

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)


УДК 633.111.1:632.4

Поступила в редакцию 30.01.2017

Принята к публикации 23.10.2017

© АВТОРЫ, 2018

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-

Таблица 1. Условия ПЦР и названия праймеров, используемых для идентификации соответствующих генов

Ген	Праймер	Условия амплификации фрагментов	Размер фрагмента, п. н.	Лит. источник
<i>Lr21</i>	Lr21F	94 °C 5 мин; 30 циклов (94 °C 1 мин;	669	Huang, Gill, 2001
	Lr21R	50 °C 1 мин; 72 °C 2 мин); 72 °C 5 мин		
<i>Lr32</i>	BARC135F	94 °C 2 мин; 30 циклов (95 °C 1 мин;	273	Thomas et al., 2010
	BARC135R	52 °C 50 с; 73 °C 1 мин); 72 °C 5 мин		
<i>Lr39</i>	GDM35-L	94 °C 4 мин; 35 циклов (94 °C 30 с;	190	Singh et al., 2004
	GDM35-R	55 °C 30 с; 72 °C 30 с)		
<i>Lr26</i>	SCM9/F	94 °C 3 мин; 30 циклов (94 °C 45 с;	207	Weng et al., 2007
	SCM9/R	60 °C 60 с; 72 °C 90 с); 72 °C 5 мин		

Таблица 2. Устойчивость к листовой ржавчине синтетических форм *T. miguschovae*, *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, *T. palmovae*, интрогрессивных линий, полученных на их основе, и линий TcLr21, TcLr32, TcLr26, KS93U62

Синтетическая форма	Тип реакции, балл	Линия	Тип реакции, балл
<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
Материал, взятый в качестве контроля		TcLr21, TcLr32, TcLr26	4
		KS93U62	0
		Кавказ	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-

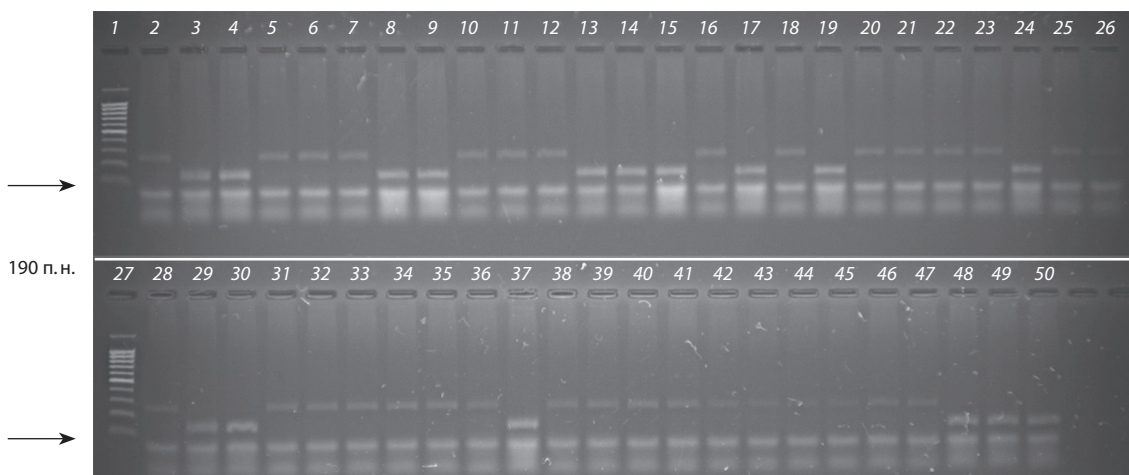


Рис. 1. Продукты амплификации с использованием пары праймеров GDM35-R и GDM35-L к диагностическому маркеру, сцепленному с геном устойчивости к листовой ржавчине *Lr39*.

1, 27 – маркер длины; 2, 28 – сорт Кавказ; 3, 29 – KS93U62 (*Lr39*); 4 – *T. miguschovae*; 5–26 – линии с материалом *T. miguschovae*, в том числе: 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 – линии с материалом *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, в том числе 37 – 4141; 46–49 – линии с материалом *T. palmovae*, в том числе: 48 – 3261, 49 – 3265; 50 – *T. palmovae*.

