

Создание и оценка сортов ячменя озимого на групповую устойчивость к головневым заболеваниям

И.Б. Легкун

Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, Одесса, Украина

В производственной практике не теряет актуальности вопрос иммунитета сортов ячменя озимого к головневым заболеваниям. Первыми сортами селекции СГИ – НЦ СС (Украина), обладающими комплексной устойчивостью к головневым заболеваниям, были: Зимовый (2005), Достойный, Трудивнык, Селена Стар, Абориген (2006). В дальнейшем были созданы Академичный, Айвенго (2012), Буревий (2013), Снигова королева (2014), Девятый вал (2015). Все они получены с участием доноров с.и. 13664 и Джау Кабутак, однако природа групповой устойчивости оставалась недостаточно изученной. Целью данной работы было изучение проблемы головневых заболеваний на культуре ячменя озимого в условиях юга Украины, установление природы групповой устойчивости доноров с.и. 13664 и Джау Кабутак к черной пыльной и твердой головне, создание нового высокопродуктивного селекционного материала, устойчивого к головневым заболеваниям. По результатам проведенной работы установлено, что недобор урожая вследствие прямых и скрытых потерь может достигать до 44,1 %, в зависимости от уровня восприимчивости – устойчивости сорта. Выявлен моногенный доминантный контроль устойчивости к видам черной пыльной и твердой головни. В F₂ дигибридного анализирующего скрещивания доля рекомбинантов составила 5,1–9,5 %. Предполагается, что имеет место неполное сцепленное наследование генов устойчивости. Апробирован метод естественного инфицирования на искусственном фоне (в полевых условиях) местными популяциями черной пыльной (*Ustilago nigra*) и твердой (*Ustilago hordei*) головни с тестовой (инвазивной) оценкой сортообразцов на этапе конкурсного сортоиспытания.

Ключевые слова: ячмень озимый; устойчивость; гибридизация; селекция; черная пыльная головня; твердая головня.

Development and evaluation of winter barley varieties for group resistance to smut diseases

I.B. Legkun

Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation (PBGI – NCSCI), Odessa, Ukraine

The problem of the immunity of winter barley varieties to smut diseases is still urgent in the agricultural practice. The first varieties bred by PBGI – NCSCI (Ukraine) that possessed complex disease resistance to smut diseases were Zimovyi (2005), Dostoinyi, Trudivnyk, Selena Star, and Aborihen (2006). They were followed by Akademichnyi, Aivenho (2012), Burevii (2013), Snigova koroleva (2014), and Deviatyi val (2015). They were all developed with the participation of donors s.i. 13664 and Dzhau Kabutak; however, the nature of the group resistance remained insufficiently studied. The objectives of this work were the study of the topical problem of smut diseases in winter barley in Southern Ukraine, elucidation of the nature of group resistance to false loose smut and covered smut species in the donors s.i. 13664 and Dzhau Kabutak, and development of new highly productive breeding material resistant to smut diseases. According to the results of this study it was found that the yield loss caused by the direct and hidden losses depending on the level of susceptibility-resistance of the variety could be as large as 44,1 %. The study revealed a monogenic dominant control of the resistance to false loose smut and covered smut species. The proportion of recombinants in the F₂ generation of a double analyzing cross varied from 5,1 to 9,5 %. Our opinion is that there was an incomplete linkage of the inheritance of resistance genes. When developing resistant breeding material we tested an integrated approach combining several principles. In doing this, we tried the following method: natural infection with local populations of false loose smut (*Ustilago nigra*) and covered smut (*Ustilago hordei*) against artificial background (in the field) followed by the test (invasive) assessment of the variety samples at the stage of competitive variety trial.

Key words: winter barley; resistance; hybridization; breeding; false loose smut; covered smut.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Легкун И.Б. Создание и оценка сортов ячменя озимого на групповую устойчивость к головневым заболеваниям. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):191-196.

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Legkun I.B. Development and evaluation of winter barley varieties for group resistance to smut diseases. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* – *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(2):191-196.

УДК 633.16:631.527

Поступила в редакцию 18.11.2014 г.

Принята к публикации 24.02.2015 г.

