

УДК 575.633.11

К.К. Шулембаева

Казахский национальный университет им. аль-Фараби,
Республика Казахстан, г. Алматы
E-mail: Kulziya.Shulembaeva@kaznu.kz

Некоторые результаты исследования по частной генетике пшеницы

На основе методов хромосомной инженерии локализованы гены, контролирующие селекционно-важные признаки мягкой пшеницы. Новый ген Lr38, локализованный в хромосоме 1В у образца к-48198, высокоэффективен во всех фазах онтогенеза и в широком диапазоне температурных условий. Устойчивость к бурой ржавчине мексиканского образца к-45933 контролируется двумя возрастными генами: LrG1 и LrM, локализованные в хромосомах 5А и 2В соответственно. Новые гены устойчивости к бурой ржавчине – LrK, LrG1 и LrZ, локализованы в маркированных хромосомах 5А и 1В. Использование этих хромосом повышает эффективность работы по переносу хромосом. Гены устойчивости – LrK, LrG1 и LrZ образца и-398835 к бурой ржавчине локализованы в морфологически маркированных хромосомах 5А и 1В. Использование этих хромосом повышает эффективность работы по переносу хромосом. Устойчивость к твердой головне образцов 963 и 964 контролируется генами Vt11, Vt12 и Vt13, локализованным в хромосомах 5А, 1В и 2В соответственно. Определено местоположение гена Ne2 гибридного некроза в хромосоме 6D у к-45933, а Ne1 в хромосоме 2В сорта Казахстанская 126. Получены близкие к аналогу замещенные и чужероднозамещенные линии. Идентифицированы гены новых сортообразцов на аллельность с тремя тестерными Vrn генами Triple Dirk, определены их генотипы по скорости развития и установлены их геогеография.

Ключевые слова: пшеница, бурая ржавчина, тестер, аллель, ген, локализация, идентификация.

К.К. Shulembaeva

Some results on private genetics of wheat

Genes of traits beneficial for selection were localized on specific donor wheat chromosomes with the use of chromosome engineering. Based on methods of distant hybridization and intervarietal chromosome substitution displaced lines close to analogue and alien substituted lines were obtained.

Key words: wheat, leaf rust, gen, localization, identification.

К.К. Шулембаева

Бидайдың жеке генетикасы бойынша зерттеу жұмыстарының кейбір нәтижелері

Хромосомалық инженерия тәсілінің негізінде донор үлгілерінің селекциялық құнды белгілерінің қалыптасуын бақылайтын гендер олардың белгілі бір хромосомаларында орналастырылды. Алшақ будандастыру мен сортаралық хромосомалары ауысқан линиялар шығару тәсілдерін қолдана отырып, реципиент сортына жақын хромосомалары ауысқан және бөгде гендерді қосып алу негізінде рекомбинантты және интрогрессияланған линиялар алынды.

Түйін сөздер: бидай, бурая ржавчина, ген, локализация, идентификация.

Введение

Цитогенетические исследования, проведенные в последнее десятилетие с помощью анеуплоидии, позволили установить сложные

взаимодействия генов и определить участие отдельных хромосом в реализации того или иного признака пшеницы. Некоторые успехи достигнуты и в изучении наследования устойчивости пшеницы к видам ржавчины [1-6]. На базе серии

моносомных линий сорта Казахстанская 126 нами изучалась генетика устойчивости к бурой ржавчине номеров мировой коллекции КазНИИ земледелия. Использование моносомных линий позволило локализовать гены, контролирующие резистентность пшеницы, провести глубокий генетический анализ наследования и особенности проявления генов гибридного некроза и особо опасной болезни растений – твердой головни. Использование этих сортообразцов в качестве исходного материала для гибридизации требуют изучения генетической природы, что имеет огромное значение и для подбора эффективных и специфически действующих родительских форм, и для расширения и углубления понимания природы эволюции пшеницы. В данной работе приведены некоторые результаты исследования, генетического анализа изучаемых сортообразцов пшеницы.

