

УДК 633. 162. 631. 527

UDC 633. 162. 631. 527

06.00.00 Сельскохозяйственные науки

Agricultural sciences

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МЕТОДОВ СЕЛЕКЦИИ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К СЕТЧАТОЙ ПЯТНИСТОСТИ ЯЧМЕНЯ (ОБЗОР)**THE USE OF MOLECULAR BREEDING METHODS RESISTANCE TO NET BLOTCH OF BARLEY (REVIEW)**

Донцова Александра Александровна
кандидат сельскохозяйственных наук
SPIN-код=4409-6721
ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт зерновых культур им. И.Г. Калиненко, Зерноград, Россия 347740, Научный городок,3, Зерноград, Ростовская обл.
doncova601@mail.ru

Dontsova Aleksandra Aleksandrovna
Candidate of Agricultural Sciences
RSCI SPIN-code=4409-6721
FSBSI All-Russian Scientific-research institute of Grain Crops after I.G. Kalinenko, Zernograd, Russia 347740, Nauchniy gorodok, 3, Zernograd, Rostov region
doncova601@mail.ru

В последние годы в связи с усилением аридности климата произошло увеличение частоты эпифитотий листовых болезней ячменя. Поэтому в настоящее время значительно возросла необходимость создания устойчивых сортов. Внедрение методов маркерной селекции позволит существенно ускорить селекционный процесс на устойчивость к патогенам. Сотрудниками Всероссийского института защиты растений рекомендовано три гена Rpt 1b, Rpt 5, Rpt 6, контролирующих устойчивость к возбудителю сетчатого гельминтоспориоза, для использования в селекционных программах в условиях Северного Кавказа. Ген Rpt 5 является одним из самых высокоэффективных, поскольку детерминирует устойчивость к восьми изолятам гриба *Pyrenophora teres* различного происхождения. В 2011 году австралийскими учеными были выявлены микросателлитные маркеры Bmag0173 и HVM74, тесно сцепленные с геном Rpt5, которые весьма эффективно используются в целях маркер-вспомогательной селекции устойчивых сортов в Австралии и Канаде. В связи с актуальностью создания новых генотипов, несущих гены устойчивости к сетчатой пятнистости, эффективных в Южном федеральном регионе, сотрудниками Всероссийского научно-исследовательского института зерновых культур им. И.Г. Калиненко и Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова была разработана практическая стратегия использования молекулярных методов для создания сортов ячменя, устойчивых к данному патогену, которая в настоящее время успешно осуществляется

In recent years, due to the increasing aridity there was an increase in the frequency of epiphytotic leaf disease of barley. Therefore, we can see now how greatly increased the need for the creation of resistant grades. Introduction of the selection marker will significantly speed up the breeding process for resistance to pathogens. Employees of the All-Russian Institute of Plant Protection recommended three genes - Rpt 1b, Rpt 5, Rpt 6 to control the resistance to the pathogen *Pyrenophora teres* for use in breeding programs in the North Caucasus. Rpt 5 gene is one of the most efficient one, because it determines the resistance to the eight isolates of the fungus *Pyrenophora teres* of different origin. In 2011, Australian scientists have discovered microsatellite markers called Bmag0173 and HVM74, closely linked to the gene Rpt5, which are used very effectively in order to marker-assisted selection of resistant grades in Australia and Canada. Due to the urgency of creating new genotypes carrying resistance genes to net blotch, that would be effective in the Southern Federal Region, the staff of All-Russian Scientific-research institute of Grain Crops after I.G. Kalinenko and the All-Russian Research Institute of Plant after N.I. Vavilov has developed a practical strategy for the use of molecular techniques to create barley grades resistant to this pathogen, which is being successfully implemented

Ключевые слова: ЯЧМЕНЬ, СЕТЧАТАЯ ПЯТНИСТОСТЬ, МАРКЕРЫ, СТРАТЕГИЯ

Keywords: BARLEY NET BLOTCH, MARKERS, STRATEGY

Мировое производство продукции растениеводства, в том числе и в России ориентировано на ресурсосберегающие и экологически безопасные технологии. Базовой составляющей таких технологий является возделывание устойчивых к болезням сортов сельскохозяйственных культур. Ячмень — одна из самых уязвимых для болезней культур: известно более 40 возбудителей болезней и несколько типов неинфекционных заболеваний (Афанасенко О.С., 2013). Австралийскими исследователями был проведен анализ средних ежегодных потерь урожая ячменя от болезней за период 1998 – 2008, которые составили 252×10^6 \$ или 19,6% урожая культуры (Murray G.M., 2009).

