

Изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops tauschii* по устойчивости к листовой ржавчине

Э.Р. Давоян , Д.С. Миков, Ю.С. Зубанова, Д.М. Болдаков, Р.О. Давоян, И.В. Бебякина, В.А. Бибишев

Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия

Проведена оценка синтетических форм *Triticum miguschovae* (GGAADD), *Triticum palmovae* (A^bA^bDD), *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* (BBAADD) и созданных на их основе интрогрессивных линий мягкой пшеницы на устойчивость к листовой ржавчине. *T. miguschovae* и *T. palmovae* проявили полный иммунитет, симптомы поражения отсутствовали. Синтетическая форма *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* проявляет высокую устойчивость. Отобраны 22 устойчивые к листовой ржавчине линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. miguschovae*, 10 линий с генетическим материалом *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* и 4 линии, полученные на основе *T. palmovae*. С использованием молекулярных маркеров проведен скрининг на присутствие генов устойчивости к листовой ржавчине *Lr21*, *Lr26*, *Lr32*, *Lr39*. Синтетические формы *T. miguschovae*, *T. palmovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* несут маркер *GDM35*, сцепленный с геном *Lr39*. Присутствие маркеров *Lr21F/R* и *BARC135*, сцепленных с генами *Lr21* и *Lr32* соответственно, не было выявлено. Показано, что устойчивость к листовой ржавчине в линиях 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171, полученных на основе *T. miguschovae*, линиях 3261, 3265, полученных на основе *T. palmovae*, и в линии 4141 с генетическим материалом *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* контролируется присутствием гена *Lr39*. Маркер *SCM9*, указывающий на наличие транслокации 1BL.1RS с геном *Lr26*, наследуемой от сорта Кавказ, выявлен в 15 линиях, полученных на основе *T. miguschovae*, в двух линиях с генетическим материалом от *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* и в одной линии, полученной с участием *T. palmovae*. Линии 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171, полученные с участием *T. miguschovae*, и линия 3261 с участием *T. palmovae* несут комбинацию генов (*Lr39*+*Lr26*).

Ключевые слова: *Triticum aestivum*; *Aegilops tauschii*; листовая ржавчина; молекулярные маркеры; *Lr*-гены; синтетические формы; интрогрессивные линии мягкой пшеницы.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Давоян Э.Р., Миков Д.С., Зубанова Ю.С., Болдаков Д.М., Давоян Р.О., Бебякина И.В., Бибишев В.А. Изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops tauschii* по устойчивости к листовой ржавчине. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(1):97-101. DOI 10.18699/VJ18.336

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Davoyan E.R., Mikov D.S., Zubanova Y.S., Boldakov D.M., Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Bibishev V.A. Study of introgressive lines of common wheat with *Aegilops tauschii* genetic material for resistance to leaf rust. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(1):97-101. DOI 10.18699/VJ18.336 (in Russian)

Study of introgressive lines of common wheat with *Aegilops tauschii* genetic material for resistance to leaf rust

E.R. Davoyan , D.S. Mikov, Y.S. Zubanova, D.M. Boldakov, R.O. Davoyan, I.V. Bebyakina, V.A. Bibishev

National Center of Grain of P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia

The synthetic forms of *Triticum miguschovae* (GGAADD), *Triticum palmovae* (A^bA^bDD), *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* (BBAADD) and the introgressive lines of common wheat created on their basis were evaluated for resistance to leaf rust. All synthetic forms have a high resistance to leaf rust. Twenty-two lines of common wheat resistant to leaf rust with genetic material from *T. miguschovae*, 10 lines with genetic material from *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* and 4 lines obtained on the basis of *T. palmovae* were identified. A screening with the use of molecular markers for the presence of leaf rust resistance genes *Lr21*, *Lr26*, *Lr32*, *Lr39* was done. The *GDM35* marker linked to the *Lr39* gene was identified in the synthetic forms. Molecular markers *Lr21F/R* and *BARC135* linked to the genes *Lr21* and *Lr32*, respectively, were not identified. Resistance to leaf rust in lines 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171, obtained on the basis of *T. miguschovae*, lines 3261, 3265, obtained on the basis of *T. palmovae*, and in line 4141 with the genetic material from *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* is controlled by the presence of the *Lr39* gene. The *SCM9* marker indicating the presence of translocation of 1BL.1RS with the *Lr26* gene was detected in 15 lines obtained on the basis of *T. miguschovae*, in 2 lines with genetic material from *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, and in 1 line created on the basis of *T. palmovae*. Lines 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171 obtained with the participation of *T. miguschovae* and line 3261 with the participation of *T. palmovae* carry a combination of genes (*Lr39*+*Lr26*).