Материалы и методы

Объекты исследования: устойчивые к бурой ржавчине короткостебельные образцы мировой коллекции – к-48198, к-45933, и-398835, Изогенная-86, Изогенная-96, устойчивые к твердой головне образцы 963 и 964, три (*Vrn1Vrn2Vrn3*) тестерных линий по *Vrn* генам сорта Triple Dirk, серии моносомных линий сорта Казахстанская 126 и гибриды F_1 , F_2 . Интрогрессированная форма Карашаш, сорта *Казахстанская 4*, *Саратовская 29*, *Надежда*, *Казахстанская 12*, *Казахстанская 3* и дикий вид *T. timopheevii*

Методы исследования: гибридологический, генетический анализ и цитогенетический. Устойчивость растений к листовой ржавчине оценивали по международной шкале Майнса и Джексона [9]. генетический анализ сопровождался нахождением достоверного значения χ^2 [9, 10]. Учет хромосомных нарушений в MI, AI, и на стадии тетрады мейоза проводился на временных ацетокарминовых препаратах под микроскопом МБИ-3. Репрезентативность результатов исследования обеспечивалась достаточным объемом выборки – 200-250 растений.

Результаты и их обсуждение

Многолетние испытания номеров Мировой коллекции к-48198, к-45933 к биотипам 56 расы бурой ржавчины на инфекционном фоне показали устойчивость к трем видам (бурой, стеблевой и желтой) ржавчины. Тип поражения ржавчи-

ной к – 48198 – «0», образца и-398835 отмечено типом поражения – «1», и восприимчивость сорта Казахстанская 126 – тип поражения – «4». Рассмотрим наследование устойчивости к бурой ржавчине этих образцов.

Устойчивость в фазе флаг-листа к бурой ржавчине у индийского образца яровой мягкой пшеницы к-48198 контролируется одним доминантным геном, обозначенным нами символом *Lr38*. Моносомный анализ гибридных популяций F_2 свидетельствует о локализации гена *Lr38* в хромосоме 1В. Ген, локализованный в хромосоме 1В, отличается от известных генов *Lr26* и *Lr33*, находящихся в той же хромосоме. Ген *Lr26* Ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr38* у образца к-48198 высокоэффективен во всех фазах онтогенеза и в широком диапазоне температурных условий. Новый ген *Lr38* дополняет серии изогенных линий Тэтчер, оканчивающихся номером *Lr37* [7].

Образец к-48198 обладает рядом положительных признаков (короткостебельностью, продуктивностью, скороспелостью, высокой устойчивостью к бурой, стеблевой ржавчине и средней устойчивостью к желтой ржавчине) и, следовательно, представляет собой ценный исходный материал для использования в селекционных программах. Моногенный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине у этого образца открывает широкую возможность для межсортового замещения хромосом.

Устойчивость к бурой ржавчине мексиканского образца к-45933 контролируется двумя возрастными генами: *LrG1* и *LrM*. С помощью моносомного анализа были выявлены две «критические» хромосомы 5А и 2В. Избыток устойчивых растений у моносомных гибридов по 2В хромосоме объясняется действием гена *LrM*, ранее идентифицированного Одинцовой и Пеуша [8]. Этот ген, по данным авторов, аллелен гену *Lr23*. Новый высокоэффективный доминантный ген, обозначенный нами временным символом *LrG1*, находится в 5А хромосоме. Данный ген отличается от известных из литературных источников генов устойчивости [8].

Понижающий устойчивость к бурой ржавчине ген обнаружен в хромосоме 4D. При его влиянии увеличивается количество восприимчивых фенотипов.

Сложный характер расщепления популяции гибридов F_2 вызвал необходимость анализа семей F_3 , полученных от самоопыления гибридов F_2 по критическим хромосомам. Результаты анализа представлены в таблице 1.

