

DOI:10.30901/2227-8834-2018-4-104-110

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 633.11:632.937.14

**М. А. Колесова,
Л. Г. Тырышкин**Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений имени Н. И. Вавилова,
190000, Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: markolesova@yandex.ru**Ключевые слова:***Aegilops speltoides*, ювенильная
устойчивость, наследование,
листовая ржавчина**Поступление:**

09.08.2018

Принято:

10.12.2018

**НАСЛЕДОВАНИЕ ЭФФЕКТИВНОЙ ЮВЕНИЛЬНОЙ
УСТОЙЧИВОСТИ ШЕСТИ ОБРАЗЦОВ *AEGILOPS
SPELTOIDES* TAUSCH К ЛИСТОВОЙ РЖАВЧИНЕ**

Актуальность. Листовая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) – вредоносное заболевание мягкой пшеницы во многих регионах возделывания культуры. Экологически безопасным и наиболее экономически выгодным методом борьбы с болезнью является выращивание устойчивых сортов. Для их создания необходим поиск форм, защищенных ранее не используемыми в селекции генами устойчивости. Несмотря на то, что описано более семидесяти *Lr* (leaf rust) генов, из генов ювенильной резистентности на всей территории РФ эффективны только два: *Lr39*(41) и *Lr47*. Таким образом, расширение набора эффективных генов устойчивости к листовой ржавчине является весьма актуальной задачей. Важным источником таких генов являются дикорастущие родичи *Triticum aestivum* L., в том числе и представители рода *Aegilops* L. Знание генетического контроля устойчивости у выделенных форм позволит избежать переноса в мягкую пшеницу источников одних и тех же генов резистентности. **Материалы и методы.** С помощью гибридологического анализа изучили наследование эффективной ювенильной устойчивости к листовой ржавчине у шести образцов *Ae. speltoides* Tausch из коллекции генетических ресурсов растений ВИР. Скрещивания проводились на полях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР, Санкт-Петербург). Наследование резистентности к болезни изучали у образцов *Ae. speltoides* к-1000 (Турция), к-1015 (Афганистан), к-1593 (Ирак), к-2279 (Иран), к-2753 и к-2819 (неизвестно). **Результаты и выводы.** По результатам анализа расщепления по ювенильной устойчивости к листовой ржавчине в поколениях F_2 и F_3 комбинаций скрещивания шести изученных образцов *Ae. speltoides* с восприимчивым к-1596 показано, что каждый из них защищен одним доминантным геном резистентности. Отсутствие расщепления в гибридных популяциях от скрещивания устойчивых форм между собой указывает на тесную сцепленность, либо, более вероятно, на идентичность их генов резистентности. Идентифицированный ген устойчивости не может быть идентичным генам *Lr28*, *Lr35*, *Lr36* и *Lr51*, уже переданным в геном *T. aestivum* от *Ae. speltoides*. До начала интрогрессии вновь идентифицированного гена необходимо изучение его идентичности гену *Lr47* с помощью фитопатологического теста; использование молекулярного маркирования для этой цели неинформативно.

M. A. Kolesova,
L. G. Tyryshkin

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant
Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
St. Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: markolesova@yandex.ru

Key words:

Aegilops speltoides, juvenile
resistance, inheritance, leaf rust

Received:

09.08.2018

Accepted:

10.12.2018

INHERITANCE OF EFFECTIVE JUVENILE LEAF RUST RESISTANCE IN SIX ACCESSIONS OF *AEGILOPS* *SPELTOIDES* TAUSCH

Background. Leaf rust (causal agent: *Puccinia triticina* Erikss.) is a serious disease of bread wheat in all crop-growing regions. An environmentally safe and economically profitable method to protect plants is cultivation of resistant varieties. Their development requires searching for the forms carrying new genes of resistance. Despite the fact that more than 70 *Lr* genes have been described, only two (*Lr39(41)* and *Lr47*) are effective in the seedling stage over all the territory of the Russian Federation. Thus, expanding the set of effective leaf rust resistance genes is a high-priority task. An important source of such genes are wild relatives of *Triticum aestivum* L., including *Aegilops* L. species. Knowing genetic control of resistance in newly identified forms will help to avoid the transfer of the same alien resistance genes onto bread wheat. **Materials and methods.** Inheritance of effective juvenile leaf rust resistance was studied in 6 accessions of *Ae. speltoides* Tausch from the VIR collection. Crossings were carried out in the field of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR (St. Petersburg). Genetic control of resistance to the disease was analyzed in the following accessions of *Ae. speltoides*: k-1000 (Turkey), k-1015 (Afghanistan), k-1593 (Iraq), k-2279 (Iran), k-2753 and k-2819 (unknown origin). **Results and conclusions.** The analysis of segregation for seedling resistance to leaf rust in F_2 и F_3 from the crosses between the 6 studied accessions and the susceptible *Ae. speltoides* accession k-1596 showed that each of them possessed one dominant resistance gene. The absence of susceptible plants in hybrid populations from the crosses between resistant accessions testified to a tight linkage or, more likely, the identity of their genes associated with resistance. The identified resistance gene cannot be identical to *Lr28*, *Lr35*, *Lr36* and *Lr51*, earlier introgressed into the *T. aestivum* genome from *Ae. speltoides*. Before the introgression of the newly identified gene, it is necessary to study its identity to *Lr47* using the phytopathological test; the use of molecular markers for this purpose is little informative.

Введение

Высоким уровнем устойчивости к листовой ржавчине пшеницы характеризуются многие виды рода *Aegilops* L., однако привлечение большинства из них в интрогрессивную гибридизацию затруднено из-за их низкой скрещиваемости с *Triticum aestivum* L. В связи с этим наиболее перспективными для селекции пшеницы на иммунитет являются виды, участвовавшие в формировании генома *T. aestivum*. В первую очередь это вид *Aegilops tauschii* Coss. (донор генома D), который относительно легко скрещивается с мягкой пшеницей (Gill, Raupp, 1987) и *Ae. speltoides* Tausch (геном В), у которого выявлены образцы с высокой способностью к гомеологичной конъюгации с хромосомами пшеницы (Pukhalsky, Lapochkina, 1989).

Нами при изучении образцов *Ae. speltoides* из коллекции генетических ресурсов растений ВИР были выделены 82 высокоустойчивые к *Puccinia triticina* Erikss. формы (Kolesova, 2007). На следующем этапе необходимо изучить идентичность их генов резистентности, поскольку если все эти образцы защищены одним и тем же геном (генами), то привлечение каждого из них в трудоемкий процесс гибридизации нецелесообразно.

Изучение генетического контроля и идентичности генов устойчивости образца уже известным теоретически возможно одним из трех методов – с помощью гибридологического и молекулярного анализов, фитопатологического теста (Tyryshkin, 2010). Наиболее надежен для идентификации уже известных генов резистентности у вновь выделенных форм последний метод, однако в настоящее время его использование невозможно из-за отсутствия в популяциях патогена из России клонов, вирулентных к гену *Lr47* (единственный ген устойчивости, переданный от *Ae. speltoides*, эффективный у образцов пшеницы в ювенильной стадии онтогенеза). Метод анализа ДНК-маркеров, синтезированных в результате ПЦР с праймерами, комплементарными к участкам ДНК, тесно сцепленными с конкретным геном, позволяет надежно идентифицировать *Lr* гены устойчивости к листовой ржавчине только у линий мягкой пшеницы с интрогрессивными генами; при его использовании для идентификации собственно пшеничных генов, а также интрогрессивных генов у образцов вида, от которого конкретный ген был перенесен в геном *T. aestivum*, наблюдается очень высокая частота ошибки постуляции аллеля резистентности (Kolesova, 2007; Tyryshkin, 2011).

Поскольку изучение наследования признака у большого количества образцов диких видов с помощью гибридологического анализа – это очень трудоемкий процесс, то для работы были отобраны шесть форм, высокий уровень ювенильной устойчивости к ржавчине которых был подтвержден исследованиями многих лет (Kolesova, 2007; Kolesova, Tyryshkin, 2015).

Цель настоящей работы – изучение наследования эффективной ювенильной устойчивости к листовой ржавчине у образцов *Ae. speltoides*.