Key words: *Triticum aestivum*; *Aegilops tauschii*; leaf rust; molecular markers; *Lr*-genes; synthetic forms; introgressive lines of common wheat.

Листовая ржавчина пшеницы (*Puccinia triticina* Erikss.) относится к числу самых вредоносных болезней мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и наносит огромный ущерб урожайности и качеству зерна. Наиболее эффективный и экологически безопасный способ защиты от нее – создание устойчивых сортов. Эта работа ориентирована на расширение разнообразия эффективных генов, обеспечивающих длительную устойчивость к листовой ржавчине.

Значительный резерв по устойчивости к болезням сосредоточен в генофонде дикорастущих сородичей мягкой пшеницы. В настоящее время выявлено около 80 генов устойчивости к этому патогену, при этом большинство эффективных генов переданы мягкой пшенице от родственных ей видов (McIntosh et al., 2013). Поэтому использование дикорастущих сородичей в качестве источников новых генов устойчивости к болезням мягкой пшеницы – актуальная задача современной селекции.

Одним из ценных источников генов устойчивости к листовой ржавчине является диплоидный вид *Aegilops tauschii* Coss. От этого вида мягкой пшенице переданы гены устойчивости к листовой ржавчине *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr42* (McIntosh et al., 2013). Для передачи устойчивости были использованы геномно-добавленные синтетические формы *Triticum miguschovae*, *T. palmovae* и *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, у которых геном D от *Ae. tauschii* был добавлен соответственно к геномам GGAA от *T. militinae*, A^b от *T. boeoticum* и BBAA от твердой пшеницы *Mutico italicum* (Жиров, Терновская, 1984; Иванов, 1984).

При использовании этих форм были получены интрогрессивные линии озимой мягкой пшеницы, характеризующиеся устойчивостью к болезням, высоким содержанием белка и другими интересными для селекции морфобиологическими признаками (Давоян и др., 2012). Исходя из родословных полученных интрогрессивных линий можно предположить, что они содержат известные гены устойчивости к листовой ржавчине *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr42* от *Ae. tauschii* и *Lr26* от сорта Кавказ.

В настоящей работе приведены результаты оценки синтетических форм *T. miguschovae*, *T. palmovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* и полученных на их основе интрогрессивных линий мягкой пшеницы по устойчивости к листовой ржавчине, наличие у них известных генов устойчивости *Lr21*, *Lr32*, *Lr39* и *Lr26*.

Материалы и методы

Объектом исследования служили синтетические формы *T. miguschovae*, *T. palmovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, 22 линии, полученные с участием синтетической формы *T. miguschovae*, 15 линий с участием *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* и 4 линии – *T. palmovae*.

Заражение и оценку по устойчивости к листовой ржавчине проводили во взрослой стадии в полевых условиях. Популяцию линий заражали в фазе выхода в трубку смесью уредоспор ржавчины, собранных с разных сортов пшеницы. Устойчивость определяли по международной шкале Майнса и Джексона (Mains, Jackson, 1926). К устойчивым относили растения с типом реакции 0 (иммунные), 1 (высокоустойчивые) и 2 (умеренно устойчивые). Растения с промежуточным типом реакции (от 0 до 1) обозна-

чали баллом 1–. К восприимчивым относили растения с типом реакции 3 и 4.

ДНК выделяли из 5–7-дневных этиолированных проростков пшеницы по методу Плашке с соавторами (Plaschke et al., 1995).

Идентификацию *Lr*-генов осуществляли с использованием ПЦП с праймерами, маркирующими гены *Lr21*, *Lr32*, *Lr39*. Для гена *Lr26* использовали праймеры к маркеру *SCM9*, указывающему на наличие транслокации 1BL.1RS, в состав которой входит данный ген. Праймеры отбирали на основании литературных данных, их названия и условия амплификации представлены в табл. 1.

