all 3 stages of the

является образование конидиального спороношения типа Septogloeum. Пикниды при этом не формируются, вместо них образуются ложа с конидиями в виде подушечек. Эта форма плохо растет в чистой культуре, характеризуется более коротким инкубационным периодом и быстрой гибелью инокулированных растений.

Как отмечают многие авторы, отличительной особенностью возбудителя пасмо льна является то, что в процессе развития анаморфных стадий гриб может образовывать как настоящие конидиальные спороношения, так и целый спектр переходов от свободных конидиеносцев до открытых и в разной степени закрытых лож, производящих конидии (Курчакова, 2009; Проценко, 1964; Rataj, 1953; Wollenweber, 1938). Это подтверждают и наши исследования, проведенные в 2021 г. в рамках работы по изучению биологии возбудителя пасмо льна и по разработке биологического метода его идентификации на основе культурально-морфологических свойств патогена.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовались следующие материалы: гербарные образцы растений льна с симптомами пасмо, собранные в провинции Манитоба (Канада) в 1957 г. и в Китае в 1958 г., из микологической коллекции ФГБУ «ВНИИКР»; вегетирующие, здоровые растения льна; 2 изолята *S. linicola* (псковский и китайский) из микологической коллекции ФГБУ «ВНИИКР».

Применялись следующие методы: метод выделения чистых культур с использованием сред – 2%-го картофельно-глюкозного агара (КГА), соло-

дово-дрожжевого агара, агара с кусочками моркови, 2%-го картофельно-морковного агара (КМА); метод искусственной инокуляции с нанесением суспензии спор в концентрации 25-50 спор в капле на автоклавированные кусочки стеблей льна, помещенные на солодовый агар; метод световой микроскопии (микроскоп Olympus BX53, микроскоп Axio Imager A2, стереомикроскоп Discovery V20) при 20-, 40- и 50-кратном увеличении; метод морфометрии с использованием программы CellSens standard; метод фотофиксации (Canon 5D и штатные камеры микроскопов).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе работы чистые культуры *S. linicola* образовывали характерные для септориозов округлые, медленнорастущие, выпуклые колонии складчатого типа с наличием приподнятого более плотного центра. Окраска колоний со временем

life cycle sequentially, or selectively - in various combinations. In this case, the conidial stage may precede the pycnidial stage. Thus, Wollenweber in his studies pointed to the formation of free conidia before the formation of pycnidia (Wollenweber, 1938). And Anselme (1960), when infecting plants, observed the formation of mycelium bundles protruding through the stomata of flax leaves on the 8th day after infection and separating conidia (Anselme, 1960). In the stomatal chambers, clusters of intertwining mycelial filaments are formed. which the author considered the rudiments of pycnidia or sporulation of the type Septogloeum (Anselme, 1960). The ascigerous stage in the development cycle of the fungus is rarely formed and does not always fall into the field of view of researchers, but, according to French scientists, this stage plays a significant role both in the adaptation of the pathogen to external conditions and in the spread of infection in France and Europe (Paumier et al., 2020).

Rataj K. in his work, dated 1953, pointed out the existence of two physiological forms of the causative agent of pasmo disease, differing in aggressiveness and geographical distribution (Rataj, 1953). According to him, the physiological form "A" is widespread in Europe, Asia and America, it is less aggressive and forms pycnidia. This form is characterized by a longer incubation period and optionally has saprophytic properties that allow it to survive longer on plant debris. A more aggressive form "B" is common in Argentina and in the territory of the former Czechoslovakia. A feature of form "B" is the formation of conidial sporulation of the *Septogloeum* type. In this case, pycnidia are not formed, instead of them a lodge with conidia in the form of pustulations is formed. This form does

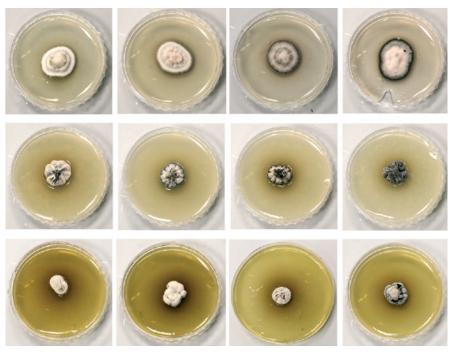


Рис. 4. Физиологические формы Septoria linicola на питательных средах (1-й, 2-й ряд – 2%-й КГА; 3-й ряд – солодовый агар (фото авторов))

Fig. 4. Physiological forms of *Septoria linicola* on nutrient media (1st, 2nd row – 2% PDA; 3nd row – malt agar (photos by the authors))

менялась. Вначале она была светлая, почти белая; потом постепенно темнела и в конце варьировала от темно-серой до почти черной (рис. 4). Колонии *S. linicola* заметно отличаются от колоний других патогенов, встречающихся на растениях льна, и это облегчает работу по идентификации возбудителя по культуральному признаку (рис. 5). Трудности при получении чистой культуры *S. linicola* от образцов, взятых из растительного материала, заключаются в том, что колонии возбудителя пасмо льна обладают очень медленной скоростью роста и при высеве на питательную среду они легко забиваются быстрорастущими колониями других патогенов.

