

## NISU HAIGUSKINDLUSE GENEETILINE KONTROLL

H. Peuša, T. Enno, K. Järve, O. Priilinn

**ABSTRACT: Genetic control of wheat disease resistance.** Interaction between the host plant and the obligate pathogen can lead to a differential selection in either the host or the pathogen. A very high level of virulence can prevent the reproduction of the plant while a very high level of resistance can prevent the survival of the pathogen.

For wheat breeders, following the basic principles of resistance genetics is essential. Resistance breeding without precise knowledge of the genes carried by the initial breeding material involved may be dangerous. Selection may favour one particularly effective gene so that many cultivars end up carrying it. As a result, wheat production in an area will be particularly vulnerable to the development of a new race of the pathogen that is virulent on the gene.

Relatives of cultivated wheat provide a rich reservoir of genes of potential value in wheat breeding, including genes for rust and mildew resistance. Using tetraploid wheat species *Triticum timopheevii* and *T. militinae* in wide crosses with common wheat cultivars, several sets of introgressive lines showing improved resistance to powdery mildew and leaf rust in the seedling stage have been developed in the Plant Genetics Department of the Institute of Experimental Biology at the Estonian Agricultural University.

Using the method of monosomic analysis, genes Pm22, Pm27 and Pm28 conferring resistance in the introgressive line 146-155-T and wheat cultivars *Virest* and *Meri* were localized and identified. In the progenies of crosses between cultivars *Tähti*, *Fagott*, *Laari* and *Triticum timopheevii*/*Triticum militinae*, several introgressive lines with different types of powdery mildew resistance have been selected. Using methods of molecular analyses we plan to determine the chromosomal location of genes conferring disease resistance throughout different stages of ontogeny in these lines.

Nisu haiguskindluse geneetiline kontroll Balti regioonis levivate ohtlike haiguste (jahukaste, pruunrooste jt.) suhtes kuulub probleemi majandusliku tähtsuse tõttu taimegeneetikute esmaste uurimisülesannete hulka. Eestis ulatuvad üksnes nisu jahukastekahjustustest põhjustatud saagikaod keskmiselt kuni 30%-ni, ebasoodsatel aastatel võivad saagikaod olla ka 40% ja enam. Haigustest põhjustatud majandusliku kahju vähendamisel on kõige efektiivsemaks ja ökonoomsemaks vahendiks geneetiline kontroll haigusetekitaja üle. Haiguskindlate sortide kasvatamine on selgelt eelistatav patogeeni keemilisele tõrjele (ei reosta keskkonda ja kulud on väiksemad).

Haiguskindlust tagavate mehhanismide selgitamine ja saadud teadmiste rakendamine haiguskindlate nisusortide aretuses eeldab fütopatoloogiliste, geneetiliste, molekulaargeneetiliste ja selektsioonilaste ülesannete kompleksset lahendamist.

### Varane haiguskindlus

Peremeestaime haiguskindlust määravad geenid ja patogeeni virulentsust määravad geenid moodustavad kaks eraldiseisvat süsteemi ning nende geenide fenotüüp avaldub üksnes taime ja patogeeni vastastikusel toimes. Taimede haiguskindluse geneetiline analüüs põhinebki peremeestaime ja patogeeni vastastikuse toime uurimisel, interaktsiooni kirjeldatakse taimede reaktsiooni või parasiidi patogeensuse astmena.

Taimede immunogeneetika aluseks on olnud H. Flori teooria "geen geenile" (Flor, 1947, 1956), mille kohaselt patogeeni ja peremeestaime interaktsiooni tüübi määravad teineteisele vastavad geenipaarid. Taim on haigusele vastupidav, kui tema genoomis sisaldub dominantne resistentsusgeen (R-geen), mis vastab patogeeni genoomis sisalduvale komplementaarsetele avirulentsusgeenile. Seega on lihtsustatud mudeli kohaselt taime genotüübi (sordi) haiguskindlus määratud geeniga, mille produktiks olev valk tunneb ära patogeeni poolt eritava valgu ning seondub sellega. Tekkiv kompleks lülitab sisse taime kaitsemehhanismid.