Реакционная смесь объемом 25 мкл содержала 1× буфер для Taq-ДНК-полимеразы (50 mM KCl, 20 mM трис-HCl, pH 8.4, 2–5 mM MgCl₂, 0.01 % твин-20), 2 mM MgCl₂, по 0.2 mM каждого dNTP, 12.5 pM каждого праймера, 50 нг ДНК и 1 ед. Taq-полимеразы. Амплификацию вели согласно условиям, рекомендуемым авторами, с незначительными модификациями (см. табл. 1).

В качестве положительных контролей для определения известных генов были использованы почти изогенные линии сорта Thatcher с генами устойчивости к листовой ржавчине *Lr21* (TcLr21), *Lr32* (TcLr32), *Lr26* (TcLr26) и сорт Кавказ, содержащий ген *Lr26*. Положительным контролем для определения гена *Lr39* служила линия KS93U62. Продукты амплификации разделяли электрофорезом в 2 % агарозном геле для генов *Lr21*, *Lr39*, *Lr26* и в 8 % полиакриламидном геле (ПААГ) для гена *Lr32*. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете с помощью фотобокса Infiniti 1000. В качестве маркера молекулярной массы использовали ДНК-маркер M 24 100 bp производства «СибЭнзим».

Результаты

Результаты оценки изучаемого материала по устойчивости к листовой ржавчине представлены в табл. 2.

Синтетические формы *T. miguschovae* и *T. palmovae* проявили полный иммунитет, симптомы поражения отсутствовали. Синтетическая форма *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* проявляет высокую устойчивость (тип реакции 1).

По устойчивости к листовой ржавчине 22 линии с генетическим материалом *T. miguschovae* варьировали от высокоустойчивых с типом реакции 1– (3313, 1453, 503, 3901, 4045, 4047, 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171) и 1 (3907, 3913, 4033, 4043) до умеренно устойчивых – тип реакции 2 (линии 538, 2803, 4032, 4039). В линиях, полученных с участием синтетической формы *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, к группе высокоустойчивых отнесены 3453, 4147, 4159, 4125, 4129, 4165, 4141; к группе умеренно устойчивых – 3621, 3913, 3931; к восприимчивым – линии 3459, 3639, 3575, 3895, 4201. Выявлены высокоустойчивые к листовой ржавчине линии 3254, 3261, 3265 и одна умеренно устойчивая 3256, полученные на основе *T. palmovae*.

Линии сорта Thatcher с генами *Lr21* (TcLr21), *Lr32* (TcLr32) и *Lr26* (TcLr26) имеют высокую восприимчивость (4 балла). Линия KS93U62 с геном *Lr39* проявляет полный иммунитет к листовой ржавчине. Сорт мягкой пшеницы Кавказ с геном устойчивости *Lr26* также ха-

Table 1. PCR regimes and primers used for genotyping

Gene	Primer	Amplification regime	Amplicon size	Reference
<i>Lr21</i>	Lr21F	94 °C 5 min; 30 cycles (94 °C 1 min; 50 °C 1 min; 72 °C 2 min); 72 °C 5 min	669	Huang, Gill, 2001
	Lr21R			
<i>Lr32</i>	BARC135F	94 °C 2 min; 30 cycles (95 °C 1 min; 52 °C 50 c; 73 °C 1 min); 72 °C 5 min	273	Thomas et al., 2010
	BARC135R			
<i>Lr39</i>	GDM35-L	94 °C 4 min; 35 cycles (94 °C 30 c; 55 °C 30 c; 72 °C 30 c)	190	Singh et al., 2004
	GDM35-R			
<i>Lr26</i>	SCM9/F	94 °C 3 min; 30 cycles (94 °C 45 c; 60 °C 60 c; 72 °C 90 c); 72 °C 5 min	207	Weng et al., 2007
	SCM9/R			

Table 2. Leaf rust resistance in synthetic forms *T. miguschovae*, *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii*, *T. palmovae*, introgression lines derived therefrom, and lines TcLr21, TcLr32, TcLr26, KS93U62