По мнению Н.М. Лашиной (2015), одним из лимитирующих факторов получения высоких урожаев качественного зерна фуражного ячменя в основных зонах его возделывания являются болезни, вызываемые гемиботрофными патогенами. В Южном федеральном округе наиболее опасной и вредоносной болезнью является сетчатая пятнистость (возбудитель — аскомицет *Pyrenophora teres* Drechs. (анаморф: *Drechslera teres* Sacc. (Shoem.) = *Helminthosporium teres*) (рис. 1).

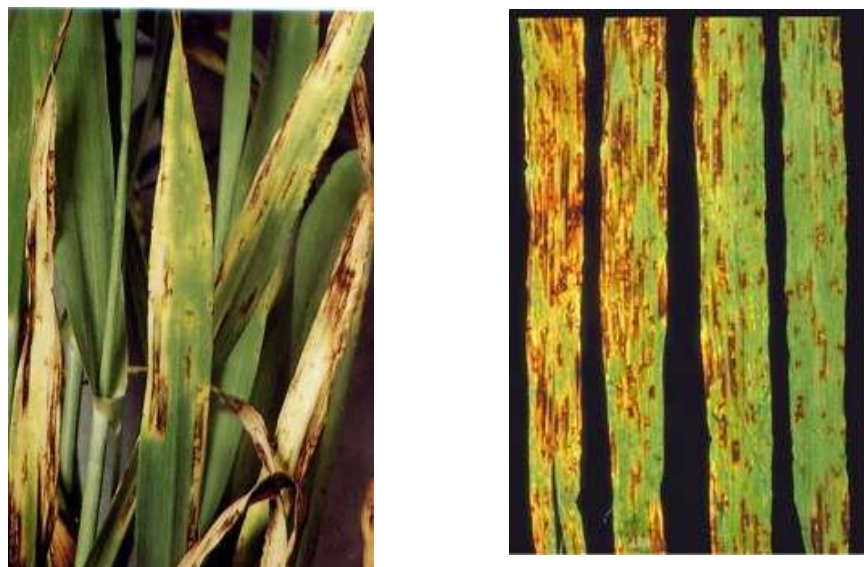


Рис. 1. Сетчатая пятнистость ячменя

Согласно данным О.С. Афанасенко (1996), с начала 90-х годов прошлого столетия усиливается народно-хозяйственное значение сапрофитных патогенов растений, и в том числе, возбудителя сетчатой пятнистости листьев. Вредоносность болезней состоит не только в прямых потерях урожая из-за сниженного фотосинтеза растений, но и в снижении качества зерна, делающим его непригодным для получения солода в пивоваренной промышленности.

Кроме того, гемибиотрофные патогены являются токсинообразующими грибами, что усиливает их вредоносность как при патогенезе, так и при использовании ячменя в пищевой, пивоваренной промышленности и в кормопроизводстве (Лашина Н.М., 2015).

Название «сетчатая пятнистость» обусловлена симптомом сетки, образующейся на листьях ячменя: на листьях взрослых растений образуются узкие, темно-коричневые некрозы в виде полосок, состоящих из продольных и поперечных коричневых штрихов, образующих рисунок сетки. Кроме листьев гриб поражает листовую обертку, стебель и колос растений. Сильное поражение приводит к полной некротизации листьев и их усыханию, что является причиной снижения массы зерна. Вредоносность болезни проявляется также в уменьшении числа колосьев на растении и числа зерен в колосе. На Северном Кавказе эпифитотии возникают 4-5 раз в течение 10 лет; потери урожая при эпифитотии могут достигать 36,8-45 % (Агроэкологический атлас России).

В связи с изменением климатических условий в Южном федеральном округе в сторону потепления увеличилась частота эпифитотий листостебельных болезней. В результате значительно возросла значимость устойчивого сорта в интегрированной борьбе с возбудителями болезней ячменя. Селекция на устойчивость к патогенам является наиболее экономичным и экологически чистым методом борьбы с болезнями (Кузнецова Т.Е. и др., 2006).