Sageli korreleerub R-geenidega tagatud resistentsus infektsioonikohal lokaliseerunud indutseeritud rakusurmaga, mis on üheks patogeeni kasvu limiteerivatest faktoritest. R-geenide aktiivsus ilmneb taimede kasvu varases staadiumis. R-geenid on rassispetsiifilised ja tagavad varases kasvustaadiumis täieliku resistentsuse antud patogeeni isolaatide kindla valiku suhtes. Erinevates taimeliikides on kloonitud mitmeid erinevatele patogeenidele toimivaid R-geene, milles aminohappe tasemel on leitud konservatiivseid domääne (ülevaade Bent, 1996).

Käesolevaks ajaks on identifitseeritud 30 R-geeni, mis kontrollivad heksaploidse nisu vastupidavust jahukastele (*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*) (McIntosh *et al.*, 2000, <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc.html>). Kolm nendest geenidest on identifitseeritud EPMÜ Eksperimentaalbioloogia Instituudis: jahukastekindluse geen *Pm22* identifitseeriti itaalia nisusordi 'Virest' kromosoomis 1D (Peusha *et al.*, 1996a), geen *Pm28* Jõgeva Sordi-

aretuse Instituudis (koostöös soome aretajatega) saadud sordi 'Meri' kromosoomis 1B (Peusha *et al.*, 2000; Enno *et al.*, 2001) ja geen *Pm27* Eksperimentaalbioloogia Instituudis saadud hübriidliini 146-155-T kromosoomis 6B (Järve *et al.*, 2000).

Taimede nakatumisest hoidumiseks on tähtis, et sordid oleks kaitstud mitte ühe, vaid mitme erineva resistentsusgeeniga. Ka on põllumajanduse praktikas oluline teada, milliste geenidega on üks või teine sort kaitstud haiguste vastu, et seda arvestada sortide paigutamisel põldudele. Mõnede kultiveeritavate nisusortide genoomis on identifitseeritud vaid üks jahukastekindlust tagav R-geen, on aga ka sorte, kus on leitud kuni kuue R-geeni kombinatsioone (geenipüramiidid).

Mitmete tuntud jahukastekindluse geenide efektiivsus on küsitav, näiteks annab geen *Pm7* nisu/rukki translokatsiooniga sordis 'Transec' ainult keskmise või nõrga kaitse mitmete testitud patogeeni-isolaatide eest (Heun, Friebe, 1989). Geenid *Pm10*, *Pm11*, *Pm14* ja *Pm15* toimivad vaid orasheina kahjustava *Blumeria graminis* f. sp. *agropyri* suhtes (Tosa *et al.*, 1987; Tosa, Sakai, 1990). Mitmed sugulasliikidelt üle kantud geenid nagu *T. speltooides*'lt pärinev *Pm12* (Miller *et al.*, 1987) ja *T. longissimum*'ilt pärinev *Pm13* (Friebe *et al.*, 1996; Ceoloni *et al.*, 1988) ei ole kultiveeritavates sortides veel kasutamist leidnud.

Jahukastekindluse geenide määramisel kultiveeritavates nisusortides leiti, et Lääne-Euroopa resistentsusaretuses on kasutatud üheksat jahukastekindluse geeni – *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, *Pm4*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm9* (Heun, Fischbeck, 1987; Lutz *et al.*, 1992; Zeller *et al.*, 1993; Limpert *et al.*, 1994). R-geenide ühetaolisus võib põhjustada epifütootiaid ja viia suurtele saagikadudele. Efektiivsete geenidega kaitstud produktiivseid sorte kasvatakse üldjuhul suurtel pindaladel, mistõttu tekib sortide resistentsusgeenide geneetiline ühekülgus.

R-geenidega kaitstud haiguskindlus ei ole püsiv, neile geenidele toimib pidev, looduslikul valikul põhinev surve patogeeni muutlikkuse poolt. Pikemaajalisel (5–7 aastat) ühe nisusordi kultiveerimisel suurtel pindadel kohaneb seenpatogeeni populatsioon ning muutub taimetele nakatusohtlikuks, sest peremeestaimes olemasolev(ad) resistentsusgeen(id) ei ole võimelised ära tundma muutunud populatsioonis tekkinud uusi patogeeni vorme (isolaate).