Synthetic	Response score	Line	Response score
<i>T. miguschovae</i>	0	3313, 1453, 503, 3901, 4045, 4047, 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171	1–
		3907, 3913, 4033, 4043	1
		538, 2803, 4032, 4039	2
<i>T. durum</i> (M. it.)/ <i>Ae. tauschii</i>	1	3453, 4147, 4159, 4125, 4129, 4165, 4141	1
		3621, 3913, 3931	2
		3459, 3639	3
		3575, 3895, 4201	4
<i>T. palmovae</i>	0	3254, 3261, 3265	1
		3256	2
Reference accessions		TcLr21, TcLr32, TcLr26	4
		KS93U62	0
		Kavkaz	4

характеризуется высокой восприимчивостью к листовой ржавчине.

Далее исследуемый материал был изучен на присутствие молекулярных маркеров, сцепленных с генами устойчивости к листовой ржавчине *Lr21*, *Lr32*, *Lr39* и *Lr26*.

Маркер *GDM35*, сцепленный с геном *Lr39*, позволил выявить характерный фрагмент амплификации 190 п. н. в синтетических формах *T. miguschovae*, *T. palmovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, а также в восьми линиях 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171, полученных на основе *T. miguschovae*, линиях 3261, 3265, полученных на основе *T. palmovae*, и в линии 4141 с генетическим материалом *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* (рис. 1).

Диагностические продукты амплификации для маркеров *Lr21F/R*, специфичного для гена *Lr21*, а также *BARC135*, сцепленного с геном *Lr32*, были выявлены в положительных контролях – линиях TcLr21 и TcLr32 соответственно. В синтетических формах *T. miguschovae*, *T. palmovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* их наличие не установлено (рис. 2).

Продукт амплификации размером 207 п. н., полученный с использованием маркера *SCM9* и указывающий на наличие транслокации 1BL.1RS с геном *Lr26*, наследуемым от сорта Кавказ, выявлен в линиях 538, 3313, 729, 1555, 2203,

2289, 2295, 2296, 4155, 4171, 4033, 4039, 4043, 4045, 4047, созданных на основе *T. miguschovae*, в линиях 4125 и 4129 с генетическим материалом от *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, в линии 3261, полученной с участием *T. palmovae* (рис. 3).

Обсуждение

Изученные синтетические формы *T. miguschovae*, *T. palmovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, послужившие генетическим мостиком для передачи устойчивости к листовой ржавчине и других ценных признаков в интрогрессивные линии, несут маркер *GDM35*, сцепленный с геном *Lr39*. Присутствие маркеров *Lr21F/R* и *BARC135*, сцепленных с генами *Lr21* и *Lr32*, не было выявлено. Возможно, это связано с тем, что образцы *Ae. tauschii*, использовавшиеся для создания изучаемых синтетиков, не несли генов *Lr21* и *Lr32*.

Выявление маркера *GDM35* в высокоустойчивых линиях 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171, полученных на основе *T. miguschovae*, линиях 3261, 3265, созданных на основе *T. palmovae*, и в линии 4141 с генетическим материалом *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii* предполагает возможное наличие в них гена *Lr39*.

В настоящее время среди генов устойчивости к листовой ржавчине, переданных от *Ae. tauschii*, высокую эффек-