По мнению А.В. Анисимовой (2006), создание коллекций источников устойчивости ячменя к листовым пятнистостям является базовой работой при целенаправленной селекции устойчивых сортов. Для успешной селекции ячменя на устойчивость к сетчатому гельминтоспориозу необходимы генетически охарактеризованные доноры устойчивости. Несмотря на то, что изучение генетического контроля ячменя к сетчатой пятнистости за рубежом и в нашей стране проводится уже на протяжении нескольких десятилетий, в существующей генетической коллекции доноров устойчивости лишь небольшое число генов устойчивости продолжает оставаться высокоэффективными.

Все основные стратегии создания генетически защищенных сортов сельскохозяйственных культур базируются на наличии генетического разнообразия устойчивости, так как возделывание сортов с высокоэффективными генами устойчивости на больших территориях, неизбежно приводит к потере устойчивости вследствие микроэволюционных процессов в популяциях паразитов. В связи с этим потребность практической селекции в новых генах устойчивости является постоянной (Афанасенко О.С., 2013).

С появлением новых технологий молекулярного картирования и секвенирования значительно расширились возможности селекции растений на устойчивость к болезням, так как появился новый мощный инструмент контроля передаваемого признака устойчивости – молекулярные маркеры. Маркер-вспомогательная селекция (marker assisted selection – MAS) растений на устойчивость к болезням в настоящее время широко используется в Европе, США, Канаде, Австралии (Афанасенко О.С. и др., 2014). С разработкой молекулярных маркеров в селекции растений на устойчивость к болезням появился уникальный шанс не только ускорить процесс селекции и снизить затраты на многолетние испытания, но и направить усилия на создание сортов с длительной и

групповой устойчивостью, за счет объединения в одном генотипе определенных комбинаций генов, детерминирующих устойчивость к одной болезни или к разным патогенам. По мнению О.С. Афанасенко (2013) традиционной селекцией эту проблему решить практически невозможно, так как создание конвергентных сортов традиционными методами требует неоднократного проведения анализирующих скрещиваний для определения числа генов, переданных после каждого скрещивания. Этот процесс может растянуться на десятилетия, поэтому данный метод не нашел применения в селекции.

Основной принцип MAS заключается в идентификации тесного сцепления между маркером и геном, контролирующим признак, и использовании ассоциаций «маркер-признак» в практических целях для создания новых сортов и селекционных линий. После того как ассоциации «маркер-признак» установлены, создание новых генотипов может идти с привлечением традиционных методов селекции (скрещивание, беккросирование, самоопыление и отбор). В сочетании с методами классической селекции MAS существенно сокращает время, необходимое для создания новых генотипов. Так при использовании стратегии MAS для интрогрессии признака устойчивости к ржавчине в элитный сорт мягкой пшеницы *Stylet* на создание устойчивого сорта понадобилось 5 лет, что оказалось на 7 лет меньше, чем при получении сорта с помощью традиционных методов селекции (Леонова И.Н., 2013).

Гены и QTL, детерминирующие устойчивость к возбудителю сетчатой пятнистости ячменя *Pyronophora teres f. teres* были локализованы почти на всех хромосомах ячменя: 1Н, 2Н, 2НС, 2НL, 3НL, 4Н, 5Н, 6НL, 7Н (Афанасенко О.С., 2013).

В работах различных исследователей на хромосоме 6Н был локализован ген, детерминирующий устойчивость к *P. teres f. teres* у сортов *Steptoe* (Steffenson B.J. et al, 1996), TR 306 (Spaner D.S.L. et al, 1998),

Kaputar (Cakir M. et al, 2003), Chevron (Ma Z.Q. et al, 2004), ND11231*12 (Emeberi L.C. et al, 2005) и Pompadour (Gupta S. et al, 2010). По мнению многих авторов в этом районе хромосомы 6Н имеется кластер из нескольких генов устойчивости к *P. teres* f. *Teres* (Qamar A. et al, 2008, Gupta S. et al, 2010, Manninen O. et al, 2006).

По данным Mode C.Y. et al (1958) устойчивость сортов Ming, Harbin и Manchuria (CI 2335) контролируется одним общим геном Pt2.

Установлено также, что сортообразцы Canadian Lake Shore и CI 4922 несут 2 дубликатных гена устойчивости (Pt2 и Pt3) (Лашина Н.М., 2015).

