

УДК 633.16:581.573.4

Г. С. Коновалова,
Е. Е. Радченко

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: konovalova.g.s@gmail.com

Ключевые слова:

ячмень, ринхоспориоз, гены
устойчивости, патоген,
гибридологический анализ

Поступление:

23.04.2018

Принято:

19.09.2018

НАСЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К РИНХОСПОРИОЗУ У ЧЕТЫРЕХ ОБРАЗЦОВ МЕСТНОГО ЯЧМЕНЯ

Актуальность. Ринхоспориоз (возбудитель – *Rhynchosporium secalis* (Oudem.) J.J. Davis) – повсеместно распространенное вредоносное заболевание ячменя. Для патогена характерно дифференциальное взаимодействие с генотипами растения-хозяина. Следовательно, наиболее рациональная стратегия селекции растений должна предусматривать расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. Установлено, что большинство районированных в последнее время сортов ячменя и выявленных ранее источников устойчивости к *R. secalis* восприимчивы к этому патогену. Лишь один ген устойчивости *Rrs9* сохраняет высокую эффективность против популяций *R. secalis* в Северо-Западном регионе России. Ранее мы выявили высокую частоту устойчивых к ринхоспориозу образцов среди местных ячменей. С помощью гибридологического анализа показали, что образцы к-3307, к-15868, к-18989 и к-3481 из Китая защищены эффективными генами устойчивости к *R. secalis*, различающимися между собой и не аллельными генами *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* и *Rrs9*. Цель настоящей работы – исследовать генетический контроль устойчивости к опасному патогену еще у четырех образцов местного ячменя.

Материалы и методы. Изучали наследование устойчивости к ринхоспориозу у образцов ячменя к-16233, к-27205 (Китай), к-27768 (Индия) и к-22299 (Эквадор). Применили два экспериментальных подхода – изучение дифференциального взаимодействия патогена с растением-хозяином (лаборатория) и гибридологический анализ (поле). Эксперименты проводили с изолятами и клонами *R. secalis*, выделенными из растений, собранных в Ленинградской области и на Северном Кавказе. Устойчивость растений оценивали с помощью балловых шкал от 0 (отсутствие симптомов поражения) до 4 (лаборатория) и от 0 до 5 (поле). Баллы 0, 1 и 2 относили к реакции устойчивости.

Результаты и выводы. Анализ взаимодействия тест-клонов *R. secalis* с растением-хозяином показал, что образцы местного ячменя к-16233, к-27205 (Китай), к-27768 (Индия) и к-22299 (Эквадор) защищены эффективными генами устойчивости к ринхоспориозу, различающимися между собой и не аллельными эффективным ранее генам *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* и эффективному гену *Rrs9*. С помощью гибридологического анализа установлено, что образец к-27205 имеет один доминантный ген устойчивости к патогену, к-16233, к-27768 и к-22299 – по два доминантных гена устойчивости. Гены устойчивости у этих форм проявляются на протяжении всех этапов онтогенеза ячменя.

G. S. Konovalova,
E. E. Radchenko

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant
Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
St. Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: konovalova.g.s@gmail.com