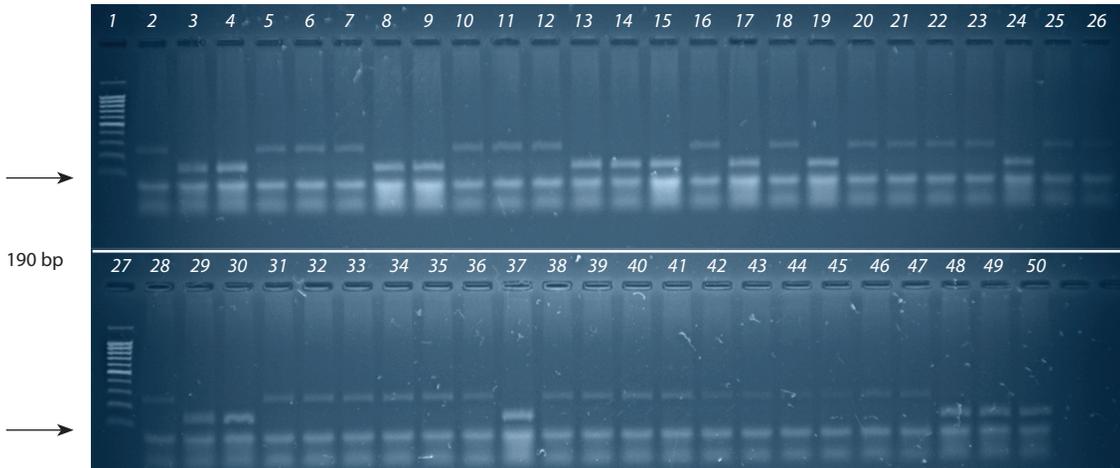


Fig. 1. PCR with primers *GDM35-R* and *GDM35-L* for the diagnostic marker linked to the leaf rust resistance gene *Lr39*:

1, 27, molecular weight ladder; 2, 28, variety Kavkaz; 3, 29, KS93U62 (*Lr39*); 4, *T. miguschovae*; 5-26, lines with genetic material from *T. miguschovae*; 8, 729; 9, 1555; 13, 2203; 14, 2289; 15, 2295; 17, 2296; 19, 4155; 24, 4171; 30, *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii*; 31-45, lines with genetic material from *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii*; 37, 4141; 46-49, lines with genetic material from *T. palmovae*; 48, 3261; 49, 3265; 50, *T. palmovae*.

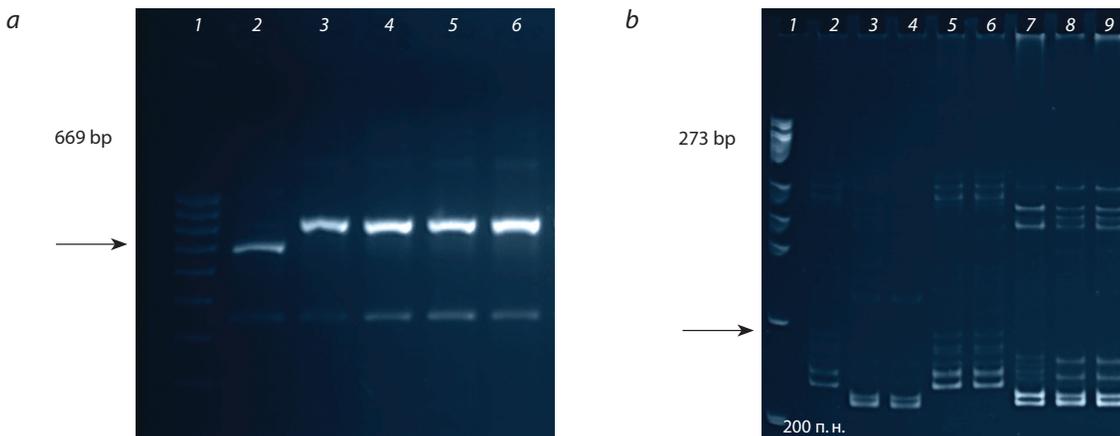


Fig. 2. (a) Amplification fragments obtained with primers *Lr21F* and *Lr21L* for the diagnostic marker linked to the leaf rust resistance gene *Lr21*:

1, molecular weight ladder; 2, line TcLr21; 3, variety Kavkaz; 4, *T. miguschovae*; 5, *T. palmovae*; 6, *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii*; (b) Amplification fragments obtained with primers *BARC135F* and *BARC135R* for the diagnostic marker linked to the leaf rust resistance gene *Lr32*: 1, molecular weight ladder; 2, 5, 6, line TcLr32; 3, 4, variety Kavkaz; 7, *T. miguschovae*; 8, *T. palmovae*; 9, *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii*.