Mitme tuntud R-geeni efektiivsus on juba oluliselt langenud. Näiteks, seitsmekümnendatel aastatel oli jahukastekitaja populatsioon geeni *Pm4b* suhtes Ungaris avirulentne, kaheksakümnendate keskpaigas leiti mõned virulentsed patotüübid, mille osa patogeeni populatsioonis pidevalt tõusis, ulatudes 30%-ni 1990. a. Viimastel aastatel on 90% või rohkem patotüüpidest olnud selle geeni suhtes virulentsed (Szunics, Szunics, 1999). Samade autorite andmetel oli 1997. a. nisu- jahukaste tekitaja Ungari populatsioonis leiduvatest patotüüpidest: 82% virulentsed *Pm2* suhtes, 79% virulentsed *Pm5* ja *Pm6* suhtes ja 98% virulentsed *Pm8* suhtes.

Seega on jahukastekindlus kultiveeritavates nisusortides tagatud geneetiliselt äärmiselt ühekülgsest, praktilises kasutuses on ühed ja needsamad geenid, kas üksi või kombineerituna. Kuigi suurt hulka tuntud R-geenidest ei ole veel uute sortide väljatöötamisel kasutatud, on vajadus uute R-geenide ja nende doonorite järele suur, eriti kui arvesse võtta seda, et enamik laialdaselt kasutatavatest geenidest on oma efektiivsuse juba kaotanud.

Eksperimentaalbioloogia Instituudi taimegeneetika osakonna uurimused on näidanud, et kompleksse resistentsusega liikide *Triticum timopheevii* ja *T. militinae* geneetilise materjali introgressioon pehme nisu genoomi on perspektiivne meetod sortide täiendamiseks resistentsusgeenidega (Enno, Peusha, 1992; Peusha, Enno, 1992; Enno *et al.*, 1995; Peusha *et al.*, 1996b).

Taimede haiguskindluse parandumise uurimise peamiseks meetodiks on hübriidoloogiline analüüs. Pehme nisu heksaploidne genoom koosneb kolmest elementaargenoomist ( $2n=42$ , AABBDD), mis raskendab geneetilise hübriidoloogilise analüüsi rakendamist nisu kvalitatiivsete ja kvantitatiivsete tunnuste uurimisel ning nende parandamise iseloomu kindlakstegemisel (Law, Worland, 1972). E. R. Searsi välja töötatud aneuploidse geneetilise analüüsi meetod sordi 'Chinese Spring' monosoomsete liinide kasutamisega võimaldab uurida nisusortide haiguskindluse parandumist ja selgitada iga kromosoomi geneetilist rolli (Sears, 1954, 1972, 1976). Uuritava genotüübi ja monosoomseeria ristamisel saadud  $F_1$  hübriidide meioosi tsütogeneetiline analüüs võimaldab määrata meioosi muutlikkuse astme ja teha kindlaks üksikute kromosoomide osa meioosi genotüübilises kontrollis, samuti identifitseerida kromosoomide retsiprooksed translokatsioonid, mis põhjustavad karüotüüpide liigisisese diferentseerumise ning aheldusrühmade muutlikkuse (Enno, Priilinn, 1983, 1987; Vega, Lacadena, 1983; Enno, 1997; Enno *et al.*, 1998).

## Hiline (osaline) haiguskindlus

Resistentsusgeenide abil saavutatav haiguskindlus on reeglina toimiv ainult taimede varases kasvu- staadiumis; täiskasvanud taimete nakatumist need geenid enamikul juhtudel vältida ei suuda.

Taimede kaitsemehhanismis osaleb lisaks eelpool kirjeldatud terve rida patogeeni rassist mittesõltuvaid protsesse (Dyck, 1979), mille tulemuseks võib olla patogeeni infektsioonivõime ja reproduktsiooni pidurdamine. Seda tüüpi resistentsus on osaline, ei sõltu peremeestaim-patogeen äratundmisprotsessis osalevate R-geenide esinemisest peremeestaimes (Chae, Fischbeck, 1979; Winzeler *et al.*, 1990) ja kujutab endast kvantitatiivset tunnust. Osalist resistentsust kontrollivad polügeensed süsteemid (Das, Griffey, 1994); näiteks nisusordi

'Knoch 62' jahukastekindluse tagamises osalevad seitsmel kromosoomil lokaliseeruvad geenid (Johnson *et al.*, 1998).