Таблица 1 – анализ устойчивости потомства гибридов F_3 в комбинациях скрещивания по критическим хромосомам (Казахстанская 126 с образцом к-45933)

Гибриды	Количество растений в процентах				Всего Растений
	Тип реакции				
	«0»	«1»	«2»	«3»	
Эуплоидная комбинация	26,07	49,59	6,50	7,32	123
5А	63,31	27,72	8,97	-	202
2В	29,19	52,55	10,94	7,30	137
3В	9,30	17,82	49,61	23,25	129
4D	15,71	16,73	40,40	27,14	98

Как видно из таблицы 1, гибридная комбинация по хромосоме 5А отличается высоким процентом устойчивости к бурой ржавчине, представляющей тип реакции «0», отсутствуют восприимчивые растения с типом реакции «3».

Расщепление в потомстве гибридов F_3 от скрещивания моносомной линии 5А сорта Каз.126 с к-45933 наглядно демонстрирует экспрессивность гена устойчивости, локализованного в этой хромосоме. Для выяснения экспрессивности генов, локализованных в хромосоме 5А и хромосоме 2В, анализировали потомство гибридов F_3 . Представленные в таблице 1 результаты исследования потомства гибридов F_3 ярко демонстрируют высокую экспрессивность гена, локализованного в хромосоме 5А. Количество растений по 5А хромосоме с типом реакции «0» составило 78,45%, что намного выше показателя второй критической хромосомы 2В, где растения с типом реакции «0» составили 29,19%.

Образец озимой мягкой пшеницы 964 обладает комплексной устойчивостью к ржавчинным и головневым болезням. В фазе всходов образец 964 показал высокую устойчивость (0 баллов), а во взрослой стадии онтогенеза в полевых условиях уровень устойчивости снижается до 2/30 баллов (1995 г). Устойчивость в ювенильной стадии этого образца локализована в 1В хромосоме, а ген понижающий ее, в 3В хромосоме. Доминантный ген, контролирующей устойчивость образца 964, назван нами временным символом *LrZ*.

Устойчивость к бурой ржавчине образца и-398835 контролируется двумя независимыми генами, один из которых доминантный, а другой-рецессивный. В данном случае проявляется неаллельное взаимодействие эпистатических генов устойчивости. Эпистаз заключается в том, что малоэффективные гены устойчивости, контролирующие промежуточные типы реакции «1»

или «2», не могут проявляться в присутствии высокоэкспрессивных генов с более низким типом реакции «0». Наличие рецессивного гена у образца и-398835, можно интерпретировать либо как супрессор авирулентного аллеля, либо как второй ген вирулентности. Новый высокоэффективный ген *LrK*, локализованный в хромосоме 5А образца и-398835, отличается от известных в настоящее время эффективных генов *Lr12*, *Lr13*, *Lr22a* и *Lr22b*. Кроме главных генов устойчивости к бурой ржавчине было также отмечено влияние генов модификаторов. Так, гены – модификаторы, локализованные в хромосомах 4А и 3В образцов к-48198 и к-45933, усиливают устойчивость к бурой ржавчине, а гены – хромосомы 3В образца и-398835, наоборот понижают этот признак.

Гены устойчивости к бурой ржавчине – *LrK*, *LrG1* и *LrZ*, локализованы в маркированных хромосомах 5А и 1В. Использование этих хромосом повышает эффективность работы по переносу хромосом.

Твердая головня приносит огромный ущерб сельскохозяйственному производству. И с с л е дующие нами образцы озимой мягкой пшеницы 963 и 964 устойчивы к твердой головне. Устойчивость этих образцов контролируется тремя доминантными неаллельными генами, обозначенные нами *Bt11*, *Bt12* и *Bt13*, локализованные в хромосомах 5А, 1В и 2В соответственно. Причем каждый из этих генов, по отдельности не обеспечивают устойчивость образца 963. Высокий уровень устойчивости обусловлен у него кумулятивным взаимодействием трех генов.

