

УДК 632.4; 633.11; 632.938

UDC 632.4; 633.11; 632.938

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА К ЗАКАВКАЗСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЖЕЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ (*PUCCINIA STRIIFORMIS* WEST. F. SP. *TRITICI* ERIKSS. ET HENN.)

THE STUDY OF A HOST PLANT GENETIC DIVERSITY TO THE TRANSCAUCASIAN POPULATION OF WHEAT YELLOW RUST (*PUCCINIA STRIIFORMIS* WEST. F. SP. *TRITICI* ERIKSS. ET HENN.) PATHOGEN

Шумилов Юрий Валерьевич
м.н.с.
oper263@mail.ru, 350039, Краснодар
Краснодар-39, тел. +7(918)3850802

Shumilov Yury Valeryevich
junior researcher
oper263@mail.ru, 350039, Krasnodar,
Krasnodar-39, tel. +7(918)3850802

Волкова Галина Владимировна
д.б.н.
galvol@bk.ru

Volkova Galina Vladimirovna
Dr.Sci.Biol.
galvol@bk.ru

Иванова Таисия Сергеевна
д.б.н.
galvol@bk.ru
Государственное научное учреждение
Всероссийский НИИ биологической защиты
растений, Краснодар, Россия

Ivanova Taisiya Sergeevna
Dr.Sci.Biol.
galvol@bk.ru
State Scientific Institution All-Russian Research
Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar,
Russia

Митрофанова Ольга Павловна
д.б.н.
o.mitrofanova@vir.nw.ru
Государственное научное учреждение
Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И.
Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Mitrofanova Olga Pavlovna
Dr.Sci.Biol.
o.mitrofanova@vir.nw.ru
State Scientific Institution All-Russian Research
Institute of Plant Growing, St Petersburg, Russia

Изучены иммунологические особенности 18 отечественных сортов озимой пшеницы относительно закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины. Среди 468 изученных сортообразцов пшеницы из коллекции ВНИИР им. Н.И. Вавилова выявлен 251 источник устойчивости к *Puccinia striiformis*. Оценена эффективность известных генов устойчивости (Yr) к закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины

The immunologic characteristics of 18 domestic winter wheat cultivars to Transcaucasia population of yellow rust pathogen have been studied. 251 resistance sources to *Puccinia striiformis* have been detected among 468 studied soft wheat samples from Vavilov ARRIP collection. The efficiency of known resistance genes (Yr) to Transcaucasia population of yellow rust pathogen are estimated

Ключевые слова: ЖЕЛТАЯ РЖАВЧИНА, ПШЕНИЦА, СОРТА, ИСТОЧНИКИ УСТОЙЧИВОСТИ, ЭФФЕКТИВНЫЕ ГЕНЫ YR

Keywords: YELLOW (STRIPE) RUST, WHEAT, CULTIVARS, RESISTANCE SOURCES, EFFECTIVE GENES YR

Северный Кавказ – основной производитель зерна пшеницы в России, который обеспечивает до 48 % валового сбора [1]. Одним из наиболее вредоносных заболеваний культуры является желтая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. Она существенно снижает урожай и качество семян [2]. При появлении в осенний период, успешной перезимовке и развитии во время вегетационного сезона можно ожидать 100 % потерю урожая [3]. В

последние годы на Северном Кавказе все чаще отмечается поражение посевов пшеницы желтой ржавчиной. С 2007 по 2010 гг. по результатам проведенных нами маршрутных обследований Северокавказского региона степень развития заболевания составляла от единичных проявлений до 20-30 %. Отдельные сорта на Государственных сортоучастках отмечены с высокой степенью поражения: Донская 50 (20-25 %) в 2007 г., Континент (25-30 %) – в 2008 г., Донская лира (80-90 %) - в 2008 г. и 2009 г., Зимтра и Паллада (80 %) – в 2010 г. Основными факторами, способствующими развитию болезни, является мягкая зима и влажная прохладная весна, частое выпадение осадков в период вегетации растений, проявление болезни в предыдущем году, наличие падалицы, засоренность посевов злаковыми сорняками, возделывание неустойчивых сортов и др.

