

УДК 633.11:632.934(470.324)

DOI 10.30679/2587-9847-2020-29-214-221

**ГОЛОВНЕВЫЕ БОЛЕЗНИ ПШЕНИЦЫ НА ТЕРРИТОРИИ
ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЁМНОГО ЗАПОВЕДНИКА,
ВЫЯВЛЕНИЕ ИСТОЧНИКОВ И ДОНРОВ УСТОЙЧИВОСТИ**

Репникова Е.Г.; Зеленева Ю.В., д-р биол. наук, доцент; Судникова В.П., канд. с.-х. наук
Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И. В. Мичурина» (Тамбов)

Реферат. Головневые болезни озимой пшеницы снижают урожайность более чем на 30%. Борьба с ними достаточно сложно. Депрессия возбудителей головневых болезней связана с внедрением устойчивых районированных сортов и грамотным протравливанием семенного материала малотоксичными системными фунгицидами нового поколения. Экономический ущерб от головни трудно переоценить, так как при высокой распространённости болезни в посевах, урожай можно считать потерянным полностью, поскольку он непригоден ни для каких целей. Скармливание его животным приводит к острым желудочно-кишечным заболеваниям, разложению печени и нередко гибели, а у стельных животных - к выкидышам. Среди селекционного материала яровой пшеницы Среднерусского филиала Федерального Научного центра им. И. В. Мичурина (Тамбовская область) в результате целенаправленной работы на повышение результативности селекции устойчивых сортов к возбудителям особо вредоносных болезней выделены и отобраны в качестве потенциальных генетических источников и доноров селекционные линии и номера, сочетающие устойчивость к болезням (пыльная и твёрдая головня) с комплексом других положительных признаков и свойств, в первую очередь, урожайность и адаптивность к условиям ЦЧР.

Ключевые слова: селекция пшеницы, головня пшеницы, устойчивость, восприимчивость, патогенный комплекс.

Abstract. Smut diseases of winter wheat reduce productivity by more than 30%. Fighting them is quite difficult. Depression of smut pathogens is associated with the introduction of stable zoned varieties and competent dressing of seed material with low-toxic systemic fungicides of a new generation. The economic damage from smut can hardly be overestimated, since with a high prevalence of the disease in crops, the crop can be considered completely lost, since it is unsuitable for any purpose. Feeding it to animals leads to acute gastrointestinal diseases, decomposition of the liver and often death, and in pregnant animals to miscarriages. Among the breeding material of spring wheat of the Central Russian branch of the Federal Scientific Center named after I.V. Michurina (Tambov Region), as a result of targeted work to increase the productivity of breeding resistant varieties to pathogens of especially harmful diseases, breeding lines and numbers combining disease resistance (dusty and hard smut) were identified and selected as potential genetic sources and donors a set of other positive signs and properties, first of all, productivity and adaptability to the conditions of the Central Chernozem Region.

Key words: wheat selection, smut, resistance, susceptibility, pathogenic complex.

Введение. Опыт мировой науки и сельскохозяйственной практики свидетельствуют, что наиболее эффективным, экономически выгодным, экологически и социально оправданным способом защиты растений от болезней и вредителей является селекция и районирование устойчивых сортов. Но приходится констатировать, что для Центрально-Черноземного региона эта проблема пока не решена. В результате селекции сформировался центрально-чернозёмный агроэкотип зерновых колосовых культур, адаптированных к зональным

условиям, но восприимчивый к биотическим стрессорам в значительной степени, лимитирующих урожайность и рентабельность производства продукции.

Одними из вредоносных болезней пшеницы являются пыльная и твердая головня - возбудители облигатные грибы-паразиты: *Ustilago tritici* (Pers) Gens. и *Tilletia caries* (DC).