Устойчивость к твердой головне образца 964 определяется главным геном, локализованным в хромосоме 5А, который дает самостоятельный эффект. Он обозначен нами *Bt14*. Другие два доминантных неаллельных гена *Bt15* и *Bt16* проявляют устойчивость при комплементации.

Одним из нежелательных признаков, связанных с преждевременным отмиранием листьев гибридов, приводящим к ослаблению или полной гибели растений, является гибридный некроз.

Моносомный анализ гибридов F_1 и F_2 комбинаций от скрещивания 19 моносомных линий Казахстанская 126 с к-45933 и изучение его эуплоидного потомства позволил выявить наличие эффекта дозы генов, определить местоположение гена *Ne2* гибридного некроза в хромосоме 6D у к-45933, а *Ne1* в хромосоме 2B сорта Казахстанская 126.

Выщепление в потомстве гибридов F_2 нормальных и некрозных растений среди дисомиков свидетельствует, что сорт Казахстанская 126, кроме доминантного гена некроза *Ne1*, имеет также его рецессивные аллели *ne1ne1*. На основании этого доказана гетерогенность генотипа Казахской 126. Следовательно, генотип образца к-45933 по генам некроза определен как *ne1ne1Ne2Ne2*, а генотип Казахстанская 126 как *Ne1Ne1ne2ne2*; *Ne1ne1ne2ne2* и *ne1ne1ne2ne2*.

Дисомные растения, отобранные в потомстве самоопыленных моносомных растений с генотипом *ne1ne1ne2ne2*, могут быть использованы для воссоздания полной серии моносомных линий без генов некроза.

Образец к-45933 представляет большую селекционную ценность как носитель признаков короткостебельности, устойчивости к ржавчинным болезням. Мы рекомендуем включить его в селекционный процесс в качестве донора этих признаков, но широкое вовлечение этого образца в гибридизацию может привести к проявлению гибридного некроза и распространению гена *Ne2*. Поэтому необходима замена доминантного аллеля *Ne2* его рецессивным аллелем. Для этого мы планируем работу по замещению хромосомы 6D.

Идентификация генов новых сортообразцов на аллельность с тремя тестерными *Vrn* генами Triple Dirk позволило определить их генотипы по скорости развития, и установить их геогеографию. Так, полученные нами краснозерные аналоги сорта Казахстанская 4 сорта Надежда, Мирас с генотипом *Vrn1vrn2Vrn3* и замещенный аналог, к-48198 с генотипом *Vrn1vrn2vrn3* рекомендуются для южных и юго-восточных регионов Казахстана. Изогенная-86, Изогенная-96, Интенсивная с генотипом *Vrn1Vrn2Vrn3* *Vrn1Vrn2Vrn3* могут выращиваться во всех областях Казахстана, форма Карашаш и образец к-45933 с генотипом *Vrn1Vrn2vrn3* пригодны для северных областей Республики.

Созданный замещенный аналог сорта Казахстанская 4 отличается более коротким вегетационным периодом (45, 50 дней от всходов до колошения) по сравнению с контролем (53, 50 дней).

Генетическое изучение типа и скорости развития замещенного аналога показало, что расщепление идет по двум независимо наследующимся доминантным генам *Vrn1* и *Vrn3*. Эти гены локализованы нами в хромосомах 5A и 5D, соответственно. Моносомные гибриды F_2 по 5A хромосоме показали полное подавление свойства озимости, что позволяет считать ее «критической» в определении яровости замещенной линии. Второй доминантный ген, локализованный в хромосоме 5D, изменил отношение 15:11 на отношение 13 выколосившихся и 3 невыколосившихся растения. Это явление можно объяснить тем, что моносомные растения, у которых отсутствует хромосома 5D сорта Казахстанская 126, лишены гена *Vrn3*. Следовательно, генотип замещенной линии по типу развития может быть представлен как *Vrn1Vrn1vrn2vrn2vrn3vrn3*.