Хотя точный центр происхождения желтой ржавчины не известен, патоген, как предполагают П.М. Жуковский и др., произошел из Кавказа (Грузия, Армения и Азербайджан) и впоследствии распространился в Западную Европу и Азию [4, 5], так как топография области и климатические условия создают благоприятную окружающую среду для болезни. Северный Кавказ и Закавказье являются основным источником инфекции для соседних регионов России, а также Украины [6].

Для эффективной защиты культуры от патогена необходимо знание генетического разнообразия растения-хозяина, что и являлось целью настоящей работы.

Для выполнения поставленной цели необходимо решение следующих задач:

- изучить иммунологические особенности относительно *P. striiformis* сортов озимой пшеницы, внесенных в Государственный реестр РФ и проходящих государственное испытание;

- выявить источники устойчивости к патогену среди коллекционных образцов пшеницы, ее редких видов и эгилопса;
- определить эффективные гены устойчивости против закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом исследований послужили 18 сортов озимой пшеницы селекции КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко (г. Краснодар) и ВНИИЗК им. И.Г. Калиненко (г. Зерноград, Ростовская область), внесенных в Государственный реестр РФ и проходящих государственное испытание; 468 образцов мягкой пшеницы, диких ее видов и эгилопса из коллекции ВНИИР им. Н.И. Вавилова; 16 близкоизогенных линий сорта *Avocet*.

Для изучения иммунных особенностей сортов озимой пшеницы их высевали в двух вариантах: 1 – контроль, защищенный фунгицидом Альто супер, КЭ в норме расхода 0,5 л/га, и 2 – инфекционный участок. В каждом варианте сорта располагали в 3-кратной повторности на делянках площадью 1 м².

Коллекционные сортообразцы и близкоизогенные линии высевали на инфекционных участках по три погонных метра каждый в 1-кратной повторности.

Инокуляцию растений возбудителем желтой ржавчины проводили весной в фазу кушения урединоспорами гриба *P. striiformis* с нагрузкой 10 мг спор/м² [7].

Первый учет болезни осуществляли в момент первичного проявления, последующие – с интервалом 10-12 сут до молочно-восковой спелости зерна (не менее трех учетов). Основными фитопатологическими параметрами оценки сортов на устойчивость к возбудителю желтой ржавчины были тип реакции растений (балл) по шкале Gassner и Straib [8]; степень поражения растений (%) по шкале Peterson et al. [9]; площадь под <http://ej.kubagro.ru/2012/03/pdf/35.pdf>

кривой развития болезней (ПКРБ) (усл.ед.), которую рассчитывали по формуле Wilcoxon et al. [10]. Зная значения показателя «площади под кривой развития болезни» анализируемого и контрольного по восприимчивости сорта, находили относительные значения индекса устойчивости к болезни (ИУ):

$$\text{ИУ} = \text{ПКРБ сорта} : \text{ПКРБ контроля} [11].$$

Затем сорта классифицировали по методу А.А. Макарова с соавторами [12] (таблица 1).

Таблица 1 – Классификация сортов пшеницы по уровню устойчивости к болезням (Макаров и др., 2003)

| Степень устойчивости сорта | Относительный показатель индекса устойчивости (Φ) * |
|--|--|
| Восприимчивость | >0,9 |
| Слабая расонеспецифическая устойчивость | 0,7-0,9 |
| Умеренная расонеспецифическая устойчивость | 0,4-0,7 |
| Высокая расонеспецифическая устойчивость | 0,1-0,4 |
| Расоспецифическая устойчивость | <0,1 |

* относительно восприимчивого эталона с индексом, равным 1.

Сорта озимой пшеницы и коллекционные сортообразцы изучали не менее трех лет. Устойчивыми считали сортообразцы, у которых в течение трех лет степень поражения не превышала 5 % с типами реакции i, 0, 1 балл.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам иммунологической оценки сорта озимой пшеницы были распределены по степени устойчивости к патогену (табл. 2).