О.С. Афанасенко с соавт. (2000) была обоснована стратегия территориального размещения генов устойчивости ячменя, основанная на данных о пространственном распределении популяций возбудителя сетчатой пятнистости и эффективности генов устойчивости к различным популяциям паразита. Сотрудниками ВИЗР предложено использование как мозаики генов устойчивости, так и одного эффективного гена на большой территории. Для условий Северного Кавказа рекомендовано использование в селекционных программах на устойчивость к сетчатой пятнистости три эффективных гена: Rpt 1b, Rpt 5, Rpt 6.

Высокоэффективный ген Rpt 5, детерминирующий устойчивость к возбудителю сетчатой пятнистости у эфиопского образца ячменя CI 9819, был картирован сотрудниками ВИЗР совместно с коллегами из Финляндии (Manninen O. et al, 2006). Анализ дигаплоидов с использованием 6 типов ДНК-маркеров позволил выявить этот доминантный ген, эффективный против восьми изолятов гриба различного происхождения (из США, Великобритании, Финляндии и Канады), в хромосоме 6Н (Афанасенко О.С., электронный ресурс).

Гриб *Ryzenophora teres* существует в двух формах: *P. teres* f. *teres*, вызывающей симптомы типично сетчатых пятен (net type), и *P. teres* f. *maculate*, вызывающей симптом округлой пятнистости (spot type). В

Южном федеральном округе наиболее вредоносен net type *Pyrenophora teres*.

В 2011 году группа австралийских ученых определила 10 сцепленных маркеров (*Bmag0807*, *Bmag0173*, *HVM74*, *Bmag0870*, *HVM65*, *Bmag0496*, *Bmag 0344a*, *EBmac0853*, *EBmac0806* и *EBmac0874*), которые можно использовать при селекции на устойчивость к нет-типу сетчатой пятнистости. У маркеров *Bmag0173* и *HVM74* выявлена достоверная связь с устойчивостью к нет-типу сетчатой пятнистости (Gupta S. et al., 2011) (рис. 2).

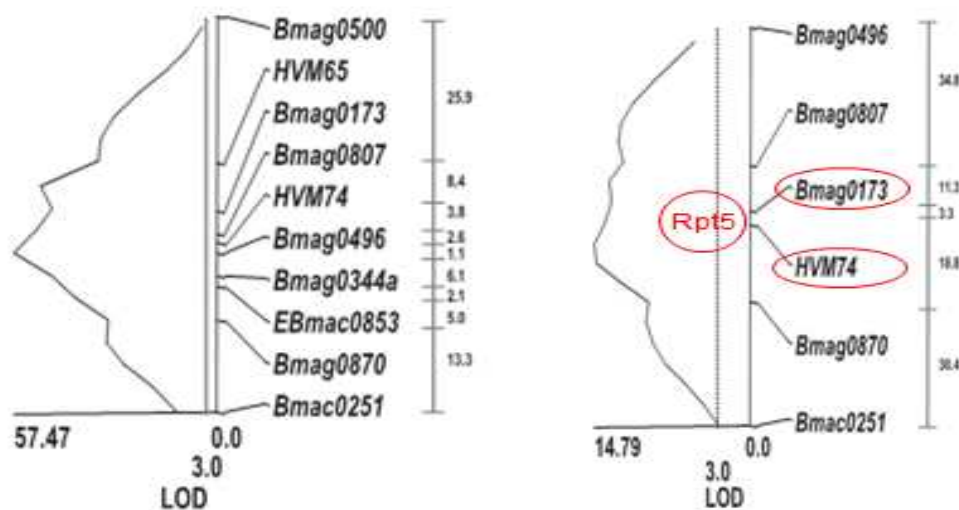


Рис. 2. Расположение гена устойчивости к net-типу *Pyrenophora teres* и фланкирующих маркеров на 6 хромосоме ячменя по Gupta et al., 2011

Микросателлитные маркеры *Bmag0173* и *HVM74*, тесно сцепленные с геном *Rpt5*, весьма эффективно используются в целях маркер-вспомогательной селекции устойчивых сортов в Австралии и Канаде.