Динамика роста колоний возбудителя на различных питательных средах очень низкая (рис. 6). На 3-й день развития колония *S. linicola* на 2%-м КГА достигает всего 2–3 мм в диаметре и представляет собой округлое, выпуклое образование почти белого цвета. В это время колония еще не образовала никаких спороносных структур, тем не менее при микроскопировании уже можно наблюдать редкие, единичные конидии, отделившиеся от мицелия (рис. 7). К 14-м суткам в зависимости от типа среды диаметр колоний увеличился до 14 мм, но не превышал 22 мм. К 20-м суткам рост колонии практически прекратился, хотя сама колония в дальнейшем претерпевала изменения в своей структуре и окраске (рис. 4).

На 4–5-й день развития в нижней части колонии нити мицелия начинают утолщаться и темнеть, в то время как верхняя часть мицелия остается светлой. На рисунке 8 хорошо видно образование темной гифы на фоне более тонкого, светлого мицелия и начало образования спорогенной полости. На начальном этапе развития колонии нижний мицелий местами окрашивается в красновато-бурый цвет, из-за чего вся колония приобретает розоватый оттенок (рис. 9).

На рисунке 10 показано, как в отдельных гифах начинают образовываться округлые включения темно-кирпичного цвета. После того, как эти включения, сливаясь, заполняют гифы, мицелий становится бурым и впоследствии – почти черным. Если до этого конидии образовывались на отдельных конидиеносцах, то появление такого мицелия говорит о начале формирования спорулирующих структур.

Гифы темного мицелия уплотняются, и на них образуются стромы и камеры в виде темных бугорков, в которых формируются споры (рис. 11а). Интенсивность спороношения увеличивается, но трудно установить его источник. Форма колонии приобретает комковатость и складчатость. Часто вокруг колонии становится заметным темный ободок, образованный бурым мицелием (рис. 11b). Реверзум колонии темно-бурый (рис. 11c).

В этот период можно наблюдать конидиальную стадию *Septogloeum* с образованием спороношения в виде not grow well in pure culture, is characterized by a shorter incubation period and rapid death of inoculated plants.

As many authors note, a distinctive feature of the flax pasmo disease pathogen is that during the development of anamorphic stages, the fungus can form both true conidial sporulation and a whole range of transitions from free conidiophores to open and, to varying degrees, closed lodges that produce conidia (Kurchakova, 2009; Protsenko, 1964; Rataj, 1953; Wollenweber, 1938). This is also confirmed by our studies conducted in 2021 as part of the study of the biology of the flax pasmo disease pathogen and the development of a biological method for its identification based on the cultural and morphological properties of the pathogen.

MATERIALS AND METHODS

The following materials were used in the work: herbarium samples of flax plants with pasmo disease symptoms, collected in the province of Manitoba (Canada) in 1957 and in China in 1958, from the "VNIIKR" mycological collection; vegetative, healthy flax plants; 2 isolates of *S. linicola* (Pskov and Chinese) from the "VNIIKR" mycological collection.

The following methods were used: the method of isolating pure cultures using media – 2% potato dextrose agar (PDA), malt yeast agar, agar with carrot pieces, 2% potato carrot agar (PCA); the method of artificial inoculation with the application of a suspension of spores at a concentration of 25–50 spores per drop onto autoclaved pieces of flax stems placed on malt agar; light microscopy method (Olympus BX53 microscope, Axio Imager A2 microscope, Discovery V20 stereomicroscope) at 20x, 40x and 50x magnification; morphometry method using the CellSens standard program; photofixation method (Canon 5D and standard microscope cameras).

RESULTS AND DISCUSSION

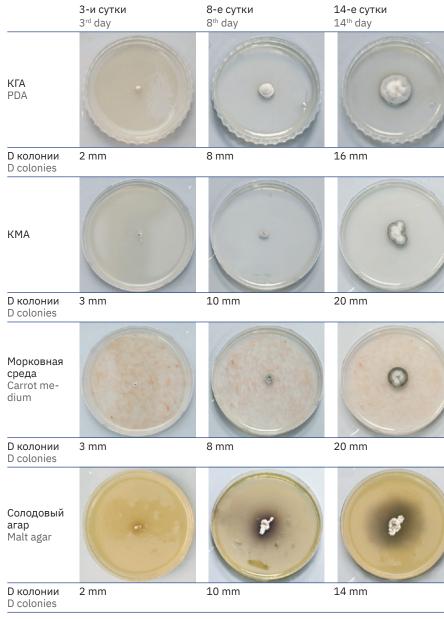
In the course of work, pure cultures of *S. linicola* formed typical of Septoria rounded, slow-growing, convex folded-type colonies, with an elevated, denser center. The color of the colonies changed over time. At first, it was light, almost white; then gradually darkened and at the end varied from dark gray to almost black (Fig. 4).