© АВТОР, 2015



e-mail: legkuni@mail.ru

До недавнего времени о существовании коммерческих сортов ячменя озимого с групповой устойчивостью к головневым заболеваниям было недостаточно информации (Кривченко, 1984; Степановских, 1990; Шеремет, Легкун, 2010). В товарном производстве это означало абсолютную зависимость от фунгицидов, что в итоге выливалось в увеличение себестоимости конечного продукта. С учетом неизбежного риска, связанного с применением химических средств защиты, экономической и экологической составляющих проблемы, весьма актуальным является именно селекционный путь создания устойчивых к возбудителям головневых заболеваний сортов ячменя озимого.

В настоящее время у ячменя идентифицировано 15 генов, контролирующих расоспецифическую устойчивость к пыльной головне, которые обозначаются символом *Run* (resistance to *Ustilago nuda*) (*Run 1–Run 15*) и обладают доминантным характером наследования. Только ген *run 7* является рецессивным. Наиболее эффективными признаны *Run 8*, *Run 12* и *Run 15* (Menzies, Thomas, 2014; Zang, Eckstein, 2015). На базе известных генов устойчивости получен ряд коммерческих сортов ячменя ярового, между тем проблема устойчивости к головневым патогенам ячменя озимого до недавнего времени оставалась открытой (Menzies, Thomas, 2014).

Появление в Украине устойчивых к обозначенным патогенам сортов ячменя озимого датировано 2005 г. В стране работу по данному направлению инициировал отдел селекции и семеноводства ячменя СГИ–НЦ СС. Первыми сортами такого типа были Зимовый (2005), Достойный, Трудивнык, Селена Стар, Абориген (2006). В дальнейшем были созданы Академичный, Айвенго (2012), Буревий (2013), Снегова королева (2014), Девятый вал (2015), Презен (ГСИ) селекции СГИ–НЦ СС, однако природа групповой устойчивости оставалась недостаточно изученной.

Материалы и методы

Изучение резистентности ячменя озимого к видам рода *Ustilago* – пыльной [*Ustilago tritici. hordei* (Jens.) Kell. Et Sw.], ложной пыльной, или черной пыльной [*Ustilago nigra* Tarpe = *Ustilago avenae* (Pers.) Rostr.], и твердой (каменной) [*Ustilago hordei* (Pers.) Lagerh] (Гарибова, Лекомцева, 2005) головне проводилось на протяжении 2007–2010 гг. на двух группах сортов – восприимчивых и с высоким уровнем резистентности. (В основном тексте настоящей работы приводятся как синонимы старые, более известные, названия патогенов: пыльная головня – *Ustilago nuda* (Jensen) Rostr.; ложная пыльная, или черная, головня – *Ustilago nigra* Tarpe.). Исследования проводили в четырех вариантах: протравленными системным фунгицидом Витавакс 200 ФФ^Р с нормой расхода 3,0 л/т и непротравленными семенами, которые были получены с искусственных инфекционных фонов. Семена предварительно инокулировали смесью телиоспор рас видов пыльной головни (ожидаем реакцию иммунитета к *U. nigra*) и телиоспорами рас твердой головни (ожидаем реакцию иммунитета к *U. hordei*) – по пятьдесят зерновок в каждом из вариантов. При определении влияния патогенов на урожайность растений учитывались скрытые

(энергия прорастания, всхожесть) и прямые (разница в урожайности между вариантами) потери зерна.

Наследуемость резистентности изучалась в гибридных поколениях F₁–F₂, полученных от скрещивания доноров с.і. 13664 (носитель гена *Run 8*), Джая Кабутак с сортами, восприимчивыми к головневым заболеваниям (Падёрина, 1981). В скрещиваниях использовались сорта ячменя озимого Одесский 165, Манас, Тамань и Основа. Определение сцепления генов устойчивости к черной пыльной и твердой головне проводили по дигибридной схеме на семьях второго поколения BC₁ по комбинациям (Одесский 165 × с.і. 13664) F₁ × Одесский 165; (Манас × Джая Кабутак) F₁ × Манас; (Тамань × с.і. 13664) F₁ × Тамань; (Основа × Джая Кабутак) F₁ × Основа. Подход заключался в инокулировании более 300 растений F₁ по всем комбинациям скрещивания методом половинок, раздельно черной пыльной и твердой головней.

На всех этапах селекционного процесса нами использована типичная схема посева, при которой каждая делянка инфицируется максимально возможной одинаковой инфекционной дозой. Фоновый накопитель размещали через каждые 20 делянок (с интервалом 30 м) во всех питомниках селекционного процесса.