В связи с актуальностью создания новых генотипов, несущих гены устойчивости к сетчатой пятнистости, эффективные в Южном федеральном регионе в отделе селекции ячменя ФГБНУ ВНИИЗК им. И.Г. Калиненко совместно с сотрудниками ФГБНУ ВНИИР им. Н.И. Вавилова

была разработана практическая стратегия использования молекулярных методов для создания сортов ячменя, устойчивых к сетчатой пятнистости:

1) выявление генетического контроля устойчивости ячменя к сетчатой пятнистости в условиях Южного федерального округа;

2) испытание возможностей использования молекулярных маркеров, сцепленных с эффективными генами устойчивости, для маркер-вспомогательной селекции;

3) создание коллекции доноров для последующего использования при создании устойчивых сортов для Южного федерального округа.

Для реализации данной стратегии были поставлены следующие задачи:

- установить, является ли ген *Rpt5* эффективным в плане устойчивости ячменя к сетчатой пятнистости в условиях Южного Федерального округа;

- установить, является ли система микросателлитных маркеров, рекомендованная в качестве инструмента маркер-вспомогательного отбора устойчивых форм в Канаде и Австралии, также эффективной и в условиях Южного федерального округа РФ;

- выявить источники других возможных эффективных генетических локусов, обеспечивающих устойчивость ячменя к местным популяциям возбудителя *Puccinia hordei*.

В результате проведенной работы будет установлена взаимосвязь анализируемых маркеров с изменчивостью по устойчивости к сетчатой пятнистости. В случае получения статистически достоверных данных будут выявлены те аллели, которые маркируют устойчивые сорта.

Работа поддержана РФФИ в рамках научного проекта № 15-34-51164 мол_нр.

Литература

1. Агроэкологический Атлас России и сопредельных государств: сельскохозяйственные растения, их вредители, болезни и сорняки // Болезни сельскохозяйственных культур. – URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Hordei/Hordei_Pyrenophora_teres/index.html (дата обращения: 13.11.2015).
2. Анисимова, А.В. Характеристика генетического разнообразия ячменя по устойчивости к возбудителям пятнистостей листьев и создание исходного материала для селекции [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Санкт-Петербург-Пушкин, 2006. – 19 с.
3. Афанасенко, О.С. Изменчивость популяций возбудителей гельминтоспориозных пятнистостей ячменя и генетический контроль устойчивости к *Pyrenophora teres* Drechs. [Текст]: автореф. дис. ... доктора биол. наук. – Санкт-Петербург: Всероссийский НИИ защиты растений, 1996. – 41 с.
4. Афанасенко, О.С. Иммунологические основы селекции зерновых культур и картофеля на устойчивость к болезням [Текст] / О.С. Афанасенко, М.М. Левитин, Л.А. Михайлова, В.А. Колобаев, Т.Ю. Гагкаева // Вестник защиты растений. – 2000. – № 1. – С. 3-10.
5. Афанасенко, О.С. Современное состояние исследований генетики устойчивости ячменя к болезням [Текст] / О.С. Афанасенко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2013. – Т. 171. – С. 3-8.
6. Афанасенко, О.С. Картирование локусов, контролирующей устойчивость ячменя к различным изолятам *Pyrenophora teres* f. *teres* и *Cochliobolus sativus* [Текст] / О.С. Афанасенко, А.В. Козьяков, П. Хедлэй, Н.М. Лашина, А.В. Анисимова, О. Маннинен, М. Ялли, Е.К. Потокина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. – № 4/1. – С. 751-764.
7. Афанасенко, О.С. Проблемы создания сортов сельскохозяйственных культур с длительной устойчивостью к болезням. – URL: <http://www.z-i-k-r.ru/interest/interestafanasenko.html> (дата обращения — 13.11.2015).
8. Кузнецова, Т.Е. Селекция ячменя на устойчивость к болезням в условиях Северного Кавказа [Текст]: автореферат дис. ... доктора с.-х. наук. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский институт риса. – 2006. – 52 с.
9. Лашина, Н.М. Создание дигаплоидов ячменя как исходного материала для селекции сортов с групповой устойчивостью к болезням [Текст]: автореферат дис. ... канд. биол. наук. – Санкт-Петербург: Всероссийский НИИ защиты растений. – 2015.
10. Леонова, И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, итрогрессии и пирамидирования генов [Текст] // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 2. – С. 314-325.
11. Abu Qamar, M. A region of barley chromosome 6H harbors multiple major genes associated with net type net blotch resistance [Текст] / M. Abu Qamar, Z.H. Liu, J.D. Faris et. al. // Theor. Appl. Genet. – 2008. – V. 117. – No. 8. – P. 1261–1270.
12. Cakir, M. Mapping and validation of the genes for resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley (*Hordeum vulgare* L.) [Текст] / M. Cakir, S. Gupta, G.J. Platz et. al. // Aust. J. Agric. Res. – 2003. – V. 54. – P. 1369-1377.
13. Emebiri, L.C. Disease resistance genes in a doubledhaploid population of two-rowed barley segregating formalting quality attributes [Текст] / L.C. Emebiri, G. Platz, D.B. Moody // Aust. J. Agric. Res. – 2005. – V. 56 (1). – P. 49–56.
14. Gupta, S. Quantitative trait loci and epistatic interactions in barley conferring resistance to net type net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) isolates [Текст] / S. Gupta, C.D. Li, R. Loughman et. al. // Plant Breed. – 2010. – V. 4. – P. 268–362.