Материалы и методы

Экспериментальная работа проводилась в 2012–2016 гг. на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР, Санкт-Петербург).

Наследование резистентности к листовой ржавчине изучали у образцов *Ae. speltoides* к-1000 (Турция), к-1015 (Афганистан), к-1593 (Ирак), к-2279 (Иран), к-2753 и к-2819 (у обоих происхождения неизвестно) из коллекции генетических ресурсов растений ВИР. В

качестве восприимчивого родителя использовали образец к-1596 (Ирак). Во всех скрещиваниях восприимчивый образец использовали в качестве отцовского родителя.

Колосья материнских растений кастрировали вручную, опыление проводили с помощью твелл-метода (Merezhko et al., 1973).

В лабораторных условиях проростки гибридных растений и родительских форм в стадии одного-двух листьев опрыскивали водной суспензией спор возбудителя листовой ржавчины. Для заражения использовали сборную популяцию *P. triticina* (смесь сборов проводили с нескольких восприимчивых сортов в Дагестане и Северо-Западном регионе РФ не менее чем три раза за сезон вегетации). Кюветы с растениями после инокуляции оборачивали полиэтиленом и на 24 ч оставляли в темноте, затем пленку снимали и кюветы переносили на светоустановку.

Учет типа реакции проводили на 12-е сутки после заражения по общепринятой шкале (Mains, Jackson, 1926) с модификациями, где 0 – отсутствие симптомов поражения; 0; – некротические пятна без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – крупные пустулы без некроза; е.п. – единичные пустулы восприимчивого типа без некроза; X – на одном листе присутствуют пустулы разных типов. Типы реакции 0, 0; 1, 2, е.п. и X соответствуют устойчивости, 3 – восприимчивости.

Соответствие фактических данных по расщеплению в F_2 и F_3 гибридных комбинаций теоретически ожидаемым определяли по критерию χ^2 (Dospikhov, 1985) с помощью оригинальной программы, разработанной в Microsoft Excel 2007 (Tyryshkin, 2010).

Результаты и обсуждение

В F_1 шести комбинаций скрещиваний устойчивых образцов *Ae. speltooides* с восприимчивым к-1596 проростки были резистентны к листовой ржавчине (тип реакции 0), что указывает на доминантный характер наследования устойчивости у всех изучаемых образцов.

Расщепление по устойчивости в F_2 в шести комбинациях не противоречило теоретически ожидаемому при контроле признака доминантным аллелем одного гена (табл. 1).

Для всех изучаемых комбинаций скрещиваний расщепление не противоречило и ожидаемому при контроле устойчивости одним доминантным и двумя комплементарными рецессивными генами устойчивости, а также одним рецессивным и двумя комплементарными доминантными генами резистентности (см. табл. 1).

В то же время в комбинациях скрещиваний образцов к-1000 и к-2279 с восприимчивым образцом расщепления не противоречили и гипотезе о наличии одного доминантного и двух комплементарных (доминантного и рецессивного) генов устойчивости (см. табл. 1). Соответствие полученных расщеплений нескольким теоретическим обусловило необходимость анализа расщепления по изучаемому признаку в поколении F_3 .

Соотношение семей F_3 во всех гибридных комбинациях не противоречило теоретически ожидаемому при моногенном контроле высокого уровня ювенильной устойчивости к листовой ржавчине у изучаемых образцов *Ae. speltooides*, ни в одной комбинации это соотношение не соответствовало теоретически ожидаемым при контроле признака резистентности аллелями трех генов (табл. 2).

Во всех комбинациях скрещиваний резистентных образцов между собой в F_2 расщепление по устойчивости отсутствовало: к-1015 × к-1000 (55 R : 0 S), к-1593 × к-1000 (65 R : 0 S), к-1593 × к-1015 (54 R : 0 S), к-2279 × к-1000 (62 R : 0 S), к-2279 × к-1015 (65 R : 0 S), к-2279 × к-1593 (70 R : 0 S), к-2753 × к-1000 (66 R : 0 S), к-2753 × к-1015 (71 R : 0 S), к-2753 × к-1593 (65 R : 0 S), к-2753 × к-2279 (60 R : 0 S), к-2819 × к-1000 (65 R : 0 S), к-2819 × к-1000 (55 R : 0 S), к-2819 × к-1015 (63 R : 0 S), к-2819 × к-1593