Key words:
barley, scald, resistance genes,
pathogen, hybridological analysis

Received:
23.04.2018

Accepted:
19.09.2018

INHERITANCE OF SCALD RESISTANCE IN FOUR BARLEY LANDRACES

Background. Scald (caused by *Rhynchosporium secalis* (Oudem.) J.J. Davis) is one of the most harmful barley diseases. The pathogen is characterized by the differential interaction with the host plant genotypes. Therefore, the most rational plant breeding strategy should envisage broadening of genetic diversity of cultivated varieties. It has been found that the majority of the recently released barley varieties and of the previously identified sources of resistance to *R. secalis* are now susceptible to the pathogen. Only the resistance gene *Rrs9* maintains efficiency against the pathogen populations in the Russian Northwest. Earlier, we have found scald resistant barleys to be frequent among barley landrace accessions. It was demonstrated by the hybridological analysis that accessions k-3307, k-15868, k-18989 and k-3481 are protected by effective scald resistance genes that differ from each other, and which are not allelic to the *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* or *Rrs9* genes. The goal of the present work was to study genetic control to the dangerous pathogen in four other barley landraces. **Materials and methods.** The inheritance of scald resistance was analyzed in barley accessions k-16233, k-27205 (China), k-27768 (India) and k-22299 (Ecuador). The study employed two experimental techniques, that is, the pathogen/host plant differential interactions analysis in the lab, and the hybridological analysis in the field. The experiments were carried out using *R. secalis* isolates and clones from the pathogen populations sampled in the North Caucasus and the Russian Northwest. Resistance was scored against the scales from 0 (no symptoms) to 4 points (in the lab), and from 0 to 5 points (in the field). Plants that scored 0–2 points were regarded as resistant. **Results and conclusions.** The analysis of the pathogen clone/host plant interaction has shown that the landraces k-16233, k-27205 (China), k-27768 (India) and k-22299 (Ecuador) are protected by effective genes of scald resistance which differ from each other and are non-allelic to the previously effective genes *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* and the currently effective *Rrs9*. According to the hybridological analysis data, k-27205 has one dominant gene of scald resistance; k-16233, k-27768 and k-22299 are protected by two dominant effective resistance genes, all of which manifest themselves at all the stages of plant ontogenesis.

Введение

Ринхоспориоз (возбудитель – *Rhynchosporium secalis* (Oudem.) J. J. Davis) – повсеместно распространенное заболевание ячменя. В годы эпифитотий потери урожая могут достигать 40%. Одна из причин высокой вредоносности патогена – изменчивость гриба, которая обусловливает формирование новых агрессивных патотипов и, соответственно, потерю устойчивости ряда сортов. Установлено, что большая часть районированных в последнее время сортов ячменя восприимчива к этому патогену. По разным литературным источникам, в настоящее время известно от 14 до 17 локализованных в хромосомах *Hordeum vulgare* L. *Rrs*-генов устойчивости к ринхоспориозу (Bjørnstad et al., 2002; Hanemann et al., 2009), однако большинство из них неэффективны против популяций возбудителя болезни, распространенных в России. Результаты многолетней работы с почти изогенными линиями (NIL) ячменя показали, что первоначально 4 гена (*Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* и *Rrs9*) были эффективны против популяций *R. secalis* в Северо-Западном регионе России, однако затем изменение состава инокулюма и благоприятные для развития болезни погодные условия обусловили потерю устойчивости трех линий, как и многих выделенных нами устойчивых сортов, ранее устойчивых к ринхоспориозу. Лишь одна линия с геном *Rrs9* сохранила высокую эффективность (Konovalova, Soboleva, 2010), однако в последнее время выделяются и клоны гриба, вирулентные к линии ячменя с геном *Rrs9* (Soboleva et al., 2016).

Местные стародавние образцы сельскохозяйственных культур зачастую являются носителями эффективных генов устойчивости к фитопатогенам. Наши эксперименты продемонстрировали значение для селекции ячменя на иммунитет к ринхоспориозу местных форм, большая часть которых собрана еще во времена первых экспедиций ВИР. Анализ взаимодействия 32 устойчивых к ринхоспориозу образцов ячменя из восьми стран различных эколого-географических регионов мира с клонами *R. secalis* показал отличие аллелей, обусловливающих устойчивость к патогену у этих форм, от эффективных ранее генов *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7*, а также от сохраняющего эффективность *Rrs9*. С помощью гибридологического анализа показали, что образцы из Китая к-15868 и к-3481 имеют по два комплементарных рецессивных гена устойчивости к *R. secalis*, к-18989 – два рецессивных гена, а образец к-3307 – один рецессивный ген устойчивости к патогену (Soboleva et al., 2016).

Цель настоящего исследования – изучить генетический контроль устойчивости к опасному патогену еще у четырех выделенных ранее образцов местного ячменя.

Материалы и методы

Анализировали наследование устойчивости к *R. secalis* у озимых (к-16233, к-27205, Китай) и яровых (к-27768, Индия, к-22299, Эквадор) форм ячменя.