Для реализации задач по снижению распространения болезни, получения незаражённого сельскохозяйственного продукта, повсеместно используется обработка семенного материала фунгицидами. Использование современных препаратов практически полностью устраняет прямые потери сельскохозяйственного продукта, они эффективно уничтожают споры на семенах и в почве. Однако метод применения протравителей семенного материала наносит урон окружающей среде, здоровью человека. Этот способ защиты экономически не выгоден и неприемлем при органическом земледелии [1; 2]

Использование генетического сопротивления у растительных организмов к опасным грибным паразитам является многообещающим выбором эффективного управления инфекционным процессом, способом, безвредным для окружающей среды. Известно 15 олигогенов, предопределяющих устойчивость к твёрдой головне пшеницы (*Bt1* - *Bt15*) [3; 4]. Они присутствуют в генотипе различных сортов и линий пшеницы по отдельности или в сочетании нескольких *Bt-генов*.

Прошлые генетические исследования показали, что наследование устойчивости пшеницы к твёрдой головне контролируется преимущественно доминантными генами (четырнадцать генов из изученных пятнадцати) [5; 6; 7], только ген *Bt3* является рецессивным. В литературе имеются сообщения о явлении неполного доминирования в наследовании данного признака [8].

С 1926 до 1945 были идентифицированы шесть генов устойчивости к пыльной головне: (Сорт Martin (M1): ген *Bt1*, Hussar (H) - *Bt2*, Ridit (rd) - *Bt3*, Turkey (T) - *Bt4*, Rio (R) - *Bt6* и Martin (M2) - *Bt7*), а также пять незначительных генов (*U*, *V*, *W*, *X*, *Y*) [9]. В дальнейшем исследовано ещё девять основных генов.

Накопленная в XX в. информация о генетическом контроле устойчивости пшеницы к *Ustilago tritici* [10; 11; 12; 13; 14; 15; 16; 17; 18; 19; 20] свидетельствует о следующем: сорта и линии могут различаться по устойчивости к популяциям и расам пыльной головни, что связано с действием расоспецифических *Ut-генов*, локализованных в хромосомах (ядерные гены). Одни из них могут защищать растения против всей популяции, другие - против отдельных рас патогена. Первые относятся к главным или основным *Ut-генам*, вторые - к второстепенным или дополнительным с меньшим влиянием на паразита. Один *Ut-ген* может контролировать устойчивость к одной или к нескольким расам. Устойчивость к одной расе может быть обусловлена разными одиночными генами. *Ut-гены* чаще всего бывают доминантные, но встречаются также и рецессивные, успешно противостоящие определённым расам патогена. *Ut-гены* различаются по времени влияния на паразита: одни из них не позволяют мицелию проникать через стенку завязи в семяпочку; другие парализуют развитие мицелия в щитке и зародыше; третьи останавливают продвижение мицелия по растению на том или ином этапе до колошения растения. Расы *Ustilago tritici*, взаимодействуя с хозяином, содержащим различные *Ut-гены*, могут определять различные морфологические и физиологические проявления у растений (гибель завязи, снижение всхожести семян, сокращение длины поражённого побега и др.). Устойчивость растений к пыльной головне в ряде случаев может зависеть от внеядерных генов - плазмогенов. Очевидно, эти закономерности следует учитывать при планировании и проведении новых генетических экспериментов [21; 18; 22; 23].

К настоящему моменту в каталоге генных символов пшеницы зафиксированы 6 генов устойчивости к пыльной головне: *Ut1-Ut4*, *Ut-x* [24], *Ut6* [25]. Анализ работы

многочисленных авторов показал, что устойчивость к пыльной головне может контролироваться 1, 2 или 3 генами [10; 26; 11; 27; 28; 18; 29; 23].

Наличие комплементарного гену вирулентности *utv5* гена устойчивости *Ut5* находится под вопросом [30], и в официальный каталог генных символов пшеницы [24] он не включён. Однако R.G.. Saini с соавт. [31] выявили один общий ген устойчивости к пыльной головне как у южноафриканского сорта Sonor (TD-14), так и у сортов NP-824 и Col.222, для которых был определён ген *Ut5*.