(60 R : 0 S), к-2819 × к-2279 (65 R : 0 S), к-2819 × к-2753 (57 R : 0 S), что указывает на идентичность либо сцепленность их генов резистентности. Второе предположение нам кажется маловероятным, поскольку во всех известных случаях интрогрессии генетического материала эгилопсов в мягкую пшеницу у полученных линий был идентифицирован только один ген эффективной ювенильной резистентности к листовой ржавчине (например, *Lr9*, *Lr39(41)*, *Lr47*).

Таблица 1. Расщепление по устойчивости к листовой ржавчине в F₂ от скрещивания образцов *Aegilops speltoides*
Table 1. Segregation for resistance to leaf rust in F₂ from the crosses between the *Aegilops speltoides* accessions

Комбинация скрещивания	Соотношение фенотипов R : S		χ^2	P
	фактическое	ожидаемое		
к-1000 × к-1596	68 : 25	3 : 1	0,18	0,50–0,75
		49 : 15	0,61	0,25–0,50
		43 : 21	1,48	0,10–0,25
		51 : 13	2,48	0,10–0,25
к-1015 × к-1596	75 : 33	3 : 1	1,78	0,10–0,25
		49 : 15	3,05	0,05–0,10
		43 : 21	0,25	0,50–0,75
к-1593 × к-1596	65 : 27	3 : 1	0,93	0,25–0,50
		49 : 15	1,79	0,10–0,25
		43 : 21	0,50	0,25–0,50
к-2279 × к-1596	71 : 26	3 : 1	0,17	0,50–0,75
		49 : 15	0,61	0,25–0,50
		43 : 21	1,59	0,10–0,25
		51 : 13	2,53	0,10–0,25
к-2753 × к-1596	61 : 25	3 : 1	0,76	0,25–0,50
		49 : 15	1,52	0,10–0,25
		43 : 21	0,55	0,25–0,50
к-2819 × к-1596	72 : 30	3 : 1	0,74	0,25–0,50
		49 : 15	1,57	0,10–0,25
		43 : 21	0,77	0,25–0,50

Примечание. R – устойчивость, S – восприимчивость.

Таким образом, у образцов *Ae. speltoides* к-1000, к-1015, к-1593, к-2279, к-2753 и к-2819 выявлено по одному, скорее всего, идентичному доминантному гену высокоэффективной ювенильной устойчивости к листовой ржавчине.

Ранее из-за отсутствия восприимчивых к листовой ржавчине образцов *Ae. speltoides* в нашей стране работы по изучению наследования устойчивости не проводились. Нами при изучении образцов *Ae. speltoides* из коллекции генетических ресурсов растений ВИР были выделены три восприимчивые в стадии проростков к болезни формы (Kolesova, 2007). Одна из них (к-1596) была использована в данной работе в качестве восприимчивого отцовского родителя. Отметим, П. М. Жуковский предположил, что именно восприимчивая к листовой ржавчине форма *Ae. speltoides* является донором генома В гексаплоидной пшеницы (Zhukovsky, 1971).

В работе зарубежных авторов также были выделены образцы *Ae. speltoides* (Acc 3577 и Acc 3602), восприимчивые к патотипу листовой ржавчины 77-1 (Singh, Dhaliwal, 2000). Однако при скрещивании их с резистентными формами в F₂ расщепления по устойчивости не наблюдалось. При этом в двух комбинациях скрещиваний из трех восприимчивые образцы были использованы в качестве

материнских форм. Следовательно, этот случай нельзя рассматривать как проявление одной из форм цитоплазматической наследственности. Вероятно, отсутствие восприимчивых растений в гибридных популяциях было связано с методической ошибкой проведения генетического эксперимента.