15. Gupta, S. Identifying genetic complexity of 6H locus in barley conferring resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* [Текст, рисунок] / S. Gupta, Li C., Loughman R., Cakir M., Westcott S., Lance R. // *Plant Breeding*. – 2011. – P. 423–429.
16. Ma, Z.Q. QTL mapping of net blotch resistance genes in a doubled-haploid population of six-rowed barley [Текст] / Z. Ma, Q. N.L.V. Lapitan, B. Steffenson // *Euphytica*. – 2004. – V. 137. – P. 291–296.
17. Manninen O. Mapping of major spot type and net type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819 [Текст] / O. Manninen, M. Jalli, R. Kalendar, O. Afanasenko, J. Robinson // *Genome*. – 2006. – V. 49. – P. 1564–1571.
18. Mode, C. Y. Two additional factors for host resistance to net blotch in barley [Текст] / C. Y. Mode, C.W. Schaller // *Agron. J.* – 1958. – V. 50. – P. 15-18.
19. Murray, G. M. Estimating disease losses to the Australian barley industry [Текст] / G. M. Murray, J. P. Brennan // *Australasian Plant Pathology*. – 2009. – V. 39(1). – P. 85–96.
20. Spaner, D.S.L. Mapping of disease resistance loci in barley on the basis of visual assessment of naturally occurring symptoms [Текст] / D.S.L. Spaner, T.M. Falak, I. Choo et al. // *Crop Sci.* – 1998. – V. 38. – P. 843–850.
21. Steffenson, B.J. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley [Текст] / B.J. Steffenson, P.M. Hayes, A. Kleinohfs // *Theor. Appl. Genet.* – 1996. – V. 92. – P. 552–558.

References

1. Agroekologicheskij Atlas Rossii i sopedel'nyh gosudarstv: sel'skohozejstvennyye rastenija, ih vrediteli, bolezni i sornjaki // *Bolezni sel'skohozejstvennyh kul'tur*. – URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/diseases/Hordei/Hordei_Pyrenophora_teres/index.html (data obrashhenija: 13.11.2015).
2. Anisimova, A.V. Harakteristika geneticheskogo raznoobrazija jachmenja po ustojchivosti k vozbuditeljam pjatnistostej list'ev i sozdanie ishodnogo materiala dlja selekcii [Tekst]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Sankt-Peterburg-Pushkin, 2006. – 19 s.
3. Afanasenko, O.S. Izmenchivost' populacij vozbuditelej gel'mintosporioznyh pjatnistostej jachmenja i geneticheskij kontrol' ustojchivosti k *Pyrenophora teres* Drechs. [Tekst]: avtoref. dis. ... doktora biol. nauk. – Sankt-Peterburg: Vserossijskij NII zashhity rastenij, 1996. – 41 s.
4. Afanasenko, O.S. Immunologicheskie osnovy selekcii zernovyh kul'tur i kartofelja na ustojchivost' k boleznyam [Tekst] / O.S. Afanasenko, M.M. Levitin, L.A. Mihajlova, V.A. Kolobaev, T.Ju. Gagkaeva // *Vestnik zashhity rastenij*. – 2000. – № 1. – S. 3-10.
5. Afanasenko, O.S. Sovremennoe sostojanie issledovanij genetiki ustojchivosti jachmenja k boleznyam [Tekst] / O.S. Afanasenko // *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*. – 2013. – T. 171. – S. 3-8.
6. Afanasenko, O.S. Kartirovanie lokusov, kontrolirujushhih ustojchivost' jachmenja k razlichnym izoljatam *Pyrenophora teres* f. *teres* i *Cochliobolus sativus* [Tekst] / O.S. Afanasenko, A.V. Koz'jakov, P. Hedljej, N.M. Lashina, A.V. Anisimova, O. Manninen, M. Jalli, E.K. Potokina // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. – 2014. – T. 18. – № 4/1. – S. 751-764.
7. Afanasenko, O.S. Problemy sozdaniya sortov sel'skohozejstvennyh kul'tur s dlitel'noj ustojchivost'ju k boleznyam. – URL: <http://www.z-i-k-r.ru/interest/interestafanasenko.html> (data obrashhenija — 13.11.2015).