Таблица 2 – Иммунологическая характеристика сортов озимой пшеницы относительно закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины (ржавчинный питомник ВНИИБЗР, 2007-2009 гг.)

| Сорта | Тип реакции, балл | ПКРБ,* усл.ед. | Снижение массы 1000 зерен, % | Показатель индекса устойчивости |
|-----------------------------------|-------------------|----------------|------------------------------|---------------------------------|
| Ростовчанка 5 | 0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Амазонка | 1 | 70,7 | 1,9 | 0,04 |
| Марафон | 2 | 288,0 | 7,7 | 0,15 |
| Зимородок | 2(3) | 367,1 | 9,2 | 0,19 |
| Дея | 2(3) | 423,9 | 10,5 | 0,22 |
| Терра** | 2(3) | 569,0 | 10,5 | 0,30 |
| Вояж | 2(3) | 573,0 | 11,4 | 0,30 |
| Краснодарская 99 | 2(3) | 616,0 | 12,3 | 0,33 |
| Девиз | 2,3 | 625,7 | 15,0 | 0,33 |
| Победа 50 | 2,3 | 657,0 | 13,0 | 0,35 |
| Дон 105 | 2,3 | 685,0 | 13,1 | 0,36 |
| Спартак | 2,3 | 686,0 | 16,3 | 0,36 |
| Ростовчанка 3 | 3 | 762,0 | 15,7 | 0,40 |
| Дон 107 | 3 | 778,0 | 15,2 | 0,41 |
| Гарант | 3 | 1036,6 | 21,7 | 0,55 |
| Континент | 3 | 1046,0 | 20,8 | 0,55 |
| Аксинит** | 3 | 1138,0 | 21,8 | 0,60 |
| Курант | 3 | 1170,0 | 26,0 | 0,62 |
| Кав – контроль по восприимчивости | 3 | 1892,0 | 35,2 | - |

* сорта ранжированы по показателю «площадь под кривой развития болезни»

** твердые сорта пшеницы

По результатам трехлетней полевой оценки установлено, что сорта Ростовчанка 5 и Амазонка проявили, соответственно, высокоустойчивую и весьма устойчивую реакцию взрослых растений. Чаще всего такие сорта

защищены генами расоспецифической устойчивости. По полученным нами данным, на стадии проростков в условиях теплицы сорт Ростовчанка 5 проявил высокий уровень рососпецифической устойчивости, а сорт Амазонка – средний уровень рососпецифической устойчивости. Сорты с расоспецифическим типом устойчивости оказывают сильное селективное давление на патоген, что в конечном итоге приводит к возникновению и накоплению новых рас и фенотипов с новыми генами вирулентности. Продолжительность «полевой жизни» таких сортов ограничена 3-5 годами.

Более половины изученных сортов, такие как Вояж, Девиз, Дея, Дон 105, Зимородок, Краснодарская 99, Марафон, Победа 50, Спартак, Терра (55,6 % из числа изученных) обладают высокой расонеспецифической устойчивостью. Показатель индекса устойчивости у них составил от 0,15 до 0,36. Шесть сортов: Аксинит, Гарант, Дон 107, Континент, Курант, Ростовчанка 3 (33,3 %) обладают умеренной расонеспецифической устойчивостью. Показатель индекса устойчивости составил от 0,40 до 0,62.

Известно, что сорта с расонеспецифической устойчивостью сокращают период накопления вирулентности в популяции возбудителя, снижают селективное давление на патоген и уменьшают риск эпифитотий [13]. Расонеспецифический тип устойчивости способен защищать растения-хозяина в таких районах, как Северный Кавказ, где интенсивно протекают формообразовательные процессы гриба, а популяция отличается высокой гетерогенностью и обладает значительным запасом изменчивости [12]. Поэтому сорта, характеризующиеся высокой неспецифической устойчивостью к *P. striiformis*, рекомендуются для селекции в качестве источника данного типа устойчивости, а также для сельскохозяйственного производства.

Успех селекции на устойчивость к болезням определяется многими факторами, среди которых решающее значение имеют генетические ресурсы (исходный материал). С целью поиска источников устойчивости к

возбудителю закавказской популяции *P. striiformis* было оценено 468 образцов мягкой пшеницы, диких ее видов и эгилопса из коллекции ВНИИР им. Н.И. Вавилова (табл. 3). В результате трехлетнего изучения на искусственном инфекционном фоне отобран 251 образец, устойчивый к патогену.

Большое значение имеют источники устойчивости, обеспечивающие эффективную и длительную защиту культуры от патогенов. Н.И. Вавилов указывал, что наиболее надежными источниками в этом случае являются дикие сородичи культурных растений [14]. Дикорастущие виды пшеницы часто обладают устойчивостью к ржавчинам и другим болезням и служат своего рода «банком» генетического разнообразия.