Ген устойчивости *Utd1*, локализованный в хромосоме 5BS, был выявлен H.S. Randhawa с коллегами [32]. Он присутствует в гибридах D93213; P9163-BJ08*B; VIR 51658.

Ген *Ut6* обнаружен M.T. Kassa с соавт. [25] в сорте AC Foremost. Он локализован на хромосоме 5BL.

С помощью ДНК-маркёров на хромосоме 2BL J.D. Procunier с коллегами [33] локализовали ген устойчивости *Utx* у канадского сорта пшеницы CDC Biggar (Tobari 66/Romany 66).

У линии Chinese Spring (Thatcher 2A) было предположено наличие в хромосоме 2A гена устойчивости пшеницы к пыльной головне *UtCS* [16; 34].

Ген *UtM* выявлен у итальянского сорта Mara. Производными от Mara являются устойчивые к расе 16 сорта Acciaio, Bastion, Blonda. [34].

Анализ заражённого пыльной головней потомства F₂ гибрида Veery#3/Тулайковская юбилейная показал, что их гены устойчивости (условные символы *UtR₁* и *UtR₂*) не аллельны и не сцеплены друг с другом [34].

Анализ гибридов с участием сортов Ботаническая 2 и Харьковская 10 (расщепление по устойчивости в их гибридах с Thatcher и Норе и отсутствие расщепления в гибриде Ботаническая 2/Харьковская 10) позволяет предполагать у них наличие высокоэффективного гена *UtB*, унаследованного, по-видимому, от пырея (через ППГ-56) [34].

Как показывают исследования [35; 36; 37; 38; 39], в мировой коллекции генов устойчивости к пыльной головне чаще всего представлен ген *Ut1*. По-видимому, ещё более представительная группа доноров устойчивости (группа Thatcher) имеет ген устойчивости (*UtTh*), идентичный, аллельный или тесно сцепленный с *Ut1* [35]. По предположению А.А. Вьюшкова [20], этот ген мог быть интродуцирован из озимых Крымок (*Turkey*, *Kanred*). Но более вероятно, что центральным звеном, объединяющим эти гены, является сорт Hard Red Calcutta, который является общим предком всех трёх дифференциаторов с комплементарным гену вирулентности *Utv1* геном устойчивости *Ut1*: Renfrew (TD-2), Red Bobs (TD-10) (через Marguis) и Florence-Aurore (TD-3) [40]. Marguis стал родоначальником двух ключевых в плане селекции на устойчивость к пыльной головне сортов яровой мягкой пшеницы Thatcher и DC II-21-44 [34].

Объекты и методы исследований. Исследования проводились с 2005 по 2019 г.г. в базе филиала Федерального Научного центра им. И. В. Мичурина (Тамбовская область). Климат – умеренно континентальный. Средняя температура воздуха самого теплого месяца, июля, +19,0 - +20,7°C, а самого холодного, января, –10,5 - –11,5°C. Продолжительность безморозного периода 150 дней. Сумма температур выше 10°C составляет 2350 - 2580 °C. Количество осадков за вегетационный период выпадает 298 - 308 мм, но распределение их по месяцам неравномерное. Гидротермический коэффициент изменяется от 0,3 в сухие годы до 2,0 во влажные. Поэтому дефицит влаги представляет собой один из основных факторов лимитирующий формирование урожая сельскохозяйственных культур. Годовая сумма осадков равна 469,9 мм.

В области преобладают черноземные почвы, механический состав преимущественно тяжелосуглинистый. Почва опытного участка, на котором заложены опыты, характеризовалась содержанием в пахотном слое (0 - 30 см) подвижного фосфора

и калия (по Чирикову) – 22,0 и 10,9 соответственно. Реакция почвенного раствора ($pH_{\text{сол}}$) – 5,5, гидролитическая кислотность – 3,9, сумма поглощенных оснований – 57,2.