Рис. 5. Колонии (слева направо) Septoria linicola, Fusarium spp., Alternaria spp. на 2%-м КГА, выделенные из растительных образцов льна (фото авторов)

Fig. 5. Colonies (left to right) Septoria linicola, Fusarium spp., Alternaria spp. on 2% PDA, isolated from plant samples of flax (photo by the authors)

меланкониальных лож (рис. 12). Споры на коротких конидиеносцах располагаются перпендикулярно или под небольшим углом по отношению



Puc. 6. Развитие колоний Septoria linicola на различных питательных средах (фото авторов)

Fig. 6. Development of Septoria linicola colonies on various nutrient media (photos by the authors)

к ложу, образованному гифами темного мицелия. Ложа малозаметны, и их непросто увидеть.

В зависимости от внешних условий и происхождения изолята развитие спороношения в колонии может пойти по типу, описанному Н.М. Васильевским (1924) для *S. ribis* (Васильевский, 1924). В этом случае гифальный клубочек, образованный сплетением гиф, разрастается, и его ткань, растворяясь, заменяется спорами. Или же возможно развитие по типу, описанному Харрисом (1935) для *S. lycopersici* (Harris, 1935). В этом случае гифальный клубочек преобразуется в замкнутую пикнидиальную камеру, в которой закладываются и развиваются пикноспоры (симфогенный тип развития).

На рисунке 13 на нескольких пикнидах, находящихся в разной степени созревания, показано развитие пикниды от зарождения до зрелости. Пикниды *S. linicola* представляют собой тонкостенные, округлые вместилища спор, окрашенные в темно-коричневый цвет. Полупрозрачные вначале пикниды со временем темнеют и увеличиваются

The colonies of S. linicola are clearly different from the colonies of other pathogens found on flax plants, and this makes it easier to identify the pathogen by the cultural character (Fig. 5). Difficulties in obtaining a pure culture of S. linicola from samples taken from plant material are due to the fact that the colonies of the pasmo disease of flax have a very slow growth rate and, when sown on a nutrient medium, they are easily contaminated with fast-growing colonies of other pathogens.

The growth dynamics of pathogen colonies on various nutrient media is very low (Fig. 6). On the 3rd day of development, the S. linicola colony on 2% PDA reaches only 2-3 mm in diameter and is a round, convex, almost white formation. At this time, the colony has not yet formed any spore-bearing structures; nevertheless, under microscopy, one can already observe rare, single conidia that have separated from the mycelium (Fig. 7). By the 14th day, depending on the type of medium, the diameter of the colonies increased to 14 mm, but did not exceed 22 mm. By the 20th day, the growth of the colony practically stopped, although the colony itself subsequently underwent changes in its structure and color (Fig. 4).

On the 4th-5th day of development, in the lower part of the colony, the mycelium filaments begin to thicken and darken, while the upper part of the



Puc. 7. Единичные конидии Septoria linicola на 2%-м КГА (фото авторов)

Fig. 7. Single conidia of Septoria linicola on 2% PDA (photo by the authors)



Рис. 8. Образование темного мицелия и начало образования спорогенной полости (фото авторов)

Fig. 8. Formation of a dark mycelium and the beginning of the formation of a sporogenous cavity (photo by the authors)

в размере (рис. 13). Размеры пикнид варьируют от 60 до 125 мкм в диаметре.

По мере созревания спор давление внутри пикнидиальной камеры увеличивается, и при полном их созревании споры выбрасываются наружу направленным потоком через образовавшееся в пикниде отверстие (рис. 14).

Споры S. linicola, несмотря на различные источники их образования - от единичных конидиеносцев до пикнид, - имеют одинаковые, в пределах

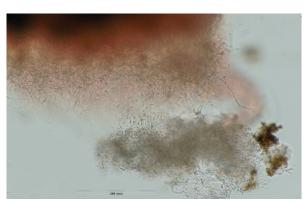




Рис. 9. Колония приобретает Fig. 9. The colony розоватый оттенок (фото авторов)

acquires a pinkish hue (photos by the authors)

mycelium remains light. Figure 8 clearly shows the formation of a dark hypha against the background of a thinner, lighter mycelium and the beginning of the formation of a sporogenous cavity. At the initial stage of colony development, the lower mycelium turns reddish-brown in places, due to which the entire colony acquires a pinkish hue (Fig. 9).

Figure 10 shows how rounded inclusions of a dark brick color begin to form in individual hyphae. After these inclusions, merging, fill the hyphae, the mycelium becomes brown and subsequently almost black. If prior to this, conidia were formed on individual conidiophores, then the appearance of such a mycelium indicates the beginning of the formation of sporulating structures.

The hyphae of the dark mycelium become denser, and stromas and chambers in the form of dark tubercles are formed on them, in which spores are formed (Fig. 11a). The intensity of sporulation increases, but it is difficult to establish its source. The shape of the colony becomes lumpy and folded. Often, a dark rim formed by brown mycelium becomes visible around the colony (Fig. 11b). The reversum of the colony is dark brown (Fig. 11c).