8. Kuznecova, T.E. Selekcija jachmenja na ustojchivost' k boleznjam v uslovijah Severnogo Kavkaza [Tekst]: avtoreferat dis. ... doktora s.-h. nauk. Krasnodar: Vserossijskij nauchno-issledovatel'skij institut risa. – 2006. – 52 s.

9. Lashina, N.M. Sozdanie digaploidov jachmenja kak ishodnogo materiala dlja selekcii sortov s gruppovoj ustojchivost'ju k boleznjam [Tekst]: avtoreferat dis. ... kand. biol. nauk. – Sankt-Peterburg: Vserossijskij NII zashhity rastenij. – 2015.

10. Leonova, I.N. Molekuljarnye markery: ispol'zovanie v selekcii zernovyh kul'tur dlja identifikacii, itrogressii i piramidirovanija genov [Tekst] // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. – 2013. – T. 17. – № 2. – S. 314-325.

11. Abu Qamar, M. A region of barley chromosome 6H harbors multiple major genes associated with net type net blotch resistance [Tekst] / M. Abu Qamar, Z.H. Liu, J.D. Faris et. al. // Theor. Appl. Genet. – 2008. – V. 117. – No. 8. – P. 1261–1270.

12. Cakir, M. Mapping and validation of the genes for resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley (*Hordeum vulgare* L.) [Tekst] / M. Cakir, S. Gupta, G.J. Platz et. al. // Aust. J. Agric. Res. – 2003. – V. 54. – P. 1369-1377.

13. Emebiri, L.C. Disease resistance genes in a doubledhaploid population of two-rowed barley segregating formalting quality attributes [Tekst] / L.C. Emebiri, G. Platz, D.B. Moody // Aust. J. Agric. Res. – 2005. – V. 56 (1). – P. 49–56.

14. Gupta, S. Quantitative trait loci and epistatic interactions in barley conferring resistance to net type net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) isolates [Tekst] / S. Gupta, C.D. Li, R. Loughman et. al. // Plant Breed. – 2010. – V. 4. – P. 268–362.

15. Gupta, S. Identifying genetic complexity of 6H locus in barley conferring resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* [Tekst, risunok] / S. Gupta, Li C., Loughman R., Cakir M., Westcott S., Lance R. // Plant Breeding. – 2011. – P. 423–429.

16. Ma, Z.Q. QTL mapping of net blotch resistance genes in a doubled-haploid population of six-rowed barley [Tekst] / Z. Ma, Q. N.L.V. Lapitan, B. Steffenson // Euphytica. – 2004. – V. 137. – P. 291–296.

17. Manninen O. Mapping of major spot type and net type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819 [Tekst] / O. Manninen, M. Jalli, R. Kalendar, O. Afanasenko, J. Robinson // Genome. – 2006. – V. 49. –P. 1564–1571.

18. Mode, C. Y. Two additional factors for host resistance to net blotch in barley [Tekst] / C. Y. Mode, C.W. Schaller // Agron. J. – 1958. – V. 50. – P. 15-18.

19. Murray, G. M. Estimating disease losses to the Australian barley industry [Tekst] / G. M. Murray, J. P. Brennan // Australasian Plant Pathology. – 2009. – V. 39(1). – P. 85–96.

20. Spaner, D.S.L. Mapping of disease resistance loci in barley on the basis of visual assessment of naturally occurring symptoms [Tekst] / D.S.L. Spaner, T.M. Falak, I. Choo et. al. // Crop Sci. – 1998. – V. 38. – P. 843–850.

21. Steffenson, B.J. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley [Tekst] / B.J. Steffenson, P.M. Hayes, A. Kleinhofs // Theor. Appl. Genet. – 1996. – V. 92. – P. 552–558.