Инфекционным материалом для оценки образцов по устойчивости к головне служили популяции, собранные на поражённых растениях районированных сортов пшеницы. При массовой оценке исходного коллекционного и селекционного материала определяли устойчивость к смеси популяций. При этом после изучения расового состава возбудителей проводили оценку к наиболее агрессивным для данной зоны расам головни.

T. caries собирали в период восковой или полной спелости растения-хозяина, споры *U. tritici* собирали в начале выхода колосьев из влагалищ листьев в фазу колошения.

В течение 2-3 суток весь собранный материал сушился в тёплом сухом месте. После этого поражённые колосья связывали в снопики и держали в сухом, прохладном, хорошо проветриваемом месте. По данным Кривченко и Хохловой [41], хламидоспоры большинства видов головни могут храниться в комнатных условиях в гербарных образцах без существенной потери всхожести в течение длительного времени, например, *T. Levis* - до 25 лет.

Хламидоспоры *U. tritici* хранили в холодильнике при температуре 0 - +3°C, жизнеспособность их в этих условиях сохранялась до 6-8 месяцев.

Если инокулюм после просушки должен быть использован для инокуляции, то хламидоспоры стряхивали с колосьев, просеивали и использовали в работе. Перед инокуляцией хламидоспоры обязательно проверяли на жизнеспособность [42].

Для инокуляции пшеницы твёрдой головнёй использовали известный метод В.И. Кривченко [43].

Для инокуляции пшеницы пыльной головнёй использовали вакуумный метод. В поле вакуумный аппарат обслуживают два человека. Метод впервые был предложен Муром в 1936 г. Им же был сконструирован и первый аппарат [41]. Для заражения большого объёма селекционного материала вакуумный аппарат был усовершенствован в нашей лаборатории под руководством В.В. Плахотника.

Обсуждение результатов. В полевых инфекционных питомниках возбудителей болезней Среднерусского филиала Федерального Научного центра им. И. В. Мичурина (Тамбовская область) изучено 1604 сортообразца яровой пшеницы, включающие в себя коммерческие сорта яровой пшеницы, сорта и линии из генофонда Мировой коллекции ВИР, а также оригинальные селекционные линии яровой пшеницы, полученные в филиале от скрещивания современных источников и генетических доноров устойчивости к возбудителям болезней с районированными сортами.

На всех этапах селекционного процесса проводили испытания селекционного материала по устойчивости к стрессовым факторам биотического характера с применением искусственных инфекционных фонов в четырёх инфекционных питомниках (к септориозу, пыльной и твёрдой головне, бурой ржавчине). В качестве контроля брали восприимчивый сорт яровой пшеницы - Прохоровка. В условиях искусственного инфекционного фона сорт-стандарт поражался пыльной и твёрдой головнёй не менее, чем на 70%.

По итогам иммунологических оценок и браковки материала по фенотипу среди яровой пшеницы было отобраны источники устойчивости, наиболее полно отвечающих требованиям, предъявляемым к исходному материалу.

Испытания, проводимые с 2004 по 2019 гг., подтвердили устойчивость к пыльной головне у 77 образцов, например: 31684, Грузия; 61292, Беларусь; 31942, 34211, Бразилия; 31622, Кения, 34646, 34804; 47952, Мексика и др. К твёрдой головне проявили устойчивость 18 образцов, в их число вошли: 33333, Индия; 49441, Канада; три образца без номера каталога из Канады: AC Alta, AC Frank, AC Gerta; 30104, 32662, 349073, 349115, Мексика; 34985, 47066, Перу; 31574, 31959, 31985, 32581, 33445, СИММУТ и

49270, 31353, США. Для селекции на иммунитет особенную ценность будут представлять образцы, обладающие устойчивостью к двум и более патогенам.

В 2014 и 2017г.г. в коллекцию ВИР были переданы 25 сортообразцов мягкой пшеницы, обладающих в том числе устойчивостью к пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР (Таблица 1).