During this period, one can observe the conidial stage of Septogloeum with the formation of sporulation in the form of melanconial lodges (Fig. 12). Spores on short conidiophores are located perpendicular or at a slight angle to the lodge formed by hyphae of the dark mycelium. Lodge is subtle and not easy to see.

Depending on the external conditions and the origin of the isolate, the development of sporulation in the

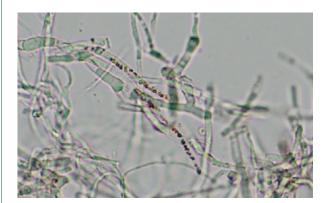




Рис. 10. Начало образования бурого мицелия. Покраснение отдельных гиф (фото авторов)

Fig. 10. The beginning of the formation of brown mycelium. Redness of individual hyphae (photos by the authors)







Рис. 11: а – темные бугорки (ацервулы) на мицелии (показаны стрелкой); b – колония Septoria linicola; c – обратная сторона колонии (реверзум) (фото авторов)

Fig. 11: a – dark tubercles (acervuls) on the mycelium (shown by the arrow); b – colony of *Septoria linicola*; c – the reverse side of the colony (reversum) (photos by the authors)

погрешности, морфологические характеристики, что облегчает идентификацию возбудителя. Это бесцветные, палочковидные, прямые или несколько изогнутые споры, с закругленными концами, с одной-тремя хорошо различимыми перегородками. В нашем исследовании размер спор составил 16,8–28 (40) х 1,8–3,1 мкм (рис. 15). Морфологические характеристики конидий являются основным диагностическим параметром при идентификации пасмо льна.

Споры в теплой воде легко прорастают, образуя рогаткообразные структуры (рис. 16а). Также можно встретить деформированные споры, когда одна из нескольких клеток споры разрастается, образуя структуру наподобие хламидоспоры (рис. 16b).

Во время выхода из пикниды пикноспоры окружены маслянистой вязкой жидкостью, и, чтобы освободиться от нее, спорам необходима капельно-жидкая влага в виде полива или дождя. С каплями воды пикноспоры попадают на здоровые растения льна, прорастают и заражают их. Поэтому распространение заболевания в поле носит очаговый характер. На воздухе экссудат со спорами застывает в виде капель, спиралек или усиков (рис. 17). Выделившийся экссудат издает слабый фруктовый аромат, который привлекает питающихся им насекомых. После питания на больном растении насекомые перелетают на соседние здоровые растения и заражают их прилипшими во время питания спорами возбудителя.

Об избирательности про-

хождения жизненного цикла в зависимости от внешних условий говорит и небольшой опыт, проведенный в рамках исследования. За время наблюдения за ростом колоний

colony can proceed according to the type described by N.M. Vasilevsky (1924) for *S. ribis* (Vasilevsky, 1924). In this case, the hyphal glomerulus, formed by the plexus of hyphae, grows, and its tissue, dissolving, is replaced by spores. Or development according to the type described by Harris (1935) for *S. lycopersici* (Harris, 1935) is possible. In this case, the hyphal glomerulus transforms into a closed pycnidial chamber, in which pycnospores are laid and develop (symphogenous type of development).

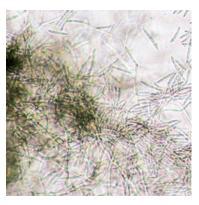


Рис. 12. Меланкониальный тип спороношения Septoria linicola (фото авторов)



Fig. 12. Melanconial type of sporulation of *Septoria linicola* (photos by the authors)

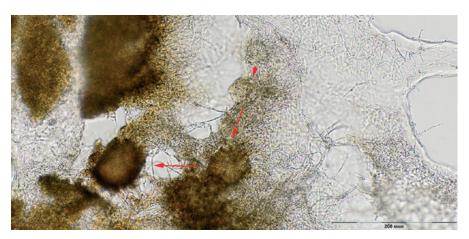
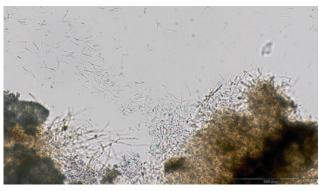


Рис. 13. Симфогенный тип развитияFig. 13. Symphogenous type of pycnidiaпикниды (фото авторов)development (photo by the authors)



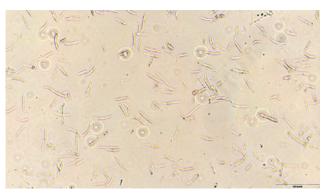


Рис. 14. Пикноспоры, выходящие из пикниды (фото авторов)

Fig. 14. Pycnospores emerging from the pycnidia (photos by the authors)

в течение 20 дней было отмечено, что колонии не образовывали пикнид, хотя спороношение при этом было обильным, что свидетельствует о достаточной жизнеспособности колонии. Кусочки стеблей льна были инокулированы спорами исследуемых образцов и помещены в чашки Петри на солодовый агар (рис. 18). Уже на 4-й день на кусочках стеблей образовались хорошо заметные пикниды с капельками выходящих спор (рис. 19), в то время как на агаризованных средах пикниды отсутствовали в течение длительного времени. Образование пикнид наряду с другими факторами подтверждает, что исследуемые изоляты относятся к менее агрессивной физиологической форме «А», широко распространенной в мире, и в частности в России.