Сорт Казахстанская 126 и замещенная линия сорта Казахстанская 4 по генам *Vrn1* не различаются между собой, и этот ген находится в 5A хромосоме. Доминантный ген *Vrn3* локализован в хромосоме 5D сорта Казахстанская 126. Наблюдение за типом развития моносомных линий по этим хромосомам показало, что ген *Vrn1* более эффективен в определении реакции на яровизацию, чем ген *Vrn3*. Гемизиготная доза *Vrn1* полностью подавляла чувствительность к яровизации у моносомных гибридов F_1 по 5A хромосоме. В потомстве гибридов F_1 по 5D хромосоме (моно 5D Чайниз Спринг х Казахстанская 126) гемизиготная доза *Vrn3* такого эффекта не проявила. Моносомные растения гибридов F_1 по 5D хромосоме колосились на 18 дней позже, чем дисомные гибриды.

Осуществление программы переноса хромосом требует от 4 до 8 лет в зависимости от генотипа замещаемого признака. Поэтому для ускоренного получения ценного материала необходим поиск более экономичных путей и методов передачи генетического материала от доноров к улучшаемым сортам.

Хромосомно-андроклиническая технология может повысить эффективность селекции в плане ускорения и направленного получения ценного генотипа пшеницы. Культивирование пыльников дисомных растений с адаптивным признаком «свертывание листа», контролируемые генами,

локализованными в хромосомах 6А и 4Д, привело к ускоренному получению дигаплоидов, несящих этот признак. Это свидетельствует о том, что впервые использованный нами модельный способ с привлечением хромосомной инженерии и индуцированного андрогенеза может использоваться для ускорения селекционного процесса.

Получение аналога сорта с полным эффектом переносимого признака можно достигнуть лишь при применении предложенного нами второго способа «Хромосомная инженерия и культура пыльников». При этой технологии культивирование пыльников проводится после второго (BC_2) или третьего (BC_3) насыщающего скрещивания по программе переноса хромосом.

Одним из перспективных направлений, способствующих обогащению сортов мягкой пшеницы генами устойчивости, является использование чужеродной генетической изменчивости близкородственных и редких видов. Особенно богат по комплексному иммунитету вид *Triticum timopheevii* [11-13], обладающий уникальной совокупностью генов устойчивости.

Для получения устойчивых к бурой ржавчине форм мягкой пшеницы, широко используемый в селекции стандартный сорт Казахстанская 3 был скрещен с *T. timopheevii* с последующим насыщающим скрещиванием. Параллельно был проведен многократный индивидуальный отбор устойчивых к болезням линий, в результате которого была выведена устойчивая к ржавчинным и головневым болезням высококачественная форма Карашаш.

В настоящее время Карашаш проходит испытание в селекционных посевах КазНИИ земледелия. У гибридов F_2 от скрещивания формы Карашаш с эффективными в наших условиях тестерными генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* отмечено расщепление. Это указывает на неаллельность тестерных генов *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* и эффективных генов Карашаш. В ходе отбора из комбинаций скрещивания Казахстанская 3 x *Tr. timopheevii* выявлен широкий спектр расщепления, богатый различающимися по фенотипу растениями, что расширяет базу селекции на изменчивость.

Новые сортообразцы, наряду с другими хозяйственно-ценными признаками, должны обладать высоким качеством зерна. Решение проблемы селекции высококачественных сортов, прежде всего, связано с поиском генотипов с высоким мукомольно-хлебопекарным качеством зерна. В связи с этим одной из задач нашей работы было изучение и определение наиболее перспективных по качеству зерна форм из числа созданных нами изогенных линий пшеницы. Большинство изученных образцов имеют высокое значение содержания сырой клейковины – выше 30%, особенно выделяется форма Карашаш, у которого оно в отдельные годы достигает 33%-37%. Содержание белка в зерне у сорта Надежда (14,4%) и замещенной линии сорта Казахстанская 4 (14,6%), что значительно превышает показатели этого параметра обоих родителей: Саратовской 29 и Казахстанской 4 (13,6% и 13,8%).