Таблица 2. Распределение семей F₃ комбинаций скрещивания устойчивых образцов *Aegilops speltoides* с восприимчивым по классам устойчивости к листовой ржавчине

Table 2. Segregation of *Aegilops speltoides* F₃ families for their response to leaf rust

Комбинация скрещивания	Соотношение семей R : RS : S		χ^2	P
	фактическое	ожидаемое		
к-1000 × к-1596	15 : 33 : 17	1 : 2 : 1	0,14	0,75–0,95
		19 : 38 : 7	15,53	< 0,01
к-1015 × к-1596	20 : 43 : 18	1 : 2 : 1	0,41	0,75–0,95
		19 : 38 : 7	10,65	< 0,01
к-1593 × к-1596	15 : 37 : 19	1 : 2 : 1	0,58	0,75
		19 : 38 : 7	18,64	< 0,01
к-2279 × к-1596	13 : 30 : 16	1 : 2 : 1	0,32	0,75–0,95
		19 : 38 : 7	16,01	< 0,01
к-2753 × к-1596	16 : 35 : 18	1 : 2 : 1	0,13	0,75–0,95
		19 : 38 : 7	16,33	< 0,01
к-2819 × к-1596	21 : 45 : 26	1 : 2 : 1	0,59	0,25–0,50
		19 : 38 : 7	28,40	< 0,01

Примечание. R – устойчивые, RS – расщепляющиеся по устойчивости, S – восприимчивые семьи.

В настоящее время в мягкую пшеницу от *Ae. speltoides* переданы гены *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47* и *Lr51* (McIntosh et al., 2013); сообщается, что гены *Lr28*, *Lr47* и *Lr51* высокоэффективны в течение многих лет против популяции патогена из Дагестана (Gulyaeva et al., 2018). По нашим данным, гены *Lr28*, *Lr35* и *Lr36* давно неэффективны в проростках против популяций возбудителя ржавчины из России (Tyryshkin et al., 2005), как и ген *Lr51* (не опубликовано), т. е. они не могут обуславливать резистентность к болезни у образцов эгилопса, изучавшихся в данной работе. Таким образом, устойчивые образцы *Ae. speltoides* защищены либо геном *Lr47*, либо геном, пока не представленным в геноме мягкой пшеницы. Для определения идентичности эффективного гена устойчивости к листовой ржавчине изученных образцов *Ae. speltoides* гену *Lr47* в настоящее время разрабатывается модифицированный метод фитопатологического теста.

Заключение

В результате проведенной работы у каждого из шести образцов *Ae. speltoides* из коллекции генетических ресурсов растений ВИР мы идентифицировали один доминантный ген эффективной ювенильной устойчивости к листовой ржавчине. Гены устойчивости образцов либо тесно сцеплены, либо, скорее всего, идентичны. Перспективность привлечения выделенных форм в селекцию пшеницы на иммунитет требует дальнейшего изучения идентичности данного гена известному гену *Lr47*, переданному в геном мягкой пшеницы от *Ae. speltoides*.

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0005 «Идентификация и картирование генофонда важнейших сельскохозяйственных культур,

формирование генетических коллекций с ценными для селекции аллелями генов и локусами количественных признаков», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА-А16-116040710366-3.