Как уже указывалось выше, сумчатая стадия развития гриба отмечается редко. В конце летне-осеннего периода на больных растениях вместе с пикнидами образуются псевдотеции с аскоспорами в сумках. В отличие от полупрозрачных, погруженных в субстрат пикнид, псевдотеции находятся на поверхности и имеют более темный, почти черный цвет (рис. 3). Весной, при благоприятных условиях, аскоспоры выходят из псевдотециев и вместе с вышедшими из перезимовавших пикнид пикноспорами заражают взошедшие растения льна. При исследовании гербарных образцов

Figure 13 shows the development of a pycnidia from inception to maturity on several pycnidia at different stages of maturation. The pycnidia of S. linicola are thin-walled, rounded spore receptacles, colored dark brown. Translucent at first, pycnidia darken with time and increase in size (Fig. 13). The size of pycnidia varies from 60 to 125 microns in diameter.

As the spores mature, the pressure inside the pycnidial chamber increases, and when they are fully mature, the spores are ejected outward in a directed flow through the hole formed in the pycnidia (Fig. 14).

Spores of S. linicola, despite the different sources of their formation - from single conidiophores to pycnidia have the same morphological characteristics, within the margin of error, which facilitates the identification of the pathogen. These are colorless, rod-shaped, straight or slightly curved spores, with rounded ends, with one to three well-defined septa. In our study, the spore size was 16.8-28 (40) x 1.8-3.1 µm (Fig. 15). Morphological characteristics of conidia are the main diagnostic parameter in the identification of pasmo disease of flax.

Spores germinate easily in warm water, forming slingshot structures (Fig. 16a). Deformed spores can also be seen, where one of several spore cells grows into a chlamydospore-like structure (Fig. 16b).

During the exit from the pycnidia, the pycnospores are surrounded by an oily viscous liquid, and in





Рис. 15. Споры Septoria linicola (фото авторов) Fig. 15. Spores of Septoria linicola (photos by the authors)

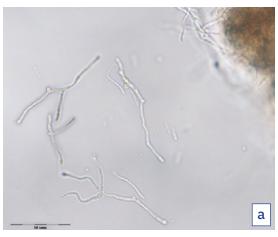




Рис. 16: а – прорастающие споры Septoria linicola; b – деформированные споры Septoria linicola (фото авторов)

Fig. 16: a - germinating spores of Septoria linicola; b – deformed spores of Septoria linicola (photos by the authors)



Рис. 17. Спирали и усики спороидальной массы (фото авторов)



Fig. 17. Spirals and antennae of the sporoid mass (photos by the authors)

зараженных стеблей льна нам удалось выделить и наблюдать вышедшие из псевдотециев аскоспоры. Это были бесцветные, прямые или немного изогнутые споры, с одной поперечной перегородкой и несколькими каплями масла в каждой клетке. Размеры спор составили 12-18 х 3-4,7 мкм. Размеры псевдотециев на гербарных образцах - примерно 130 мкм в диаметре (рис. 21 a, b).



Рис. 18. Инокулированные кусочки стеблей льна на солодовом агаре (фото авторов)

Fig. 18. Inoculated pieces of flax stems on malt agar (photo by the authors)

order to get rid of it, the spores need drop-liquid moisture in the form of irrigation or rain. With drops of water, pycnospores fall on healthy flax plants, germinate and infect them. Therefore, the spread of the disease in the field is focal. In the air, the exudate with spores solidifies in the form of drops, spirals or antennae (Fig. 17). The released exudate emits a faint fruity odor that attracts insects that feed on it. After feeding on a diseased plant, insects fly to neighboring healthy plants and infect them

with spores of the pathogen adhering during feeding.

The selectivity of the life cycle, depending on external conditions, is also evidenced by a little experience conducted in the framework of the study. During the observation of the growth of colonies for 20 days, it was noted that the colonies did not form pycnidia, although sporulation was abundant, which indicates sufficient viability of the colony. Pieces of flax stems were inoculated with spores of the studied samples and placed in Petri dishes on malt agar (Fig. 18). Already on the 4th day, clearly visible pycnidia with droplets of emerging spores formed on the pieces of stems (Fig. 19), while pycnidia were absent on agar media for a long time. The formation of pycnidia, along with other factors, confirms that the studied isolates belong to the less aggressive physiological form "A", which is widespread in the world and, in particular, in Russia.