Sellist haiguskindlust nimetatakse ka täiskasvanud taime resistentsuseks (*adult plant resistance*) või hili-seks resistentsuseks, sest erinevalt R-geenide poolt tagatud resistentsusest ilmneb ta täiskasvanud taimel. Hiline resistentsus ei sõltu patogeeni populatsiooni koosseisust ning on mõningatel juhtudel toimiv isegi erinevate patogeenide suhtes (Worland *et al.*, 1995).

Hilist resistentsust tagavate geenide leidmine fenotüübilisel alusel on keerukas. Et osalise hilise resistentsuse taset on põllul usaldusväärset raske hinnata, siis on molekulaarsed markerid, mis on seotud kestvat resistentsust tagavate geenidega, aretuses kasutamiseks äärmiselt vajalikud. Kvantitatiivsete omadustega seotud lookuste (quantitative trait loci, QTL) positsioonide kaardistamine nisu geneetilisel kaardil võimaldab selliste markerite kindlaksmääramise. Nisu hilise jahukastekindluse QTL-e on kaardistatud pehme nisu ja speldi lahknevas populatsioonis (Keller *et al.*, 1999), kus kahel aastal kolmes erinevas piirkonnas kasvanud populatsioonide nakatuvuse analüüsil leiti 18 QTL-i, millest kaks toimisid kõigis kasvutingimuste variatsioonides, 5 toimisid kolme variandi korral ja 6 QTL kahe variandi juures.

Eksperimentaalbioloogia Instituudis on nususortide 'Tähti', 'Laari' ja 'Fagott' kaugristamisel *T. timopheevii* ja *T. militinae*'ga (resistentsusdoonorid) saadud mitmeid eelpool kirjeldatud haiguskindluse tüübile vastavaid, kogu kasvuperioodi kestel püsivalt haiguskindlaid liine. Alustatud on haiguskindluse tekkes osalevate *T. timopheevii* ja *T. militinae* translokatsioonide molekulaarset kaardistamist. Selle töö tulemusena loodame kindlaks teha, milliste doonori genoomi fragmentide ülekannet kultuurnisu genoomi on piisav ja tarvilik nn. täiskasvanud taime haiguskindluse tekkeks. Uuritavad liinid on praegu heterosügootsed, st. tunnust määravad lookused lahknevad järglaskonnas ja järgnevates põlvkondades haiguskindlus hajub. Praktikas kasutatavate püsivalt haiguskindlate nisuliinide saamiseks on alustatud nendest nisuliinidest homosügootsete, nn. kahekor-distatud haploidsete (*doubled haploid*) alamliinide tegemist.

## Kokkuvõte

Ka EPMÜ Eksperimentaalbioloogia Instituudi introgressiivsete liinide kollektsiooni immunoloogiline hindamine on näidanud, et haiguskindlus on ontogeneesi eri etappidel seotud erinevate resistentsusmehhanismidega. Seepärast oleme kavandanud *T. timopheevii* ja *T. militinae* osavõtul saadud hübriidide haiguskindluse uurimist nii tõusmete faasis kui ka taimede arenemise hilisemal perioodil.

Lisaks hilise resistentsuse kvantitatiivse tunnuse tekkes osalevate geenide lokaliseerimisele on meie eesmärgiks määrata ka *T. timopheevii* ja *T. militinae* genoomidest ülekantavate, varast jahukaste- ja leherooste-kindlust tagavate R-geenide spetsiifika ja asukoht resistentsusdoonorite genoomides, samuti leida identifitseeritud R-geenidele nende efektiivset kasutamist võimaldavad molekulaarsed markerid.

Resistentsusgeenide lokaliseerimiseks ja identifitseerimiseks kasutatakse monosoomanalüüsi, isogeensete liinide-diferentsiaatorite meetodikat (Lutz *et al.*, 1995; Peuša, 1996; Enno, 1996) ja molekulaarsete markerite kaardistamist (Järve *et al.*, 2000).