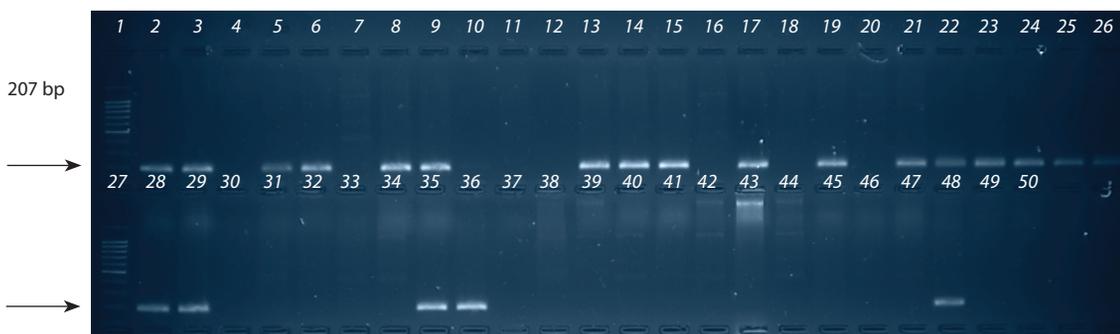


Fig. 3. Amplification fragments obtained with primers *SCM9/F* and *SCM9/R* for the diagnostic marker linked to the leaf rust resistance gene *Lr26*:

1, 27, molecular weight ladder; 2, 28-variety Kavkaz; 3, 29, line TcLr26; 4, *T. miguschovae*; 5-26, lines with genetic material from *T. miguschovae*; 5, 538; 6, 3313; 8 - 729; 9, 1555; 13, 2203; 14, 2289; 15, 2295; 17, 2296; 19, 4155; 21, 4033; 22, 4039; 23, 4043; 24 - 4171; 25- 4045; 26, 4047; 30, *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii*; 31-45, lines with genetic material from *T. durum*(M.it.)/*Ae. tauschii* (among them: 35, 4125; 36, 4129) 46-49, lines with genetic material from *T. palmovae*; 48, 3261; 50, *T. palmovae*.

тивность на всей территории России проявляет ген *Lr39* (Zhemchuzhina, Kurkova, 2010). По данным Е.И. Гультьяевой (2012), *Lr39* перспективен для использования в селекции пшеницы в России среди группы высокоэффективных генов.

Устойчивость к листовой ржавчине в линиях, созданных с участием *T. miguschovae*, в которых не были выявлены маркеры, сцепленные с геном *Lr39*, а также в устойчивых линиях 3453, 3621, 4125, 4129, 4147, 4159, 4165, 3913, 3931 с генетическим материалом *T. durum* (M.it.)/*Ae. tauschii* и в линиях 3254, 3256, полученных на основе *T. palmovae*, может контролироваться другим геном(ами), отличном(ми) от генов *Lr21*, *Lr32*, *Lr39*. Эти линии могут нести как гены *Lr42* и *Lr22a*, полученные от *Ae. tauschii*, так и гены устойчивости от *T. militinae* (линии с участием *T. miguschovae*) и *T. boeoticum* (линии с участием *T. palmovae*).

Ген *Lr42* относится к группе генов, характеризующихся как частично эффективные в России (Садовая и др., 2014). Ген возрастной устойчивости *Lr22a* входит в группу умеренно эффективных в США, Австралии, Европе (Mesterhazy et al., 2000) и высокоэффективных в Канаде (Hiebert et al., 2007). По данным (Коваленко и др., 2012), ген *Lr22a* является эффективным на всей территории России. Е.И. Гультьяева (2012) относит *Lr22a* к перспективным для использования в селекции России среди генов устойчивости взрослых растений. Не стоит также исключать возможность потери маркеров, сцепленных с генами *Lr21*, *Lr32*, *Lr39*, при рекомбинациях в процессе беккроссирования и самоопылений.

Установлены линии, несущие маркер *SCM9*, выявляющий пшенично-ржаную транслокацию 1BL.1RS, сцепленную с геном *Lr26*. Транслокация 1BL.1RS могла быть передана в интрогрессивные линии от сорта Кавказ, который использовался в качестве реципиента при их создании. В настоящее время ген *Lr26* описан как утративший эффективность, вирулентные к нему клоны гриба широко распространены во всех регионах России. Тем не менее следует отметить, что данная транслокация дополнительно несет гены, повышающие урожайность зерна и засухоустойчивость за счет увеличения массы корней (Kim et al., 2004).

В ходе исследования отобраны линии 729, 1555, 2203, 2289, 2295, 2296, 4155, 4171 на основе *T. miguschovae* и линия 3261, полученная с участием *T. palmovae*, которые несут комбинацию генов (*Lr39+Lr26*).