As noted above, the ascigerous stage of development of the fungus is rarely observed. At the end of the summer-autumn period, pseudothecia with ascospores in bags are formed on diseased plants along with pycnidia. Unlike translucent pycnidia immersed in the substrate, pseudothecia are located on the surface and have a darker, almost black color (Fig. 3). In spring, under favorable conditions, ascospores emerge from pseudothecia and, together with pycnospores that have emerged from overwintered pycnidia, infect





Рис. 19. Сформировавшиеся на инфицированном (*in vitro*) растительном материале льна пикниды (слева) с конидиальным экссудатом (справа) (фото авторов)

Fig. 19. Pycnidia formed on infected (*in vitro*) plant material of flax (left) with conidial exudate (right) (photos by the authors)





Рис. 20. Пикниды на 28-дневной культуре Septoria linicola (2%-й КГА) (фото авторов)

Fig. 20. Pycnidia on a 28-day culture of *Septoria linicola* (2% PDA) (photos by the authors)

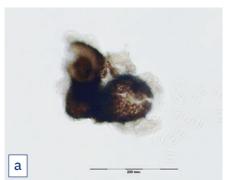
В силу того, что сумчатая стадия развития патогена фиксируется крайне редко, морфологические характеристики аскоспор в диагностике заболевания практически не используются.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования подтвердили возможность точной идентификации *S. linicola* биологическим методом путем анализа его культурально-морфологических характеристик. Кратко основные моменты идентификации возбудителя

emerging flax plants. When studying herbarium samples of infected flax stems, we were able to isolate and observe ascospores emerging from pseudothecia. They were colorless, straight or slightly curved spores, with one transverse septum and a few drops of oil in each cell. The spore sizes were 12–18 x 3–4.7 μm . The dimensions of pseudothecia on herbarium specimens are approximately 130 μm in diameter (Fig. 21 a, b). Due to the fact that the ascigerous stage of pathogen development is recorded extremely rarely, the morphological characteristics of ascospores are practically not used in

the diagnosis of the disease.



Puc. 21: а – псевдотеций

Mycosphaerella linicola; b – аскоспоры

Mycosphaerella linicola (фото авторов)

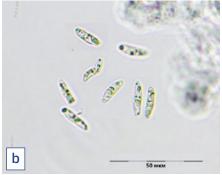


Fig. 21: a – Mycosphaerella linicola pseudothecium; b – Mycosphaerella linicola ascospores (photos by the authors)

CONCLUSION

The conducted studies confirmed the possibility of accurate identification of *S. linicola* by biological method by analyzing its cultural and morphological characters. Briefly, the main points of pathogen identification by this method can be characterized as follows:

1. Pure cultures of *S. linicola* have characteristic features and

этим методом можно охарактеризовать следующим образом:

- 1. Чистые культуры *S. linicola* имеют характерные особенности и отличаются своим внешним видом и динамикой роста от культур других возбудителей, которые можно встретить на семенах и растениях льна.
- 2. Отличительной особенностью развития этого гриба является совокупность нескольких типов спороношения - от свободных конидиеносцев до открытых и в разной степени закрытых лож, производящих конидии, включая меланкониальные ложа и пикниды. В зрелых колониях эти типы спороношения, в различных сочетаниях, могут присутствовать одновременно, образуя смешанный тип спороношения.
- 3. Вне зависимости от типа спороношения конидии S. linicola имеют одинаковые параметры и отличаются по своим характеристикам от спор других возбудителей, поражающих растения льна.
- 4. Единичные конидии, по которым можно идентифицировать возбудителя, появляются уже на 3-й день развития колонии. На 5-й день, когда появляется темный мицелий и образуются меланкониальные ложа, интенсивность спорообразования заметно увеличивается.
- 5. Развитие колонии может протекать неоднозначно. Пикниды на агаризованных средах могут образовываться в различные сроки - от 10 до 30 дней развития колонии (рис. 20), а могут не образовываться вовсе. Но споры как диагностический материал будут присутствовать в любом случае.

При культурально-морфологическом исследовании развития S. linicola на различных питательных средах наилучшие результаты в получении необходимых диагностических признаков показали такие среды, как солодово-дрожжевой агар и 2%-й КГА.

Несомненным плюсом биологического метода является то, что он позволяет охватить и увидеть всю широту нюансов, которые бывают недоступны при использовании других методов. Например, определение физиологической формы изолята, определение жизнеспособности колонии и стадии ее развития. Сложность метода заключается в необходимости наличия опыта работы с данным объектом и знания его биологических особенностей. В первую очередь это связано с неоднозначностью прохождения цикла развития возбудителя и не совсем обычными для пикнидиальных грибов типами спороношения. Сложность возникает также при получении из растительного материала чистой культуры возбудителя, так как, имея низкие темпы роста, колония S. linicola легко забивается другими, быстрорастущими видами.

Применяя этот метод в нашем исследовании, мы получили возможность более наглядно изучить и продемонстрировать некоторые аспекты биологии и морфологии данного организма, на наш взгляд, недостаточно представленные и освещенные в других источниках.