Для заражения растений использовали изоляты и моноспоровые культуры гриба, выделенные из растений, собранных в Ленинградской области и на Северном Кавказе. Изоляцию, клонирование и культивирование проводили по оригинальной методике. В качестве инокулюма использовали культуру *R. secalis* 14-дневного возраста. Для оценки ювенильной устойчивости использовали метод инокуляции отрезков листьев ячменя, помещенных на поверхность агара (1%), содержащего бензимидазол (50 мг/л). На листья наносили капли (20 мкл) споровой суспензии гриба с концентрацией 500–700 тыс. конидий в 1 мл. Типы реакции растений учитывали через 21 день после заражения по шкале (Konovalova, 2008): 0 – отсутствие симптомов болезни; 1 – точечный некроз в месте нанесения капли; 2 – некроз с хлорозом или без него, ограниченный диаметром инфекционной капли; 3 – некроз с хлорозом, распространяющийся по отрезку листа; 4 – окаймленный

некроз, занимающий всю поверхность листа. Баллы 0, 1 и 2 относили к реакции устойчивости, 3 и 4 – к реакции восприимчивости.

В полевых условиях растения в фазу кущения – выхода в трубку опрыскивали споровой суспензией гриба (500 тыс. конидий/мл) и накрывали полиэтиленовой пленкой на 12 ч для создания влажной камеры. В качестве инокулюма использовали смесь 27 изолятов, выделенных из двух популяций *R. secalis* (Санкт-Петербург, Пушкин; Рождествено Ленинградской области). Поражение болезнью оценивали с помощью шкалы (Konovalova, 2008):

- 0 – иммунный (отсутствие симптомов заболевания);
- 1 – высокоустойчивый (точечный некроз, поражено не более 3–5% поверхности листьев нижнего яруса);
- 2 – умеренно устойчивый (некротические пятна вдоль кромки листа, окруженные хлорозом; поражено не более 30% поверхности листьев нижнего яруса и единичные пятна на листьях 2-го яруса);
- 3 – восприимчивый (сливающиеся некрозы с хлорозом по всей поверхности листа; поражено не более 50% поверхности листьев нижнего яруса и 10% – листьев 2-го яруса);
- 4 – высоко восприимчивый (сливающиеся некрозы с хлорозом по всей поверхности листа, нижние листья засыхают; поражено до 80% поверхности листьев нижнего яруса, 30% – 2-го яруса, единичные пятна на верхних листьях);
- 5 – высоко восприимчивый (сливающиеся некрозы с хлорозом по всей поверхности листа, листья нижнего и 2-го ярусов засыхают; поражено 90–100% поверхности листьев нижнего и 2-го ярусов, 20% – верхних листьев).

Генетический контроль устойчивости к ринхоспориозу изучали с помощью двух подходов: метода тестирующих клонов (фитопатологический тест) и гибридологического анализа. Согласно постулату Х. Флора (Flor, 1956) «ген-наген», генотип растения-хозяина можно определить без гибридологического анализа, пользуясь изолятами возбудителей болезней, маркированных определенной вирулентностью. Если хотя бы один клон патогена, авирulentный к тестеру данного гена устойчивости, поражает изучаемый сорт, это означает, что сорт не имеет функционального аллеля данного гена.

По пять отрезков листьев каждого из выделенных образцов и четырех почти изогенных линий с известными генами устойчивости к ринхоспориозу (*Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* и *Rrs9*) заражали 30-ю моноспоровыми культурами гриба. При отмирании отрезков листьев универсально восприимчивого сорта ‘Cambrinus’ оценивали типы реакции опытных образцов на заражение патогеном по упомянутой выше шкале.