References/Литература

- Dospikhov B. A.* Methods of field experiment. Moscow : Agropromizdat, 1985, 352 p. [in Russian] (*Доспихов Б. А.* Методика полевого опыта. М. : Агропромиздат, 1985. 352 с.).
- Gill B. S., Raupp W. J.* Direct genetic transfer from *Aegilops squarrosa* L. to hexaploid wheat // Crop Sci., 1987, vol. 27, pp. 445–450.
- Gulyaeva E. I., Shaydayuk E. L., Abdullaev K. M.* Population genetics study of the wheat leaf rust agent *Puccinia triticina* in Dagestan // Proceedings on applied botany, genetics and breeding, 2018, vol. 179, iss. 2, pp. 140–150 [in Russian] (*Гульятеева Е. И., Шайдаюк Е. Л., Абдуллаев К. М.* Популяционно-генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* в Дагестане // Тр. по прикладной, ботанике, генетике и селекции. 2018. Т. 179, вып. 2. С. 140–150). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-2-140-150.
- Kolesova M. A.* Genetic control of resistance in samples of D-genome *Aegilops* L. species to leaf diseases (leaf rust, septoriosiis, dark-brown leaf spot): thesis of dis. ... cand. of biol. scien. St. Petersburg, 2007. 21 p [in Russian] (*Колесова М. А.* Генетический контроль устойчивости образцов D-геномной группы рода *Aegilops* L. к листовым болезням (листовая ржавчина, септориоз, темно-бурая листовая пятнистость): автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 21 с.).
- Kolesova M. A., Tyryshkin L. G.* Characterization of *Aegilops* L. species for effective resistance to diseases // Achievements of Science and Technology of AIC, 2015, vol. 29, no. 7, pp. 20–23 [in Russian] (*Колесова М. А., Тырышкин Л. Г.* Характеристика образцов рода *Aegilops* L. по эффективной устойчивости к болезням // Достижения науки и техники АПК. 2015. Т. 29, № 7. С. 20–23).
- Mains E. B., Jackson H. S.* Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. // Phytopath., 1926, vol. 16, no. 1, pp. 89–120.
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J., Morris C., Appels R., Xia X. C.* Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 2013. <https://wheat.pw.usda.gov/GG2/Triticum/wgc/2013/>
- Merezhko A. F., Erokhin L. M., Yudin A. E.* The effective method of cereals pollination: methods. Leningrad, 1973, 11 p. [in Russian] (*Мережко А. Ф., Ерохин Л. М., Юдин А. Е.* Эффективный метод опыления зерновых культур: метод. указания. Л., 1973. 11 с.).
- Pukhalsky V. A., Lapochkina I. F.* Effect of *Aegilops speltoides* Tausch. genotype on chromosome conjugation matter in hybrids obtained with participation of *Triticum aestivum* L. // Cytology and genetics, 1989, vol. 24, no. 3, pp. 24–29 [in Russian] (*Пухальский В. А., Лапочкина И. Ф.* Влияние генотипа *Aegilops speltoides* Tausch. на характер конъюгации хромосом у гибридов, полученных с участием *Triticum aestivum* L. // Цитология и генетика. 1989. Т. 24, № 3. С. 24–29).
- Singh H., Dhaliwal H. S.* Intraspecific genetic diversity for resistance to wheat rusts in wild *Triticum* and *Aegilops* species // Wheat Information Service, 2000, no. 90, pp. 21–30.
- Tyryshkin L. G.* Study of genetic control of resistance of grain self-pollinating crops to diseases: methods. St. Petersburg, 2010. 35 p. [in Russian] (*Тырышкин Л. Г.* Изучение генетического контроля устойчивости зерновых самоопыляющихся культур к болезням: метод. указания. СПб., 2010. 35 с.).
- Tyryshkin L. G.* Identification of wheat genes for resistance to leaf rust with use of PCR DNA-markers: reality or artifact // Materials of Int. scient. conf. “Ecology, genetics and breeding at mankind service”. Ulyanovsk, 2011, pp. 48–58 [in Russian] (*Тырышкин Л. Г.* Идентификация генов устойчивости пшеницы к листовой ржавчине с помощью ПЦР ДНК-маркеров: реальность или артефакт // Материалы межд. научн. конф. «Экология, генетика селекция на службе человечества». Ульяновск, 2011. С. 48–58).
- Tyryshkin L. G., Kolesova M. A., Gashimov M. E., Belousova M. H., Chikida N. N., Panfilova N. A., Alpatyeva N. V.* Resistance in samples of *Aegilops* L. and *Triticum* L. species to diseases // Materials of the second all-Russian congress on plant protection “Phytosanitary improvement of ecosystems”. 2005, vol. 1, pp. 568–570 [in Russian] (*Тырышкин Л. Г., Колесова М. А., Гашимов М. Э., Белоусова М. Х., Чикида Н. Н., Анфилова Н. А., Алпатьева Н. В.* Устойчивость образцов родов *Aegilops* L. и *Triticum* L. к болезням // Материалы второго Всероссийского съезда по защите растений «Фитосанитарное оздоровление экосистем». 2005. Т. 1. С. 568–570).
- Zhukovsky P. M.* Cultural plants and their relatives. Leningrad : Kolos, 1971, 752 p. [in Russian] (*Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. Л. : Колос, 1971. 752 с.).