Благодарность. За содействие в работе выражаем искреннюю благодарность сотрудникам ФГБУ «ВНИИКР»: Кондратьеву Максиму Олеговичу, Потаниной Софье Олеговне, Цветковой Юлии Владиславовне.

differ in their appearance and growth dynamics from cultures of other pathogens that can be found on flax seeds and plants.

- 2. A distinctive feature of the development of this fungus is the combination of several types of sporulation – from free conidiophores to open and to varying degrees closed lodges that produce conidia, including melanconial lodges and pycnidia. In mature colonies, these types of sporulation, in various combinations, can be present simultaneously, forming a mixed type of sporulation.
- 3. Regardless of the type of sporulation, S. linicola conidia have the same parameters and differ in their characteristics from spores of other pathogens that infect flax plants.
- 4. Single conidia, by which the pathogen can be identified, appear already on the 3rd day of colony development. On the 5th day, when dark mycelium appears and melanconial lodges are formed, the intensity of sporulation increases sharply.
- 5. The development of a colony can be ambiguous. Pycnidia on agar media can form at different times, from 10 to 30 days of colony development (Fig. 20), or they may not form at all. But disputes as diagnostic material will be present in any case.

In a cultural and morphological study of the development of S. linicola on various nutrient media, the best results in obtaining the necessary diagnostic characters were shown by such media as malt-yeast agar and 2% PDA.

The undisputable advantage of the biological method is that it allows you to capture and see the full range of nuances that are not available when using other methods. For example, determining the physiological form of the isolate, determining the viability of the colony and the stage of its development. The complexity of the method lies in the need for experience with this object and knowledge of its biological characteristics. First of all, this is due to the ambiguity of the development cycle of the pathogen and the types of sporulation that are not quite common for pycnidial fungi. Difficulty also arises when obtaining a pure culture of the pathogen from plant material, since, having a low growth rate, the colony of S. linicola is easily contaminated with other, fast-growing species.

By applying this method in our study, we were able to more clearly study and demonstrate some aspects of the biology and morphology of this organism, which, in our opinion, are insufficiently presented and covered in other sources.

Acknowledgement. For assistance in the work, we express our sincere gratitude to the specialists of FGBU "VNIIKR": Kondratiev Maxim Olegovich, Potanina Sofya Olegovna, Tsvetkova Yulia Vladislavovna.

REFERENCES

- 1. Vasilievsky N. On the biology of Septoria ribis Desm. on black currant [K biologii Septoria ribis Desm. na chernoy smorodine]. Plant diseases, 1924; 1: 10-14 (in Russian).
- 2. Vakhrusheva T. The study of varietal uniformity of flax to pasmo disease [Izucheniye sortovoy

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Васильевский Н., 1924. К биологии *Septoria ribis* Desm. на черной смородине. Журнал «Болезни растений», № 1: 10–14.
- 2. Вахрушева Т., 1985. Изучение сортовой однородности льна к пасмо. Бюллетень ВИР, № 154: 63–65.
- 3. Курчакова Л. Эколого-генетические аспекты устойчивости льна к септориозу (пасмо) в селекции льна-долгунца: дисс. д-ра. с.-х. наук: 06.01.05. М., 2009. 315 с.
- 4. Натальина О., 1931. Предварительное сообщение о болезни льна, вызываемой грибком *Phlyctaena linicola* S. и обнаруженной на Дальнем Востоке летом 1930 г. Защита растений, VIII, 2: 177–182.
- 5. Примаковская М., 1971. Пасмо льна. Защита растений, № 2: 49–50.
- 6. Проценко Е., 1964. Сборник по карантину растений. М.: Колос, 1964. № 16: 5–63.
- 7. Anselme C., 1960. Recherches sur le pasmo des lines a huile. Ann. Epiphyt., 2 (11): 201–215.
- 8. Garassini L., 1938. Ubicacion generica del micromicete que produce el "pasmo" del lino. Revista de la Fac. de Agronomia de La-Plata, Vol. 23: 45.
- 9. Harris H., 1935. Morphologic studies of *Septoria lycopersici*. Phytopathology, 25: 790–799.
- 10. Paumier D. et al., 2020. First report of the sexual stage of the flax pathogen *Mycosphaerella linicola* in France and its impact on pasmo epidemiology. Plant pathology, 70 (2). URL: https://doi.org/10.1101/2020.06.17.156984.
- 11. Rataj K., 1953. *Septoria linicola* (Speg.) Gar. v Ceskoslovensku. – Sbornik Ceskoclovenske Akademic. Zemedelskyck. Ved, № 3: 229–243.
- 12. Spegazzini C., 1911. *Phtyctena linicola* Speg. (n. f.). Mycetes Argentinenses. Annales del Museo Nacional de Buenos Aires. Ser. III, 13: 389–390.
- 13. Spegazzini C., 1911. Mycetes Argentinenses (Series V). Anales del Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires. Series III, 13: 329–467.
- 14. Wollenweber H., 1938. "Sphaerelle linicola" n. sp. Die Ursache der Amerikanischer Leinpest. (Pasmo oder "Septoria" Krankheit). Revista de Botanica del Instituto Miguel Lillo, Lilloa. Tucuman Argentina, 2: 483–495.
- 15. Пасмо льна [Электронный ресурс]. URL: https://betaren.ru/harmful/bolezni/bolezni-lna/pasmo/ (дата обращения: 04.03.2022).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Дудченко Ирина Петровна, старший научный сотрудник научно-методического отдела микологии и гельминтологии ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. Раменское, Московская обл., Россия; ORCID 0000-0003-0169-414X,