Таблица 1 – Источники и доноры устойчивости яровой мягкой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным болезням, созданные в Среднерусском филиале ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» и переданные в коллекцию ВИР.

2014 г.				2017 г			
Линия, разновидность	Головня, %		Наличие генов устойчивости к болезням	Линия, разновидность	Головня, %		Наличие генов устойчивости к болезням
	пыльная	твёрдая			пыльная	твёрдая	
RL-3 , lutea.	4	0	<i>Lr19,Sr25</i>	Д-869(7), lutea.	2	5	<i>Lr9</i>
RL-6, lutea.	0	0	не выявлено	St.3/09-1, lutea.	4	32	не выявлено
RL-27-8, lutea.	13	28	не выявлено	St.3/09-2, eritr.	4	32	не выявлено
RL-6-4, lutea.	0	0	не выявлено	St. 1/10, lutea.	0	0	не выявлено
RL-6-8, lutea.	0	0	не выявлено	St.10/10, lutea..	0	8	не выявлено
СФР 34396-2, lutea.	21	17	<i>Lr10,Lr20</i>	St.18/10-68/4, lutea.	0	0	не выявлено
СФР 193-12-8-6-1, lutea.	0	0	<i>Lr10,Lr19, Sr25,Lr26, Pm8,Sr31,Yr9</i>	RL1443(08), lutea.	0	4	не выявлено
СФР 135-17-20-2, lutea.	0	0	<i>Lr10,Lr19, Sr25,Lr20, Lr26,Pm8, Sr31,Yr9</i>	RL2034(08), lutea.	0	2	<i>Lr19, Sr25</i>
RL-16, lutea.	0	58	<i>Lr19,Sr25, Lr20</i>	RL2198(06), lutea.	10	35	<i>Lr19, Sr25</i>
СФР 32338-1-17-1, lutea.	0	0	<i>Lr19,Sr25</i>	RL7917, eritr.	0	55	не выявлено
СФР 33809-7-3, lutea.	0	0	<i>Lr19,Sr25</i>	RL8494, lutea.	0	58	<i>Lr19, Sr25</i>
СФР 135-17-16-15, lutea.	0	0	<i>Lr10</i>	RL8498(a), lutea.	24	8	<i>Lr19, Sr25</i>
-	-	-	-	RL8498(б), lutea.	16	15	<i>Lr19, Sr25</i>

Изучена структура патогенного комплекса популяции возбудителя твёрдой головни пшеницы (*Tilletia caries* (D.C.) Tul). Результаты исследования дифференциации популяции по патогенным свойствам приведены в таблице 2.

Таблица 2 – Внутривидовая дифференциация популяции твердой головки пшеницы по патогенным свойствам

№ п/п	Тест-сорта	Символ гена	Пораженность, %	Эффективность
1	Martin	<i>Bt1</i> =M	9,5	низкая
2	Hussar	<i>Bt2</i> =H	21,0	не эффективен
3	Ridit	<i>Bt3</i> =Rd	43,1	не эффективен
4	Turkei	<i>Bt4</i> =T	0,0	высокая
5	Hohenheimer	<i>Bt5</i> =H	-	не известна
6	Rio, Burt, Oro	<i>Bt6</i> =R	5,0	средняя
7	Martin	<i>Bt7</i> =M	24,3	не эффективен
8	Vaygla 305	<i>Bt8</i> =C	4,0	средняя
9	Sel 1165-31-57	<i>Bt9</i> =E	0,0	высокая
10	Sel H66-23	<i>Bt10</i> =v	0,5	высокая
11	Заря	<i>BtZ</i>	9,3	низкая
12	Turkey 10016 (y)	<i>BtX</i>	18,3	не эффективен
13	Turkey 10016 (x)	<i>Bty</i>	21,5	не эффективен
14	CI 6155	<i>Btw</i>	21,5	не эффективен
контроль	Мироновская 808	-	38	-