Таблица 3 – Количество коллекционных образцов, отобранных в качестве источников устойчивости к *P. striiformis* (искусственный фон, 2008-2010 гг.)

| Испытуемые образцы | Количество испытанных образцов, шт. | Отобрано устойчивых | |
|---|-------------------------------------|---------------------|------|
| | | шт. | % |
| <i>Triticum aestivum</i> L. (2n=42) (озимые) | 197 | 98 | 39,0 |
| <i>T. aestivum</i> L. (2n=42) (яровые) | 50 | 12 | 4,8 |
| <i>T. spelta</i> L. (2n=42) | 70 | 57 | 22,7 |
| <i>T. araraticum</i> Jakubz. (2n=28) | 27 | 16 | 6,4 |
| <i>T. dicoccum</i> Schubl. (2n=28) | 34 | 1 | 0,4 |
| <i>T. timopheevii</i> Zhuk. (2n=28) | 26 | 26 | 10,3 |
| <i>T. urartu</i> Thum. ex Gang. (2n=14) | 33 | 21 | 8,4 |
| <i>Aegilops tauschii</i> Coss. | 31 | 20 | 8,0 |
| Всего: | 468 | 251 | 100 |

Среди исследуемых нами видов пшеницы высокую устойчивость к закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины проявили коллекционные образцы, относящиеся к гексаплоидным видам (2n=42): озимых форм *T. aestivum* – 39,0 % от числа устойчивых и *T. spelta* – 22,7 %. Меньшее количество устойчивых выявлено среди яровых форм *T. aestivum*

($2n=42$) – 4,8 %. Также высокий процент устойчивых отмечен среди видов тетраплоидных пшениц ($2n=28$) *T.timopheevii* – 10,4, *T.araraticum* – 6,4 и диплоидных пшениц ($2n=14$) *T.urartu* – 8,4. Наименьшее количество устойчивых сортообразцов отмечено среди *T. dicoccum* ($2n=28$) – 0,4 %.

Особое внимание следует уделить эгилопсам, так как многие их гены устойчивости к желтой ржавчине (Yr8, Yr17, Yr37, Yr38, Yr40, Yr42) были вовлечены в сорта мягкой пшеницы [15, 16, 17]. Из полученных данных видно, что две трети из исследуемых образцов *Ae. tauschii* проявили устойчивую реакцию к возбудителю желтой ржавчины. Подробный перечень изученных коллекционных образцов представлен в «Каталоге источников устойчивости мировой коллекции ВИР...» [18].

Изучаемые сортообразцы имели различное географическое происхождение. Особого внимания заслуживают образцы озимых и яровых мягких пшениц стран Западной Европы (Англия, Германия, Франция), так как 79 % из них устойчивы к закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины. Из изученных образцов мягкой пшеницы селекции Австралии и Новой Зеландии устойчивы 52 %. Столь высокий процент устойчивых сортообразцов не случаен, так как в странах Западной Европы, Австралии и Новой Зеландии наиболее развита селекция на устойчивость к желтой ржавчине. Треть (31,3 %) из изучаемых сортообразцов мягкой пшеницы селекции стран СНГ (России, Украины, Белоруссии, Армении) были также устойчивыми к патогену. Наименьший процент устойчивых сортообразцов из Америки и Азии – 15,0 % и 9,1 %, соответственно. Среди диких видов высокую устойчивость к закавказской популяции *P. striiformis* показали коллекционные образцы из Армении, Азербайджана, Грузии и Сирии – стран Закавказского генцентра происхождения пшениц.

Выявленные источники устойчивости предложены для использования в селекции.

Прежде, чем создать устойчивый сорт, необходимо знать экспрессию известных генов устойчивости. С целью оценки эффективности известных генов устойчивости к закавказской популяции возбудителя в течение четырех лет изучали реакцию на заражение патогеном близкородственных линий сорта *Avocet* в фазу колошения растений (табл. 4).