Данная работа требует продолжения, в частности проведения фитопатологического теста, а также цитогенетического исследования передачи генетического материала в созданные интрогрессивные линии, поиска и апробации маркеров, сцепленными с генами *Lr42*, *Lr22a*, переданными в мягкую пшеницу также от *Ae. tauschii*.

Следует отметить, что в сортах отечественной селекции ген *Lr39* не представлен. В связи с этим отобранные линии с генами *Lr39* и (*Lr39+Lr26*) и другой изученный нами материал являются ценными источниками для селекции пшеницы на устойчивость к листовой ржавчине.

Acknowledgments

This work was supported by the RAS Presidium, Fundamental Research Program "Methodology and molecular methods for

involvement of nontraditional cereals to breeding in order to create varieties of a novel species with unique parameters of adaptive value and grain quality".

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan O.R., Zinchenko A.N., Davoyan E.R., Kravchenko A.M., Zubanova Y.S. Use of synthetic forms in the preservation and exploitation of the gene pool of wild common wheat relatives. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2012;16(1):44-51.
- Gulyaeva E.I. Methods of identification of wheat leaf rust resistance genes with use of DNA-markers and characterization of efficiency of *Lr*-genes. St. Petersburg, 2012;59-60. (in Russian)
- Hiebert C.W., Thomas J.B., Somers D.J., McCallum B.D., Fox S.L. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2007;115:877-884.
- Huang L., Gill B.S. An RGA-like marker detects all known *Lr21* leaf rust-resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2001;103(6-7):1007-1013.
- Ivanov G.I. New amphidiploid of wheat with the genomic constitution DDA^bA^b. *Nauchno-tehnicheskiy byulleten VNII rasteniyevodstva* = Scientific and Technological Bulletin of the Vavilov Institute of Plant Industry. 1984;142:78-79. (in Russian)
- Kim W., Jonson P.S., Baenziger P.S., Lukaszewski A.J., Gaines C.S. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources. *Crop Sci.* 2004;44:1254-1258.
- Kovalenko E.D., Zhemchuzhina A.I., Kiseleva M.I., Kolomiets T.M., Scherbik A.A. Strategy of wheat breeding for resistance to rust diseases. *Zashchita i karantin rasteniy* = Plant Protection and Quarantine. 2012;9:19-22. (in Russian)
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticiana* Eriks. *Phytopathology.* 1926;16:89-120.
- McIntosh R.A., Yamayaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2013 Supplement. Available at: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2013>.
- Mesterhazy A., Bartos P., Goyeau G., Niks R. European survey for leaf rust in wheat. *Agronomie.* 2000;20:793-804.
- Plaschke J., Ganai M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 1995;91:1001-1007.
- Sadovaya A.S., Gulyaeva E.I., Mitrofanova O.P., Shaidayuk E.L., Hakimova A.G., Zuev E.V. Leaf rust resistance in common wheat varieties and lines from the collection of the Vavilov plant industry institute carrying alien genetic material. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2014;18(4):739-750. (in Russian)
- Singh S., Franks C.D., Huang L., Brown-Guedira G.L., Marshall D.S., Gill B.S., Fritz A. *Lr41*, *Lr39* and a leaf rust resistance gene from *Aegilops cylindrica* may be allelic and are located of wheat chromosome 2DS. *Theor. Appl. Genet.* 2004;108:586-591.
- Thomas J., Nilmalgoda S., Hiebert C., McCallum B., Humphreys G., DePauw R. Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene *Lr32*. *Crop Sci.* 2010;50(6):2310-2317.
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-based markers for detection of different sources 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breed.* 2007;126(5):482-486.
- Zhemchuzhina A., Kurkova N. Structure of population of *Puccinia triticiana* in various regions of Russia in 2006–2008. *Abstr. of the 8th Int. Wheat Conference*, June 1–4, 2010, St. Petersburg, Russia. St. Petersburg, 2010;279.
- Zhirov E.G., Ternovskaya T.K. Genomic engineering in wheat. *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki* = Herald of Agricultural Sciences. 1984;10:58-66. (in Russian)