Выделенные по устойчивости образцы ячменя скрещивали на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ПЛ ВИР, Санкт-Петербург). Для определения числа генов, контролирующих устойчивость к болезни, образцы скрещивали с восприимчивым сортом ‘Cambrinus’. Для изучения аллельных отношений генов устойчивости выделенные образцы скрещивали между собой, а также с почти изогенными линиями. В качестве тестеров эффективных по литературным данным генов устойчивости *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7*, *Rrs9* (Konovalova, Soboleva, 2010) использовали почти изогенные линии NIL4, NIL6, NIL7 и NIL9. Гибридологический анализ проводили в поколениях F₁ и F₂ в полевых условиях, а также F₃ – в лаборатории. При оценке F₂ гибридов в поле к классу устойчивых относили растения, тип реакции которых соответствовал баллам 0, 1 и 2, к классу восприимчивых – 3, 4 и 5. В лабораторных условиях учитывали поражение семян F₃ по упомянутой ранее шкале, где 0 – 2 балла соответствуют реакции устойчивости, 3 и 4 балла – восприимчивости. Для определения соответствия полученных (фактических) и теоретически ожидаемых данных использовали критерий χ^2 .

Результаты и обсуждение

При тестировании устойчивости четырех образцов и почти изогенных линий NIL 4, NIL 6, NIL 7, NIL 9 к коллекции клонов, выделенных из природных популяций гриба, наблюдали дифференциальное взаимодействие паразита и хозяина. В таблице 1 представлены результаты опытов с пятью наиболее «информативными» клонами гриба. При заражении образцов клонами 4 и 5, вирулентными к тестерам известных генов устойчивости, наблюдали устойчивые типы реакций у образцов к-16233, к-22299 и к-27768, т.е. эти формы защищены аллелями генов устойчивости, нетождественных *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* и *Rrs9*. На различие генетического контроля устойчивости к возбудителю ринхоспориоза у образца к-27205 и тестеров идентифицированных генов указывает дифференциальное взаимодействие изученной формы с клонами 1, 2 и 3. Попарное сравнение устойчивости образцов ячменя к упомянутым в таблице клонам гриба свидетельствует о том, что все четыре образца защищены разными аллелями генов устойчивости. Так, восприимчивость к-16233 к клону 3 свидетельствует о различии генетического контроля устойчивости у этого образца и остальных изученных форм ячменя. Образец к-27768 имеет аллели генов, отличающиеся от аллелей, которыми защищены образцы к-27205 (реакции на заражение клонами 1, 4 и 5) и к-22299 (клон 5). Наконец, выявлено различие генетического контроля устойчивости к возбудителю ринхоспориоза у образцов к-27205 и к-22299 (взаимодействие с клонами 1 и 4).

Таблица 1. Устойчивость образцов ячменя к клонам *R. secalis*
Table 1. Resistance of barley accessions to *R. secalis* clones

Образец	Происхождение	Номер клона <i>R. secalis</i>				
		1	2	3	4	5
к-16233	Китай	S	R	S	S	R
к-27205	Китай	S	R	R	S	S
к-22299	Эквадор	R	R	R	R	S
к-27768	Индия	R	R	R	R	R
NIL 4 (<i>Rrs4</i>)	Швейцария	S	S	R	S	S
NIL 6 (<i>rrs6</i>)	Швейцария	R	R	S	S	S
NIL 7 (<i>rrs7</i>)	Швейцария	R	R	R	S	S
NIL 9 (<i>Rrs9</i>)	Швейцария	R	R	R	S	S

*Здесь и далее: R – устойчивость образца; S – восприимчивость

В поле на искусственном инфекционном фоне анализировали гибриды от скрещивания четырех устойчивых образцов с восприимчивым сортом ‘Cambrinus’. Все растения F₁ были устойчивы к патогену, что указывает на доминантный характер наследования признака у изучаемых образцов. Результаты расщепления F₂ гибридов от скрещивания устойчивых форм с восприимчивым сортом ‘Cambrinus’ представлены в таблице 2. Расщепление по моногибридной схеме выявили в F₂ к-27205 × Cambrinus (один доминантный ген устойчивости). В остальных комбинациях наблюдали расщепление по двум генам устойчивости. Соотношение устойчивых (R) и восприимчивых (S) фенотипов в F₂ к-22299 × Cambrinus, к-16233 × Cambrinus, к-27768 × Cambrinus не противоречит ожидаемому при контроле признака двумя доминантными генами устойчивости.