Приведенные данные свидетельствуют, что популяция обладает широкой вирулентностью и высокой агрессивностью. На долю вирулентных генов (*pp-гены*) приходится 84,0%, агрессивных – 66,5%. В популяции не зарегистрировано лишь двух генов, вирулентных к генам устойчивости *Bt4* и *Bt9*. Различную степень эффективности к твердой головке могут обеспечить семь *Bt-генов*, в их числе высокую эффективность - *Bt4*, *Bt9*, *Bt10*, среднюю *Bt6*, *Bt8*, низкую - *Bt1*, *BtZ*, не эффективны - *Bt2*, *Bt3*, *Bt7*, *Bt13*, *BtX*, *BtY*, *BtW*.

Заключение. Среди селекционного материала яровой пшеницы Среднерусского филиала Федерального Научного центра им. И. В. Мичурина (Тамбовская область) в результате целенаправленной работы на повышение результативности селекции устойчивых сортов к возбудителям особо вредоносных болезней выделены и отобраны в качестве потенциальных генетических источников и доноров селекционные линии и номера, сочетающие устойчивость к болезням (пыльная и твердая головка) с комплексом других положительных признаков и свойств, в первую очередь, урожайность и адаптивность к условиям ЦЧР.

Исходя из сложившихся взаимоотношений в патосистеме сорт-хозяин – патоген в зерновом агрофитоценозе ЦЧР различную степень устойчивости к возбудителю твердой головки обеспечивают гены *Bt4*, *Bt9*, *Bt10*.

При формировании современных систем регулирования фитосанитарного состояния агроценозов и реализации задач по повышению эффективности борьбы с возбудителями эпифитотийно опасных заболеваний пшеницы необходимы сведения о зональных особенностях биологии фитопатогенов и направленности микроэволюционных процессов в определенных условиях обитания популяций.

Литература

1. Lipps, P.E. Seed and soil-borne diseases of field crop. Seed treatment for agronomic crops / P.E. Lipps, A.E. Dorrance, L.H. Rhoads, G. La Barge // The Ohio State University Bulletin., 2000. - 639-98: 3pp.
2. Yorgancılar, A. Screening Turkish and IWWIP germplasm (International winter wheat improvement program) for common bunt (*Tilletia foetida* (Wallr.) Liro, *illetia caries* (D.C.) Tul.) resistance under eskisehir field conditions / A. Yorgancılar, B. Akın, A.T. Kılınç, B. Yılmaz, Ö.

Yorgancılar, A. Morgounov. // XIX International Workshop on smuts and bunts. Izmir, Turkey, May 3-6, 2016. - P. 54-55.

3. Hoffmann, J.A. Current status of virulence genes and pathogenic races of the wheat bunt fungi in the north-western USA / J.A. Hoffmann, R.J. Metzger // *Phytopatology.*, 1976. - 66:657-660.

4. Goates, B.J. Common bunt and dwarf bunt, In: R.D. / B.J. Goates // Wilcoxson and E.E. Saari, Eds., *Bunt and smut diseases of wheat: concepts and methods of disease management.* Mexico. - DF, CYMMIT., 1996. - p.12-25.

5. Waud, J. Inheritance of a new factor (*Bt8*) for resistance to common bunt in wheat / J. Waud, R. Metzger // *Crop Sci.*, 1970. - 10:703-704.

6. Metzger, R.J. Inheritance of resistance to common bunt in wheat, C.I. 7090 / R.J. Metzger, C.W. Schaller, C.R. Rohde // *Crop Science*, 1979. - 19: 309-312.

7. Metzger, R.J. A new factor for resistance to common bunt in hexaploid wheats / R.J. Metzger, B.A. Silbaugh // *Crop Sci.*, 1971. - 11: 66-69.

8. Holton, C.S. Bunt or stinking smut of wheat: a world problem. Minneapolis / C.S. Holton, F.D. Heald // MN: Burgess Publishing Co., 1941.