 $e\hbox{-}mail\hbox{:} dudchenko_irina@vniikr.ru.$

Щуковская Анастасия Геннадиевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела лесного карантина ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. Раменское, Московская обл., Россия; *ORCID 0000-0001-9787-8351*,

e-mail: schukovskaya.a@vniikr.ru.

Дудченко Геннадий Николаевич, агроном редакционно-издательского отдела ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. Раменское, Московская обл., Россия; *e-mail: dudchenko_gennadiy@vniikr.ru*.

- odnorodnosti lna k pasmo]. VIR Bulletin, 1985; 154: 63–65 (in Russian).
- 3. Kurchakova L. Ecological and genetic aspects of flax resistance to Septoria (pasmo) in fiber flax breeding [Ekologo-geneticheskiye aspekty ustoychivosti lna k septoriozu (pasmo) v selektsii lna-dolguntsa]: diss. PhD in Agriculture: 06.01.05. M. 2009: 315 p. (in Russian).
- 4. Natalina O. Preliminary report on flax disease caused by the fungus *Phlyctaena linicola* S., and discovered in the Far East in the summer of 1930 [Predvaritelnoye soobshcheniye o bolezni lna, vyzyvayemoy gribkom *Phlyctaena linicola* S. i obnaruzhennoy na Dalnem Vostoke letom 1930]. *Plant protection*, 1931; VIII, 2: 177–182 (in Russian).
- 5. Primakovskaya M. Pasmo disease of flax [Pasmo lna]. *Plant protection*, 1971; 2: 49–50 (in Russian).
- 6. Protsenko E. Collection of plant quarantine [Sbornik po karantinu rasteniy]. M. Kolos, 1964; 16: 5–63 (in Russian).
- 7. Anselme C. Recherches sur le pasmo des lines a huile. *Ann. Epiphyt.*, 1960; 2 (11): 201–215.
- 8. Garassini L. Ubicacion generica del micromicete que produce el "pasmo" del lino. *Revista de la Fac. de Agronomia de La-Plata*, 1938; 23: 45.
- 9. Harris H. Morphologic studies of *Septoria lycopersici*. *Phytopathology*, 1935; 25: 790–799.
- 10. Paumier D. et al. First report of the sexual stage of the flax pathogen *Mycosphaerella linicola* in France and its impact on pasmo epidemiology. *Plant pathology*, 2020; 70 (2). URL: https://doi.org/10.1101/2020.06.17.156984.
- 11. Rataj K. *Septoria linicola* (Speg.) Gar. v Ceskoslovensku. *Sbornik Ceskoclovenske Akademic. Zemedelskyck. Ved*, 1953; 3: 229–243.
- 12. Spegazzini C. *Phtyctena linicola* Speg. (n. f.). Mycetes Argentinenses. *Annales del Museo Nacional de Buenos Aires*. 1911; III, 13: 389–390.
- 13. Spegazzini C. Mycetes Argentinenses (Series V). *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires*. 1911; III, 13: 329–467.
- 14. Wollenweber H. "Sphaerelle linicola" n. sp. Die Ursache der Amerikanischer Leinpest (Pasmo oder "Septoria" Krankheit). Revista de Botanica del Instituto Miguel Lillo, Lilloa. Tucuman Argentina, 1938; 2: 483–495.
- 15. Pasmo disease of flax [Electronic resource]. URL: https://betaren.ru/harmful/bolezni/bolezni-lna/pasmo/ (last accessed: 04.03.2022) (in Russian).

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Irina Dudchenko, Senior Researcher, Mycology and Helminthology Research and Methodology Department, FGBU "VNIIKR", Bykovo, Ramenskoye, Moscow Oblast, Russia; ORCID 0000-0003-0169-414X, e-mail: dudchenko_irina@vniikr.ru.

Anastasia Schukovskaya, PhD in Biology, Senior Researcher, Forest Quarantine Department, FGBU "VNIIKR", Bykovo, Ramenskoye, Moscow Oblast, Russia; *ORCID 0000-0001-9787-8351*,

e-mail: schukovskaya.a@vniikr.ru.

Gennady Dudchenko, Agronomist, Editorial and Publishing Department, FGBU "VNIIKR", Bykovo, Ramenskoye, Moscow Oblast, Russia; *e-mail: dudchenko_gennadiy@vniikr.ru*.