Таблица 4 – Эффективность известных генов устойчивости (Yr) к закавказской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы (инфекционный фон, 2007-2010 гг.)

| Ген Yr | Линия | Тип реакции, балл | | | | Степень поражения, % | | | |
|--------|------------------|-------------------|---------|---------|---------|----------------------|---------|---------|---------|
| | | 2007 г. | 2008 г. | 2009 г. | 2010 г. | 2007 г. | 2008 г. | 2009 г. | 2010 г. |
| 1 | Yr1/6* Avocet S | 3 | 3,4 | 3,4 | 3 | 40,0 | 90,0 | 70,0 | 45,0 |
| 5 | Yr5/6* Avocet S | i | i | i | i | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| 6 | Yr6/6* Avocet S | 4 | 3,4 | 3 | -* | 70,0 | 80,0 | 60,0 | - |
| 7 | Yr7/6* Avocet S | 4 | 3,4 | 3 | 3 | 70,0 | 70,0 | 50,0 | 20,0 |
| 8 | Yr8/6* Avocet S | 1 | 1 | 2 | 2 | 5,0 | 5,0 | 13,1 | 1,0 |
| 9 | Yr9/6* Avocet S | 3,4 | 3 | 3 | 3 | 40,0 | 40,0 | 23,1 | 70,0 |
| 10 | Yr10/6* Avocet S | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 3,0 |
| 15 | Yr15/6* Avocet S | 1(2) | 1(2) | 1(2) | 1(2) | 5,0 | 5,0 | 5,0 | 5,0 |
| 17 | Yr17/6* Avocet S | 1(2) | 1(2) | 1(2) | 1(2) | 5,0 | 5,0 | 2,8 | 5,0 |
| 18 | Jupateco 73 R | 2 | 2 | 2 | 2 | 10,0 | 30,0 | 20,0 | 8,0 |
| 24 | Yr24/6* Avocet S | 1 | 1(2) | i | - | 3,0 | 5,0 | 0,0 | - |
| 26 | Yr26/6* Avocet S | 2(3) | 2 | 2 | - | 10,0 | 10,0 | 9,5 | - |
| 27 | Yr27/6* Avocet S | 1 | 1 | i | i | 5,0 | 5,0 | 0,0 | 0,0 |
| 32 | Yr32/6* Avocet S | 1 | 2 | i | 1(2) | 2,4 | 5,0 | 0,0 | 1,0 |
| SP | YrSP/6* Avocet S | i | i | i | i | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| A | Avocet R | 4 | 3,4 | 3 | 3,4 | 80,0 | 80,0 | 60,0 | 80,0 |

* - вымерзли

Согласно проведенной многолетней оценке, гены ранжированы следующим образом:

- высокоэффективные (типы реакции 0 баллов): Yr5, YrSp;

- эффективные (тип 1, 1(2) балла, степень поражения 1-5 %):

Yr10, Yr15, Yr17, Yr24, Yr27, Yr32;

- слабоэффективные (типы 2, 2(3) балла, степень поражения 6-20 %):
Yr8, Yr18, Yr26;

- неэффективные (3 и 4 балла, пораженность свыше 30 %) гены: Yr1,
Yr6, Yr7, Yr9, YrA.

Высокоэффективные и эффективные гены устойчивости к *P. striiformis* рекомендованы для использования в работе по созданию ржавчиноустойчивых сортов озимой пшеницы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Северный Кавказ является зоной широкого распространения и высокой вредоносности возбудителя желтой ржавчины пшеницы, а также источником инфекции для соседних регионов.

Наиболее эффективным, экологически и экономически оправданным способом защиты пшеницы от *P. striiformis* является использование устойчивых сортов. Выявлены сорта, обладающие высоким уровнем неспецифической устойчивости (Вояж, Девиз, Дея, Дон 105, Зимородок, Краснодарская 99, Марафон, Победа 50, Спартак, Терра), способные сократить период накопления вирулентности в популяции возбудителя, снизить селективное давление на патоген и уменьшить риск возникновения эпифитотий. Устойчивостью взрослых растений обладают сорта Амазонка и Ростовчанка 5.

Для усиления селекции на устойчивость к возбудителю желтой ржавчины пшеницы предлагаем использовать выявленные источники устойчивости среди мягкой пшеницы, ее редких видов и эгилопса, подробно представленные в «Каталоге источников устойчивости ..., 2011 г.».

В селекции ржавчиноустойчивых сортов рекомендуем использовать высокоэффективные и эффективные гены устойчивости, Yr: 5, 10, 15, 17,

24, 27, 32, SP с соблюдением их ротации во времени и в пространстве, подкрепленными генами неспецифической устойчивости.