Величину рекомбинации вычисляли методом максимальной достоверности по Фишеру (Рокицкий, 1973). Расчет χ^2 для данных расщепления проводили по Рокицкому (1973).

Результаты

Среди сортов, восприимчивых и резистентных к *U. nigra* и *U. hordei*, абсолютный показатель недобора урожая от скрытых (снижение энергии прорастания, всхожести) и прямых (пораженные растения в посеве) потерь, по нашим данным, составил 44,1 % (табл. 1). Отметим, что степень поражения патогенами среди восприимчивых сортов достаточно вариабельна. Относительно второй группы можно утверждать, что представленные сорта обладают абсолютной устойчивостью к головневым заболеваниям, как минимум к двум контролируемым видам головни – *U. nigra* и *U. hordei*.

Для определения природы устойчивости доноров с.і. 13664 и Джая Кабутак к черной пыльной и твердой головне в селекции сортов ячменя озимого мы провели гибридологический анализ.

Тип наследования резистентности F₁ оценивали по результатам реакции на инфицирование семян (методом половинок) отдельными вариантами как черной пыльной (первый вариант), так и твердой (второй вариант) головни.

В первом варианте не выявлено ни одного колоса, пораженного возбудителем черной пыльной головни. Следовательно, можем предполагать доминантный характер наследования признака (табл. 2). Выявленная устойчивость на фоне местных популяций *U. nigra* (условно обозначим – *Rung*) ранжируется как высокая.

Во втором варианте, при инокулировании другой половины зерен популяцией местных рас твердой головни, наблюдалась аналогичная картина.

В F₁ во всех комбинациях скрещиваний в период полного колосения инфекции твердой головни не выявлено

Таблица 1. Поражение сортов ячменя озимого головневыми патогенами на естественном фоне (2007–2008 гг.)

Сорт	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Урожай зерна с 50 растений, г		Поражение массива ячменя озимого головней, %		Суммарные потери урожая, %
			посев необеззараженными семенами	сохранение урожая при обеззараживании семян	<i>U. nuda</i> , <i>U. nigra</i>	<i>U. hordei</i>	
2007 г.							
Паллидум 90-55-74	76	82	158,6	+96,3**	17,9	16,2	44,1
Росава	92	96	173,0	+11,2	0,6	1,1	1,7
Основа	88	90	137,8	+33,6**	7,1	9,2	18,3
Метелица	89	92	126,5	+16,0*	5,3	8,6	13,9
Зимовый	98	98	194,3	–	–	–	–
Трудивнык	95	95	173,0	–	–	–	–
Достойный	96	97	168,6	–	–	–	–
Селена Стар	94	94	187,6	–	0,03	–	–
2008 г.							
Паллидум 90-55-74	83	88	184,6	+73,7**	15,6	10,2	30,8
Росава	93	95	125,1	+129,8**	0,2	0,9	1,1
Основа	89	92	235,4	+42,2**	5,8	7,4	13,2
Метелица	90	92	200,7	+46,4**	3,7	9,4	13,1
Зимовый	97	97	211,4	–	–	–	–
Трудивнык	93	95	237,0	–	–	–	–
Достойный	99	99	246,2	–	–	–	–
Селена Стар	96	96	246,8	–	–	–	–

Достоверно при: * 0,05 %; ** 0,01 %.

Таблица 2. Наследование резистентности к популяциям местных рас черной пыльной головни (*U. nigra*) у F₁ и F₂ ячменя озимого на искусственном инфекционном фоне (2004–2005 гг.)

Комбинации скрещивания	F ₁		F ₂		Расщепление, шт.				χ^2 3 : 1
	Кол-во растений, шт.		Зимостой- кость, %	Кол-во рас- тений	фактическое		теоретически ожидаемое		
	общее	пора- женных			резистентных	восприимчивых	резистентных	восприимчивых	
Одесский 165 × с.и. 13664	48	0	75,1	580	441	139	435,0	145,0	0,33
Тамань × с.и. 13664	48	0	73,4	624	476	148	468,0	156,0	0,55
Основа × Джая Кабутак	46	0	68,1	494	374	120	370,3	123,7	0,15
Манас × Джая Кабутак	47	0	69,5	409	296	113	381,7	127,3	20,8

(табл. 3). Нами не было выявлено ни одного соруса возбудителя, что свидетельствует о доминантном эффекте проявления гена, который обуславливает устойчивость к *U. hordei* (условно обозначим – *Ruh*).