Все сортообразцы имеют высокую натуру зерна, превышающую 750 г./л, что соответствует сортам сильной и ценной пшеницы. Уровень силы муки у формы Карашаш составила 569 а.е., замещенной линии – 440 а.е., а у сорта Надежда – 338 а.е., что превышает этот показатель стандартных сортов- Казахстанская 3 – 208 а.е. и Казахстанская 4 – 336 а.е. Для оценки качества зерна более надежным показателем служит валориметрическая оценка (от 30% до 60% единиц фаринографа) и разжижения теста (от 70 е.ф. до 85 е.ф.). По этим параметрам краснозерный аналог сорта Казахстанская 4 – сорт Надежда (57%) и замещенная линия сорта Казахстанская 4 (56%) соответствуют уровню сильной пшеницы – отличного улучшителя.

Таким образом, одним из методов введения хозяйственно-ценных признаков в улучшаемые сорта и создания изогенных и замещенных линий являются беккроссная селекция и хромосомная инженерия. Серия насыщающих скрещиваний и переноса хромосом позволила получить близкие к аналогу сорта – изогенные и замещенные, а также чужеродно-замещенные линии.

Литература

- 1 Dvorak J., Knott D.R. Chromosome location of two leaf rust resistance genes transferred from triticum speltoides to T.aestivum // Canad.J. Genet.Cytol. 1980. – Vol.22, N3. – P. 381-389.
- 2 Mackenzie D.R. Progress in plant disease resistance research // FAO Plant Prot. Bull. 1991. – Vol.39, №4. – P. 147-154.
- 3 Стельмах А.Ф., Воронин А.Н. Генетические эффекты локусов по хозяйственно-ценным признакам мягкой пшеницы // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1987. – №12. – С. 68-74.

- 4 Танкиманова М.К., Берсимбаев Р.И., Одинцова И.Г., Шулембаева К.К. Хромосомная локализация новых генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // Генетика. – 1993. – Т.29, №7.- С. 1116-1122.
- 5 Кохметова А.М., Есимбекова М.А., Моргунов А.И., Абсаттарова А.С., Орманбекова Г., Байжанов Ж., Мукин К. Изучение устойчивости к болезням листостебельной инфекции пшеницы в НПЦ ЗиР // Вестник региональной сети СИММИТ. – 2003. – № 2 (5). – С. 23-26.
- 6 Kokhmetova A., Morgunov A., Urazaliev R., Yessimbekova M., Absattarova A., Sarbayev A., Koyshebayev M., Rsaliev Sh., Baizhanov Zh., Genetic improvement of resistance to wheat stripe rust //Mat. mezd. konf. «Razvitie ključevyh napravlenij sel'skoxozjajstvennoj nauki v Kazahstane». Astana, 2004. – С. 78-85.
- 7 McIntosh R.A., Hart G.E., Gale M.D. Catalogue of gene symbols for wheat. Supplement. Wheat // Newsletter. – 1994. – P.1-11.
- 8 Одинцова И.Г., Пеуша Х.О. О сложности локуса Lr23, контролирующего устойчивость пшеницы к бурой ржавчине. Селекционно-генетическая характеристика сортов пшеницы // Сб. научн. тр., – Ленинград. 1984. – С.13-19.
- 9 Mains E. B., Jackson H. S. Physiologic specialization leaf rust of wheat p. triticina Erikss // Phytopathology. – 1926. – №16. – P. 89 – 120.
- 10 Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1979. – с.415.
- 11 Тимонова Е.М., Леонова И.Н., Белан И.А., Россева Л.П., Салина Е.А. Влияние отдельных участков хромосом Triticum timopheevii на формирование устойчивости к болезням и количественные признаки мягкой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Том 16, № 1. С. 142-159.
- 12 Леонова И.Н., Родер С., Калинина Н.П. и др. Генетический анализ и локализация локусов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий Triticum aestivum x Triticum timopheevii к листовой ржавчине // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 12. – С. 1652-1659.
- 13 Fuetes-Davila G., Rajaram S., Van-Ginkel M., Rodriguer-Ramos R., Abdolla O., Mujeeb-Kazi A. Artificial screening for resistance to tilletia indica // Cereae Res. Commun. 1996. №4. – P.469-475.