*Uurimust toetab Eesti Teadusfond (grant nr. 4720).*

## Kirjandus

- Bent, A. Function meets structure in the study of plant disease resistance genes. – Plant Cell, vol. 8, p. 1757...1771, 1996.
- Ceoloni, C., Del Signore, G., Pasquini, M., Testa, A. Transfer of mildew resistance from *Triticum longissimum* into wheat by *ph1* induced homoeologous recombination. – Proceedings of the 7th International Wheat Genetics Symposium IPSR, T. E. Miller and R. M. D. Koebner (Eds), Cambridge, UK, p. 221...226, 1988.
- Chae, Y.-A., Fischbeck, G. W. Genetic analysis of powdery mildew resistance in wheat cultivar 'Diplomat'. – Pflanzenzüchtung, vol. 83, p. 272...280, 1979.
- Das, M. K., Griffey, C. A. Diallel analysis of adult-plant resistance to powdery mildew in wheat. – Crop Sci., vol. 34, p. 948...952, 1994.
- Dyck, P. L. Identification of the gene for adult-plant leaf rust resistance in Thatcher. – Can. J. Gen. and Cytol., vol. 19, p. 711...716, 1979.
- Enno, T. Pehme nisu geneetilise analüüsi meetodid. – Rmt.: Kaasaja meetodid sordiaretuses. Jõgeva, 1996, lk. 26...32.
- Enno, T. Behaviour of meiosis in monosomic hybrids F<sub>1</sub>. – Annual Wheat Newsletter, USA, vol. 43, p. 95...96, 1997.
- Enno (Shneider), T. M., Priilinn, O. J. Identification of the chromosomal translocations in wheat. – Wheat Information Service, vol. 57, p. 24...27, 1983.

- Enno (Shnaider), T., Priilinn, O. Aneuploid studies at the Estonian SSR. – EWAC Newsletter Proceed. of the EWAC Conference, Martonvasar-Cambridge, p. 51...54, 1987.
- Enno, T., Peusha, H. Introgression of genes for rust resistance from *Triticum timopheevii* to common wheat. Vortr. Pflanzenzücht., vol. 24, p. 197...199, 1992.
- Enno, T., Peusha, H., Järve, K., Timofeyeva, L., Tsõmbalova, L., Priilinn, O. Introduction of alien genetic variation by means of interspecific hybridization. – European Wheat Aneuploid Co-operative Newsletter, p. 65...67, 1995.
- Enno, T., Peusha, H., Timofeyeva, L., Tohver, M., Jakobson, I., Priilinn, O. Identification of chromosomal translocations in common wheat, derivative of *Triticum timopheevii*. – Acta Agronomica Hungarica, vol. 46, p. 209...216, 1998.
- Enno, T., Peusha, H., Priilinn, O. Monosomic analysis of disease resistance in common wheat cultivars and introgressed lines. – Annual Wheat Newsletter, vol. 47, p. 41...44, 2001.
- Flor, H. H. Inheritance of reaction to rust in flax. – J. Agr. Res., vol. 74, p. 241...262, 1947.
- Flor, H. H. The complementary genic systems in flax and flax rust. – Adv. Genet., vol. 8, p. 29...54, 1956.
- Friebe, B., Jiang, J., Raupp, W. J., McIntosh, R. A., Gill, B. S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. – Euphytica, vol. 91, p. 59...87, 1996.
- Heun, M., Fischbeck, G. Genes for powdery mildew resistance in cultivars of spring wheat. – Plant Breeding, vol. 99, p. 282...288, 1987.
- Heun, M., Friebe, B. Introgression of powdery mildew resistance from rye into wheat. – Phytopathology, vol. 80, p. 242...245, 1989.
- Johnson, J. W., Ge Y., Cunfer, B. M., Barnett, R. D. Adult-plant resistance to powdery mildew in wheat. – Proc. of the 9<sup>th</sup> Intern. Wheat Genet. Symp., Canada, 3, p. 279...281, 1998.
- Järve, K., Peusha, H., Tsymbalova, J., Tamm, S., Devos, K. M., Enno, T. Chromosomal location of a *T. timopheevii*-derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat. – Genome, vol. 43, p. 377...381, 2000.
- Keller, M., Keller, B., Schachermayr, G., Winzeler, M., Schmid, J. E., Stamp, P., Messmer, M. M. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat x spelt population. – Theor. Appl. Genet., vol. 98, p. 903...912, 1999.
- Law, C. N., Worland, A. J. Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis. – In: Plant Breed. Inst. Ann. Rep. Cambridge, 1972, p. 25...65.
- Limpert, E., Lutz, J., Remlein, E. I., Sutka, J., Zeller, F. J. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.): III. Hungarian and Croatian Cultivars. – J. Genet. and Breeding, vol. 48, p. 107...112, 1994.
- Lutz, J., Limpert, E., Bartoš, P., Zeller, F. J. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Czechoslovakian cultivars. – Plant Breeding, vol. 108, p. 33...39, 1992.
- Lutz, J. M., Katzhammer, M., Stephan, U., Felsenstein, F. G., Oppitz, K., Zeller, F. J. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). V. Old German cultivars and cultivars released in the former GDR. – Plant Breeding, vol. 114, p. 29...33, 1995.
- McIntosh, R. A. *et al.* Catalogue of Gene Symbols for Wheat, Supplement, 2000.
- Miller, T. E., Reader, S. M., Ainsworth, C. C., Summers, R. W. The introduction of a major gene for resistance to powdery mildew of wheat, *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*, from *Aegilops speltoides* into wheat, *Triticum aestivum*. – Cereal Breeding Related to Integrated Cereal Production, M. L. Jorna and L. A. J. Shootmaker (Eds), Proceedings of the EUCARPIA Conference, Wageningen, The Netherlands, p. 179...183, 1987.
- Peuša, H. Pehme nisu seenhaiguskindluse testimise meetodid. – Rmt.: Kaasaja meetodid sordiaretuses. Jõgeva, 1996, lk. 68...72.
- Peusha, H., Enno, T. Genetical analysis of leaf rust resistance in introgressive lines of common wheat. – Proceed. Estonian Acad. Sci., Biology, 41, 3, p. 141...148, 1992.
- Peusha, H., Hsam, S. L. K., Zeller, F. J. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). 3. Gene *Pm 22* in cultivar Virest. – Euphytica, vol. 91, p. 149...152, 1996a.
- Peusha, H., Enno, T., Priilinn, O. Genetic analysis of disease resistance in wheat hybrids, derivatives of *Triticum timopheevii* and *T. militinae*. – Acta Agronomica Hungarica, 44, 3, p. 237...244, 1996b.
- Peusha, H., Enno, T., Priilinn, O. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes and cytogenetic analysis of meiosis in common wheat cultivar Meri. Hereditas, 132 (1), p. 29...34, 2000.
- Sears, E. R. The aneuploids of common wheat. – Univ. Missouri Agric. Exp. Stn. Res. Bull., USA, vol. 572, p. 1...59, 1954.
- Sears, E. R. Chromosome engineering in wheat. – Stadler Symposia, Univ. of Missouri, Columbia, vol. 4, p. 23...38, 1972.
- Sears, E. R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. – Ann. Rev. Genet., vol. 10, p. 31...51, 1976.