Расщепление в F₂ на резистентные и восприимчивые во всех комбинациях скрещивания зафиксировано в соотношении, близком к 3 : 1. Следовательно, наследование резистентности к обоим видам патогена (у обоих доноров устойчивости) происходило моногенно.

Предположим, что это два самостоятельных гена и находятся они не в разных, а в одной гомологичной паре хромосом. Для установления наличия сцепления генов устойчивости к указанным видам головни нами проведены анализирующие скрещивания BC₁ (F₁ × родительский восприимчивый сорт) носителей генов:

$$\frac{Rung\ Ruh}{rung\ ruh} \times \frac{rung\ ruh}{rung\ ruh}$$

Таблица 3. Наследование резистентности в F₁ и F₂ ячменя озимого к популяциям местных рас твердой головни при искусственном инокулировании (2004–2005 гг.)

Комбинации скрещивания	F ₁		F ₂			Ожидаемое расщепление, шт.				χ^2 3:1
	Кол-во растений	Кол-во колосьев, шт.		Пере-зимовало, %	Кол-во растений	фактическое		теоретическое		
		резис-тентных	пора-женных			резис-тентных	повреж-денных	резис-тентных	повреж-денных	
Одесский 165 × с.и. 13664	47	98	0	72,4	530	407	123	397,3	132,7	0,95
Тамань × с.и. 13664	41	99	0	73,1	512	391	121	384,0	128,0	0,51
Основа × Джау Кабутак	45	88	0	69,8	489	370	119	366,7	122,3	0,12
Манас × Джау Кабутак	40	86	0	70,7	496	377	119	371,7	124,3	0,30

Таблица 4. Дигбридологический анализ наследования устойчивости к местным популяциям рас черной пыльной и твердой головни

Комбинации скрещивания	n	Кол-во номеров								Рекомбинация, %	χ^2 1:1:1:1
		резистентных, <i>Rung Ruh</i> / <i>rung ruh</i>		поврежденных черной пыльной головней, <i>rung Ruh</i> / <i>rung Ruh</i>		поврежденных твердой головней, <i>Rung ruh</i> / <i>Rung ruh</i>		восприимчивых к обоим видам головни, <i>rung ruh</i> / <i>rung ruh</i>			
		F ₂	F ₂	%	F ₂	%	F ₂	%	F ₂		
(Одесский 165 × с.и. 13664) F ₁ × Одесский 165	287	207	72,1 ± 2,6	9	3,1 ± 1,7	10	3,5 ± 1,8	61	21,3 ± 2,4	7,1	364,7
(Тамань × с.и. 13664) F ₁ × Тамань	292	215	73,6 ± 2,6	6	2,1 ± 0,8	9	3,1 ± 1,0	62	21,2 ± 2,4	5,1	295,4
(Манас × Джау Кабутак) F ₁ × Манас	274	191	69,7 ± 2,8	12	4,4 ± 1,5	14	5,1 ± 1,3	57	20,8 ± 2,5	9,5	310,9
(Основа × Джау Кабутак) F ₁ × Основа	281	200	71,2 ± 2,7	12	4,3 ± 1,2	11	3,9 ± 1,2	58	20,6 ± 2,4	8,2	339,8

Оценка устойчивости к головневым патогенам BC₁ была корректной лишь в анализе семей второго поколения (F₂). Каждое растение BC₁F₁ было обмолочено отдельно, зерна разделены пополам и искусственно инфицированы (методом половинок) местными популяциями: одна половина – черной пыльной, вторая – твердой головней.

При апостериорном рассмотрении результатов исследования в случае независимого наследования можно ожидать четыре фенотипических класса в соотношении 1:1:1:1, а при сцеплении – 3:1. Полевая оценка заключалась в учете фенотипических классов (табл. 4).

Нами было получено четыре фенотипических класса, но соотношение их было отличным от теоретически ожидаемого для независимого наследования. В абсолютном большинстве обнаружен класс резистентных фенотипов к обоим видам головни – генотип *Rung Ruh*/*rung ruh*. Он составил более 70 % с незначительными колебаниями между комбинациями.

Следующий выявленный класс генотипов, восприимчивых к обоим видам головни, – генотип *rung ruh*/*rung ruh*. Он составил более 20 % с незначительными колебаниями.