References

- 1 Dvorak J., Knott D.R. Chromosome location of two leaf rust resistance genes transferred from triticum speltoides to T.aestivum // Canad.J. Genet.Cytol. 1980. – Vol.22, N3. – P. 381-389.
- 2 Mackenzie D.R. Progress in plant disease resistance research // FAO Plant Prot. Bull. 1991. – Vol.39, №4. – P. 147-154.
- 3 Stel'mah A.F., Voronin A.N. Geneticheskie jeffekty lokusov po hozjajstvenno-cennym priznakam mjagkoj pshenicy // Vestnik sel'skoxozjajstvennoj nauki. – 1987. – №12. – С. 68-74.
- 4 Tankimanova M.K., Bersimbaev R.I., Odincova I.G., Shulembaeva K.K. Hromosomnaja lokalizacija novyh genov ustojchivosti pshenicy k buroj rzhavchine // Genetika. – 1993. – Т.29, №7.- С. 1116-1122.
- 5 Kohmetova A.M., Esimbekova M.A., Morgunov A.I., Absattarova A.C., Ormanbekova G., Bajzhanov Zh., Mukin K. Izuchenie ustojchivosti k boleznyam listostebel'noj infekcii pshenicy v NPC ZiR // Vestnik regional'noj seti SIMMIT. – 2003. – № 2 (5). – С. 23-26.
- 6 Kokhmetova A., Morgunov A., Urazaliev R., Yessimbekova M., Absattarova A., Sarbayev A., Koyshebayev M., Rsaliev Sh., Baizhanov Zh., Genetic improvement of resistance to wheat stripe rust //Mat. mezd. konf. «Razvitie ključevyh napravlenij sel'skoxozjajstvennoj nauki v Kazahstane». Astana, 2004. – С. 78-85.
- 7 McIntosh R.A., Hart G.E., Gale M.D. Catalogue of gene symbols for wheat. Supplement. Wheat // Newsletter. – 1994. – P.1-11.
- 8 Odincova I.G., Peusha H.O. O slozhnosti lokusa Lr23, kontrolirujushhego ustojchivost' pshenicy k buroj rzhavchine. Selekcionno-geneticheskaja harakteristika sortov pshenicy // Sb. nauchn. tr., – Leningrad. 1984. – S.13-19.
- 9 Mains E. B., Jackson H. S. Physiologic specialization leaf rust of wheat p. triticina Erikss // Phytopathology. – 1926. – №16. – P. 89 – 120.
- 10 Dospheov B.A. Metodika polevogo opyta. – М.: Kolos, 1979. – s.415.
- 11 Timonova E.M., Leonova I.N., Belan I.A., Rosseva L.P., Salina E.A. Vlijanie otdel'nyh uchastkov hromosom Triticum timopheevii na formirovanie ustojchivosti k boleznyam i kolichestvennye priznaki mjagkoj pshenicy // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. – 2012. – Том 16, № 1. С. 142-159.
- 12 Leonova I.N., Roder S., Kalinina N.P. i dr. Geneticheskij analiz i lokalizacija lokusov, kontrolirujushhih ustojchivost' introgressivnyh linij Triticum aestivum h Triticum timopheevii k listovoj rzhavchine // Genetika. – 2008. – Т. 44, № 12. – С. 1652-1659.
- 13 Fuetes-Davila G., Rajaram S., Van-Ginkel M., Rodriguer-Ramos R., Abdolla O., Mujeeb-Kazi A. Artificial screening for resistance to tilletia indica // Cereae Res. Commun. 1996. №4. – P.469-475.