9. Fischer, G.C. Biology and Control of the Smut Fungi. / G. Fischer, C. Holton // New York: The Ronald Press Company, 1957.

10. Tingey, D.C. Inheritance of resistance to loose smut in certain wheat crosses / D.C. Tingey, B. Tolman // *J. Agric. Res.*, 1934 V. 48 No. 7 P. 631-655.

11. Heyne, E.G. Inheritance of resistance to loose smut of wheat in the crosses Kawvale × Clarkan / E.G. Heyne, E.D. Hansing // *Phytopatology.*, 1955. - V. 45. - № 1. - P. 8-10.

12. Gaskin, T.A. Some histological and genetic relationships of resistance of wheat to loose smut / T.A. Gaskin, J.F. Schafer // *Phytopathology*, 1962. - Vol.52, №7. - P. 602 - 607.

13. Бахарева, Ж.А. Устойчивость зерновых культур к головнёвым болезням в Западной Сибири: Дис. ... канд. с.-х. наук. Новосибирск, 1981. - 135 с.

14. McIntosh, R.A. A catalogue of gene symbols for wheat. In page 1226, Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp., Kyoto, Japan., 1983.

15. Кривченко, В.И. Устойчивость зерновых колосовых к возбудителям головневых болезней: учеб. пособие/ В.И. Кривченко; Колос.- М.: 1984. -304с.

16. Dhitaphichit, P. Nuclear and cytoplasmic gene control of resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. in wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Dhitaphichit, P. Jones, E.M. Keane // *Theor. Appl. Genet.*, 1989. - V. 78. №4. - P. 897-903.

17. Тихомиров, В.Т. Селекционно-иммунологические основы повышения устойчивости зерновых культур к головнёвым болезням в Восточной Сибири: Автореф. дис...д-ра с.-х. наук. Новосибирск, 1993. - 32 с.

18. Nielsen, J. Loose smut. Bunt and smut diseases of wheat / J. Nielsen, P. Thomas // *Concept and Methods of diseases management.* - Mexico, D.F.CIMMYT., 1996. - P. 33-47.

19. Розова, М.А. Устойчивость генофонда твердой пшеницы к пыльной головне *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в условиях Алтайского края: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Новосибирск, 1997. - 16 с.

20. Вьюшков, А.А. Селекция яровой мягкой и твёрдой пшеницы в Среднем Поволжье: Дис. д-ра с.-х. наук. Безенчук, 1998. - 66 с.

21. Bpitaphichit, P. Nuclear and cytoplasmic gene control of resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) in wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Bpitaphichit, P. Jones, E.M. Keane // *Theor. Appl. Genet.*, 1989. - V. 78. - No. 4. - P. 897-903.

22. Дружин, А.Е. Пшеница и пыльная головня / А.Е. Дружин, В.А. Крупнов // Саратов: Изд-во Саратов. ун-та., 2008. - 160 с.

23. Knox, R. Resistance in wheat to loose smut / R. Knox, J. Menzies // *Disease resistance in wheat.* - Ed. I. Sharma. CABI Publishing, 2012. - P. 160-190.

24. McIntosh, R.A. Catalogue of Gene Symbols for Wheat / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, J. Rogers, C. Morris, R. Appels and X.C. Xia // 12th International Wheat Genetics Symposium 8-13 September, 2013 Yokohama, Japan. - P. 283

25. Kassa, M.T. Mapping of the loose smut resistance gene *Ut6* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / M.T. Kassa, J.G. Menzies, C.A. McCartney // *Mol. Breeding.*, 2013.