На долю рекомбинантных классов (восприимчивого к черной пыльной/устойчивого к твердой головне (генотип *rung Ruh*/*rung Ruh*), и, наоборот, устойчивого к черной пыльной/восприимчивого к твердой головне (генотип *Rung ruh*/*Rung ruh*), пришлось оставшаяся часть. Таким образом, по результатам гибридологического анализа можно сделать вывод о дигенном характере наследования признаков устойчивости к *U. nigra* и *U. hordei* и об очень близком расположении генов устойчивости в хромосоме. Так, процент рекомбинации описанных генов во время дупликации хромосом не превышает абсолютного значения в 9,5 % (в комбинации [Манас × Джау Кабутак] F₁ × Манас).

Сцепленным наследованием генов устойчивости обусловлена эффективность использования представленных доноров в селекции сортов ячменя озимого на групповую устойчивость к *U. nigra* и *U. hordei*.

Успех в селекции в значительной степени зависит от достоверности полевой оценки. Оценка и отбор генотипов на резистентность к видам пыльной головни проводились в условиях жесткого инфекционного фона, т. е. имеющийся естественный инфекционный фон усиливался наличием

Таблица 5. Устойчивость генотипов в селекционных питомниках

Питомник	2000–2002 гг.		2005–2007 гг.	
	Кол-во, шт.	%	Кол-во, шт.	%
Гибридных популяций	125	80,0	119	74,1
Гибридный	168	54,3	171	31,7
Селекционный	18434	92,5	11200	95,0
Контрольный	1287	81,8	559	94,4
Предварительного сортоиспытания	190	90,5	–	–
Конкурсного сортоиспытания	105	92,2	95	90,9

специальной высоковосприимчивой линии Паллидум 90-55-74. Закладывались деланки четырех типов питомников: селекционный, контрольный, предварительного и конкурсного сортоиспытаний.

В условиях жестких браковок с каждым этапом селекции количество устойчивых генотипов относительно общего объема питомников возрастало (табл. 5). В случае оценок в предварительном сортоиспытании после ротации селекционного материала, включающего все звенья селекции, результаты тестирования показали достаточно высокий уровень достоверности полевой оценки предыдущих поколений (90 %) (см. Дополнительные материалы¹).

Из 60 образцов, отобранных из всего материала предыдущих лет испытаний, лишь шесть оказались восприимчивыми к черной пыльной и твердой головне. Первые четыре линии поражаются лишь черной пыльной головней, что подтверждает факт сцепленного наследования доминантных генов *Rung* и *Ruh* к возбудителям *U. nigra* и *U. hordei*.

Обсуждение

Из литературных источников (Кривченко, 1984; Степановских, 1990) известно, что из-за прямых и скрытых потерь недоборы урожая ячменя ярового могут достигать 30 %, актуальность же вредоносности возбудителей головневых заболеваний для ячменя озимого освещена недостаточно.

Исследования, проведенные в настоящей работе, дают основания говорить о большей вредоносности головневых заболеваний на ячмене озимом, чем на ячмене яровом. Недобор урожая вследствие прямых и скрытых потерь в зависимости от уровня восприимчивости – устойчивости сорта ячменя озимого может достигать до 44,1 % (табл. 1).

Устойчивость к возбудителям головневых заболеваний изученных сортов ячменя озимого, созданных в СГИ–НЦ СС, может основываться на влиянии доноров устойчивости (линия с.і. 13664, сорт Джау Кабутак) (Шеремет, Легкун, 2010).

В соответствии с данными Moseman, Metcalfe (Моземан, 1973) для ячменя и *U. nigra* вероятным является характер взаимодействия генетических систем, отвечающих гипотезе «ген-на-ген». Итак, с начала исследований у нас были априорные основания ожидать проявления

нескольких генетических «факторов», обуславливающих резистентность изученных сортов к головневым патогенам (Menzies, Steffenson, 2010).

Как показал гибридологический анализ, проведенный с использованием указанных источников, наследуемость резистентности к возбудителям *U. nigra* и *U. hordei* контролируется двумя доминантными генами, *Rung* и *Ruh*. Представленные гены устойчивости к обоим видам головни с высокой вероятностью наследуются сцепленно. При дигибридном анализирующем скрещивании доля кроссинговера между ними по всем комбинациям скрещивания не превышает 9,5 %.