Изученные выборки трех гибридных комбинаций малы, особенно к-27768 × Cambrinus. Растения F₂ довели до созревания и анализировали семена F₃. Соотношение устойчивых (R), расщепляющихся (RS) и восприимчивых (S) семей (11 : 10 : 1) соответствовало ожидаемому при контроле признака двумя доминантными генами 7 : 8 : 1 ($\chi^2 = 1,66$; P = 0,20 – 0,50).

Фитопатологический тест показал, что все образцы защищены разными генами устойчивости. В то же время гены, идентифицированные с помощью тест-клонов, могут являться новыми эффективными аллелями уже известных локусов.

Таблица 2. Расщепление по устойчивости к *R. secalis* F₂ гибридов от скрещивания устойчивых образцов с восприимчивым сортом Cambrinus

Table 2. Segregation for resistance to *R. secalis* in F₂ hybrids from crosses of resistant accessions with susceptible variety Cambrinus

Комбинация скрещивания	Соотношение фенотипов R : S		χ^2	Вероятность P
	фактическое	ожидаемое		
к-27205 × Cambrinus	80 : 32	3 : 1	0,761	0,25 – 0,50
к-16233 × Cambrinus	93 : 7	15 : 1	0,096	0,75 – 0,80
к-22299 × Cambrinus	91 : 5	15 : 1	0,178	0,50 – 0,75
к-27768 × Cambrinus	27 : 1	15 : 1	0,343	0,50 – 0,75

Здесь и в табл. 3 $\chi^2_{0,05} = 3,84$

Таблица 3. Расщепление по устойчивости к *R. secalis* F₂ гибридов от скрещивания устойчивых образцов

Table 3. Segregation for resistance to *R. secalis* in F₂ hybrids from crosses of resistant accessions

Комбинация скрещивания	Соотношение фенотипов R : S		χ^2	Вероятность P
	фактическое	ожидаемое		
к-27205 × к-22299	194 : 2	63 : 1	0,374	0,50 – 0,75
к-22299 × к-27205	116 : 2	63 : 1	0,590	0,25 – 0,50
к-27205 × к-27768	191 : 5	63 : 1	1,245	0,25 – 0,50
к-27768 × к-27205	207 : 3	63 : 1	0,024	0,80 – 0,90
к-27205 × к-16233	207 : 3	63 : 1	0,024	0,80 – 0,90
к-16233 × к-27768	308 : 1	255 : 1	0,535	0,25 – 0,50
к-27768 × к-22299	294 : 1	255 : 1	0,019.	0,90 – 0,95

Изучили аллельные отношения генов устойчивости к *R. secalis* у выделенных образцов (табл. 3), а также ранее идентифицированных генов *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7*, *Rrs9*. Результаты опытов подкрепляют вывод о моногенном контроле признака у образца к-27205 и дигенном – у образцов к-16233, к-22299 и к-27768. Соотношение фенотипов удовлетворяет предположению о том, что образцы защищены разными аллелями генов устойчивости. Расщепление не выявлено (198R : 0S) лишь в комбинации к-22299 × к-16233, что, очевидно, обусловлено недостаточностью изученной выборки. Образцы защищены генами устойчивости к *R. secalis*, отличающимися от идентифицированных ранее генов *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7*, *Rrs9*: во всех комбинациях скрещиваний выделенных форм с почти изогенными линиями наблюдали расщепление по устойчивости к патогену.

Для популяций *R. secalis* характерна высокая изменчивость по признаку вирулентности, в силу чего коммерческие сорта ячменя зачастую становятся восприимчивыми к грибу. Выделенные нами образцы дифференциально взаимодействуют с клонами гриба, однако сохраняют устойчивость к популяции *R. secalis* уже свыше десяти лет. В течение четырех лет мы проводили мониторинг степени поражения почти изогенных линий. На начальном этапе работы линии с генами *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* были высоко устойчивы к патогену, однако затем изменение состава инокулума и благоприятные для развития болезни погодные условия обусловили потерю устойчивости этих линий, как и многих выделенных нами устойчивых образцов (Konovalova, Soboleva, 2010). В полевых условиях на жестком инфекционном фоне лишь одна линия, несущая ген *Rrs9*, в течение свыше десяти лет сохраняет высокую устойчивость, однако мы выделили клоны гриба,

вирулентные и к этому гену устойчивости. Мы полагаем, что вирулентные к сортам с геном *Rrs9* клонны гриба менее конкурентоспособны в сравнении с остальными и вытесняются в природных популяциях *R. secalis* (Soboleva et al., 2016).