- Szunics, L., Szunics, Lu. Wheat powdery mildew resistance genes and their application in practice. – Acta Agronomica Hungarica, vol. 47, No. 1, p. 69...89, 1999.
- Zeller, F. J., Lutz, J., Remlein, E. I., Limpert, E., Koenig, J. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.): II. French Cultivars. – Agronomie, vol. 13, p. 201...207, 1993.
- Tosa, Y., Tsujimoto, H., Ogura, H. A gene involved in the resistance of wheat to wheatgrass powdery mildew fungus. – Genome, vol. 29, p. 850...852, 1987.
- Tosa, Y., Sakai, K. The genetics of resistance of hexaploid wheat to the wheatgrass powdery mildew fungus. – Genome, vol. 33, p. 225...230, 1990.
- Vega, C., Lacadena, J. R. Identification of two chromosomal interchanges in cv. Canaleja of common wheat, *Triticum aestivum* L. – Euphytica, 32, 2, p. 485...491, 1983.
- Winzeler, M., Streckeisen, Ph., Winzeler, H., Fried, P. M. Zuchtung auf dauerhafte Mehltaresistenz bei Weizen und Dinkel: Bericht der Arbeitstagung der "Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtleiter" 20–22 November 1990. Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gypfenstein. Austria, 1990, S. 173...179.
- Worland, A. J., Howie, J. A., Stratford, R., Law, C. N., Plaschke, J. Detection and analysis of genes influencing adult-plant resistance to rusts and mildew in wheat. – Proc. of the Intern. Triticeae Mapping Initiative Workshop. 1–3<sup>rd</sup> Sept. 1995. JIC Norwich.