26. Caldwell, R.M. Complementary lethal genes in wheat / R.M. Caldwell, L.E. Compton // Journal of Heredity, 1943. - 34: 67-70.
27. Mathur, H.C. Inheritance of resistance to loose smut in *Triticum aestivum* / H.C. Mathur, S.P. Kohli // Indian J. Genet. Plant Breed, 1963. - V. 23. - №3. - P. 256-258.
28. Agrawal, R.K. Inheritance of resistance of NP 790 wheat to loose smut / R.K. Agrawal, K.B. Jain // Indian J. Genet. Plant Breed, 1965. - V. 25. - №. 3. - P. 376-380.
29. Sharma, I. Eight loci for resistance to *Ustilago tritici* race T11 indicated in 20 wheat lines / I. Sharma, N.S. Bains, V.S. Soha, R.C. Sharma // Cereal Res. Commun., 2011. - V. 39. - №. 3. - P. 376-385.
30. Kassa, M.T. Genetics and mapping of resistance to *Ustilago tritici* in the hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) variety 'AC Foremost' / M.T. Kassa, J. Menzies, McCartney // Unpublished abstr., 2012.
31. Saini, R.G. Genetic of loose smut resistance in three cultivars of wheat / R.G. Saini, S.C. Sharma, A.K. Gupta // Plant Dis. Res., 1989. - V. 4. - Iss. 1. - P. 12-14.
32. Randhawa, H.S. Genetics and identification of molecular markers linked to resistance to loose smut (*Ustilago tritici*) race T33 in durum wheat / H.S. Randhawa, Z. Popovic, Menzies, R. Knox, S. Fox // Euphytica, 2009. - 169: 151-157.
33. Procunier, J.D. DNA markers linked to a T10 loose smut resistance gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) / J.D. Procunier, R.E. Knox, A.M. Bernier, M.A. Gray, N.K. Howes // Genome., 1997. - V. 40. - №2. - P. 176-179.
34. Сюков, В.В. Генетика устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к пыльной головне (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.) (обзор) / В.В. Сюков, С.Е. Поротькин // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2014. - Том 18. - № 3. - С. 517-522.
35. Вьюшков, А.А. Эффективные доноры устойчивости к основным болезням и вредителям, лимитирующим урожай зерна яровой пшеницы в условиях орошения / А.А. Вьюшков, В.В. Сюков, С.Е. Поротькин и др. // Деп. рукопись 73 ВС-92 Л Деп. Безенчук, 1989. - 75 с.
36. Вьюшков, А.А. Пути использования доноров в селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к болезням / А.А. Вьюшков, В.В. Сюков, С.Е. Поротькин, С.Н. Шевченко // Аграрная наука - производству: Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Самарского НИИСХ. – Безенчук, 1993. - С. 63-64.
37. Сюков, В.В. Генетические основы селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к грибным болезням / В.В. Сюков, С.Н. Шевченко, С.Е. Поротькин // К 75-летию Самарского СХИ: Сб. науч. тр. ССХИ. – Кинель, 1994. - Ч. 1. - С. 58-63.
38. Sjukov, V. Genetic resources of spring wheat resistance to loose smut / V. Sjukov, S. Porotkin, A. Milokhin // Abstr. of 1st Central Asian Wheat Conf. Almaty, June 10-13., 2003. - Almaty. - 2003. - P. 630.
39. Sjukov, V.V. Breeding of soft wheat (*T. aestivum*) resistant to diseases in the Middle Volga Region / V.V. Sjukov, S.E. Porotkin // Sustain-able agriculture for food, energy and industry. London., 1998. - V. I. - P. 245-246.
40. <http://wheatpedigree.net>
41. Кривченко, А. И. Головные болезни зерновых культур / А.И. Кривченко, А.П. Хохлова // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам (методическое пособие). Москва, 2008. - С. 32-85.
42. Плахотник, В.В. Создание инфекционных фонов пыльной головни и подбор генофонда яровой пшеницы, устойчивого к этому заболеванию в Северном Казахстане: метод. указания / В.В. Плахотник, Л.А. Троицкая. - Целиноград, 1989. - 16 с.
43. Кривченко, В.И. Устойчивость зерновых колосовых к возбудителям головневых болезней / В.И. Кривченко // М.: Колос, 1984. - 304 с.