Надежные критерии для прогнозирования срока «полезной жизни» генов устойчивости отсутствуют. Лишь расширение генетического разнообразия возделываемых сортов может способствовать его продлению. Ранее мы выявили образцы, которые защищены новыми нетождественными аллелями генов устойчивости к ринхоспориозу: к-15868 и к-3481 имеют по два комплементарных рецессивных гена устойчивости к *R. secalis*, к-18989 – два рецессивных гена, а образец к-3307 – один рецессивный ген устойчивости. Фитопатологический тест показал различие генетического контроля к патогену у этих местных ячменей и образцов, результаты изучения которых представлены в данной статье (Soboleva et al., 2016). Домinantный характер наследования признака у образцов к-16233, к-27205, к-27768 и к-22299 также свидетельствует о различии генов устойчивости у двух групп ячменя.

Выводы

Образцы местного ячменя к-16233, к-27205 (Китай), к-27768 (Индия) и к-22299 (Эквадор) защищены эффективными генами устойчивости к ринхоспориозу, различающимися между собой и не аллельными генами *Rrs4*, *rrs6*, *rrs7* и *Rrs9*. Образец к-27205 имеет один доминантный ген устойчивости к патогену, к-16233, к-27768 (Индия) и к-22299 – по два доминантных гена устойчивости.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0019 «Скрининг генофонда основных сельскохозяйственных культур по устойчивости к болезням и вредителям с использованием современных лабораторных методов, изучение эффективности источников устойчивости к вредным организмам», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР AAAA-A16-116040710361-8.

References/Литература

- Konovalova G. S. Scald / The study of the genetic resources of cereal crops for resistance to harmful organisms. Moscow : Rosselchozakademia, 2008, pp. 129–135 [in Russian] (Коновалова Г. С. Ринхоспориоз / Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. М. : Россельхозакадемия, 2008. С. 214–257).
- Konovalova G. S., Soboleva O. N. Sources of barley resistance to scald causal agent (*Rhynchosporium secalis*) from South-East Asia [in Russian] (Коновалова Г. С., Соболева О. Н. Источники устойчивости ячменя из Юго-Восточной Азии к возбудителю ринхоспориоза (*Rhynchosporium secalis*) // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, вып. 3. С. 248–254).
- Soboleva O. N., Konovalova G. S., Radchenko E. E. Genetic control of scald resistance in barley landraces // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2016, vol. 20, no. 5, pp. 622–628 [in Russian] (Соболева О. Н., Коновалова Г. С., Радченко Е. Е. Генетический контроль устойчивости образцов местного ячменя к ринхоспориозу // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20, № 5. С. 622–628). DOI: 10.18699/VJ16.141.
- Bjørnstad Å., Patil V., Tekauz A., Marøy A. G., Skinnes H., Jensen A., Magnus H., MacKey J. Resistance to scald (*Rhynchosporium secalis*) in barley (*Hordeum vulgare*) studied by near-isogenic lines: I. Markers and differentials isolates // Phytopathology, 2002, vol. 92, no. 7, pp. 710–720. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.7.710.
- Flor H. H. The complementary genic systems in flax and flax rust // Adv. Genet., 1956, vol. 8, pp. 29–54. [https://DOI.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60498-8](https://DOI.org/10.1016/S0065-2660(08)60498-8)
- Hanemann A., Schweizer G. F., Cossu R., Wicker T., Röder M. S. Fine mapping, physical mapping and development of diagnostic markers for the *Rrs2* scald resistance gene in barley // Theor. Appl. Genet., 2009, vol. 119, no. 8, pp. 1507–1522. DOI: 10.1007/s00122-009-1152-9.