Настоящей работой доказана высокая эффективность источников с.і. 13664 и Джау Кабутак (описывается впервые) в качестве доноров устойчивости к популяциям местных рас возбудителей *U. nigra* и *U. hordei*. Представленные доноры являются одинаково эффективными в селекции на резистентность к *U. nigra* и *U. hordei*. Данная информация особенно ценна в отношении донора с.і. 13664 (носителя гена *Run 8*), который, являясь признанным эффективным источником устойчивости к пыльной головне (Zang, Eckstein, 2015), оказался высокоэффективным источником резистентности еще и к черной головне.

При создании высокоустойчивого материала нами были использованы несколько принципов:

поиск эффективных доноров устойчивости к возбудителям головневых заболеваний, задействованы яровые доноры (с.і. 13664 и Джау Кабутак);

вовлечение в селекционную программу доноров – носителей эффективных генов устойчивости к популяциям местных рас видов головни;

создание эффективного инфекционного фона в селекции на резистентность к возбудителям головни.

Ячмень озимый является факультативным самоопылителем, однако, по нашим наблюдениям, этой культуре свойственен высокий уровень открытого цветения, причем склонность к перекрестному типу опыления наблюдается ежегодно (Шеремет, Легкун, 2010), что является одним из основных условий для природного инфицирования цветка и зародыша при соответствующей фоновой нагрузке видами пыльной головни.

При оценке селекционного материала нами был использован комбинированный подход, включающий следующее: естественное инфицирование колосьев (во время цветения, налива и сбора зерна) на усиленном фоне в по-

¹ Дополнительные материалы см. в Приложении 2 по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2015-06/appx2.pdf>

левых условиях и искусственная (тестовая) оценка номеров – искусственное нанесение инфекции (на предварительно подготовленную зерновку). В конкурсном сортоиспытании проводилась тестовая оценка линий при искусственном заражении черной пыльной (*U. nigra*) и твердой (*U. hordei*) головней.

Предложен эффективный метод, позволяющий без дополнительных материальных затрат проводить одновременную оценку и отбор селекционного материала на устойчивость к местным популяциям черной пыльной и твердой головней во всех звеньях селекционного процесса. Метод позволяет «отсеять» поврежденные генотипы уже на первых этапах селекции.

В 2010 г. при тестовой оценке линий конкурсного сортоиспытания на устойчивость к заражению телиоспорами местных популяций *U. nigra* и *U. hordei* из 60 образцов лишь шесть оказались восприимчивыми. При этом четыре линии поражались лишь черной пыльной головней, что подтверждает факт сцепленного наследования доминантных генов *Rung* и *Ruh* к возбудителям *U. nigra* и *U. hordei*.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии (Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.
- Кривченко В.И. Устойчивость зерновых культур к возбудителям головневых болезней. М.: Колос, 1984.
- Моземан Д.Г. Болезни ячменя и борьба с ними. Ячмень. М.: Колос, 1973.
- Падерина Е.В. Использование метода возвратных скрещиваний в селекции ячменя на устойчивость к головневым заболеваниям. Е.В. Падерина. Селекция и семеноводство зерновых культур в Сибири. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1981.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая шк., 1973.
- Степановских А.С. Головневые болезни ячменя. А.С. Степановских. Челябинск: Южно-Уральское кн. изд-во, 1990.
- Шеремет О.М., Легкун І.Б. Успадкування стійкості до місцевої популяції рас летючої чорної (*Ustilago nigra*) та твердої (*Ustilago hordei*) видів сажки в селекції озимого ячменю. Бюл. Інституту зернового господарства. Дніпропетровськ, 2010;(39):117-120.
- Menzies J.G., Steffenson B.J., Kleinhofs A. A resistance gene to *Ustilago nuda* in barley is located on chromosome 3H. Can. J. Plant Pathol., 2010;32(2):247-251.
- Menzies J.G., Thomas P.L., Woods S. Incidence and severity of loose smut and surface-borne smuts of barley on the Canadian prairies from 1972 to 2009. Can. J. Plant Pathol., 2014;36(3):300-310.
- Zang W., Eckstein P.E., Colin M., Voth D., Himmelbach A., Beier S., Stein N., Scoles G.J., Beattie A.D. Fine mapping and identification of a candidate gene for the barley *Un8* true loose smut resistance gene. Theor. Appl. Genet., 2015;128:1209-1218. DOI: 10.1007/s00122-2501-5