Список литературы:

1. Санин С.С., Назарова Л.Н. Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991-2008 гг.) / Аналитический обзор // Защита и карантин растений. № 2. 2010. 20 с.
2. Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat // Can. J. Plant Pathol. 2005. 27. P. 314-337.
3. Кайдаш А.С., Бессмельцев В.И., Добрянская М.В. Возможные потери урожая зерна озимой пшеницы от желтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West.) // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10. Вып. 6. С. 509-510.
4. Zhukovsky P. M. Main gene centers of cultivated plants and their wild relatives within the territory of the U.S.S.R. // Euphytica. 1965. 14. P. 177-188.
5. Stubbs R.W., Roelfs A.P., Bushnell W.R. Stripe Rust. // The Cereal Rusts. Orlando: Academic Press. 1985. Vol. 2. P. 61-101.
6. Маслий Е.В. Желтая ржавчина пшеницы на юге Украины. / Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы иммунитета и защиты сельскохозяйственных культур от болезней и вредителей». Одесса, 2007. С. 18.
7. Анпилогова Л.К., Волкова Г.В. Методы создания искусственных инфекционных фондов и оценки сортообразцов пшеницы на устойчивость к вредоносным болезням (фузариоза колоса, ржавчинам, мучнистой росе): Краснодар, РАСХН, ВНИИБЗР. 2000. 28 с.
8. Gassner G. and Straib W. Die Bestimmung der Biologischen Rassen des Weizengelbrostes [*Puccinia glumarum tritici* (Schmidt). Erikss. u. Henn.] // Arb. Biol. Reichsanst. Land-Forstwirtsch. 1932. 20. P. 141-163.
9. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ / Л. Бабаянц, А. Мештерхази, Ф. Вехтер и др. Прага, 1988. 321 с.
10. Wilcoxson R.D., Atif A.H., Skovmand B. Slow rusting of wheat varieties in the field correlated with stem rust severity on detached leaves in the greenhouse // Plant disease reporter, Beltsville. 1974. V. 58. № 12. P. 1085-1087.
11. Оценка устойчивости образцов яровой мягкой пшеницы к возбудителям наиболее опасных болезней / Е.Д. Коваленко, М.И. Киселева, А.А. Щербик и др. // 50 лет на страже продовольственной безопасности страны. Юбилейный сборник трудов. РАСХН, ВНИИФ. Большие Вяземы, 2008. С. 281-288.
12. Методы полевой и лабораторной оценки неспецифической устойчивости растения к болезням. Типы устойчивости растений к болезням / А.А. Макаров, Е.Д. Коваленко, Д.А. Соломатин и др. // Материалы научного семинара / РАСХН, ВИЗР. Инновационный центр защиты растений. 2003. С. 17-24.
13. Горленко М.В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М.: «Высшая школа», 1973. С. 82.
14. Вавилов Н.М. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. Избр. Произведения. М: Наука, 1967. Т. 2. С. 231-260.

15. Riley R., Chapman V., and Johnson R. The incorporation of alien disease resistance in wheat by genetic interference with the regulation of meiotic chromosome synapsis / *Genet. Res.* 1968. 12. P. 713-715.
16. Bariana H.S. and McIntosh R.A. Cytogenetic studies in wheat. XIV. Location of rust resistance genes in VPM1 and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A / *Genome.* 1993. 36. P. 476-482.
17. McIntosh R.A., Devos K.M., Dubcovsky W.J., Rogers W.J., Morris C.F., Appels R. and Anderson O.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2006 supplement [online]. Available from <http://grain.jouy.inra.fr/ggpages/wgc/2006upd.html> [accessed 31 December 2006].
18. Каталог источников устойчивости мировой коллекции ВИР к возбудителям бурой, желтой, стеблевой видов ржавчины, пиренофороза и септориоза для технологии разработки сортимента сортов и гибридов пшеницы с групповой устойчивостью к вредным организмам, а также сортов озимой пшеницы, обладающих пониженным (на 30-50%) уровнем накопления тяжелых металлов, для использования на загрязненных территориях / Г.В. Волкова, Л.К. Анпилогова, О.Ю. Кремнева и др. Санкт-Петербург. 2011.- в печати.