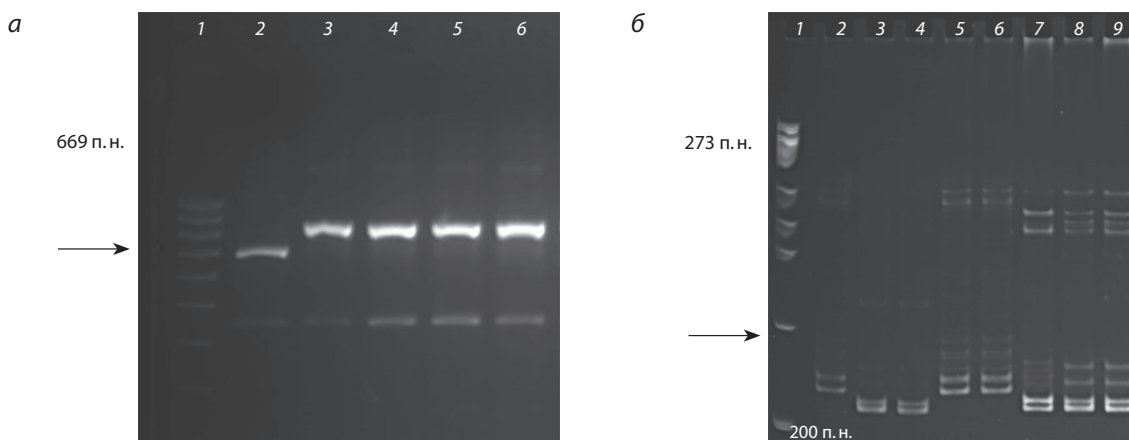


Рис. 2. Продукты амплификации: а – с использованием пары праймеров Lr21F и Lr21L к диагностическому маркеру, сцепленному с геном устойчивости к листовой ржавчине *Lr21*: 1 – маркер длины; 2 – линия TcLr21; 3 – сорт Кавказ; 4 – *T. miguschovae*; 5 – *T. palmovae*; 6 – *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*; б – с использованием пары праймеров BARC135F и BARC135R к диагностическому маркеру, сцепленному с геном устойчивости к листовой ржавчине *Lr32*: 1 – маркер длины; 2, 5, 6 – линия TcLr32; 3, 4 – сорт Кавказ; 7 – *T. miguschovae*; 8 – *T. palmovae*; 9 – *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*.

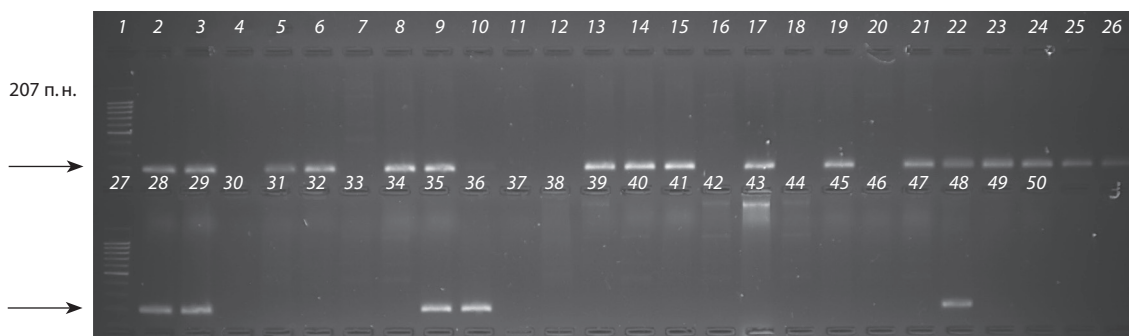


Рис. 3. Продукты амплификации с использованием пары праймеров SCM9/F и SCM9/R к диагностическому маркеру, сцепленному с геном устойчивости к листовой ржавчине *Lr26*.

1, 27 – маркер длины; 2, 28 – сорт Кавказ; 3, 29 – линия TcLr26; 4 – *T. miguschovae*; 5–26 – линии с материалом *T. miguschovae*, в том числе: 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 – линии с материалом *T. durum* (M. it.)/*Ae. tauschii*, в том числе: 35 – 4125, 36 – 4129; 46–49 – линии с материалом *T. palmovae*; 48 – 3261; 50 – *T. palmovae*.

тивность на всей территории России проявляет ген *Lr39* (Zhemchuzhina, Kurkova, 2010). По данным Е.И. Гультьевой (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), отличным(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. Гультьева (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.

Благодарности

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Методология и молеку-

лярно-генетические методы вовлечения в селекционный процесс нетрадиционных зерновых культур с целью создания сортов нового вида с уникальными свойствами адаптивности и качества зерна».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Гультьева Е.И. Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркеров и характеристика эффективности *Lr*-генов. СПб.: РАСХН, ВНИИЗР, 2012;59-60.
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р., Зинченко А.Н., Давоян Э.Р., Кравченко А.М., Зубанова Ю.С. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сородичей мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):44-51.
- Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы. Вестн. с.-х. наук. 1984;10:58-66.
- Иванов Г.И. Новый амфидиплоид пшеницы с геномами DDA^bA^b. Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1984;142:78-79.
- Коваленко Е.Д., Жемчужина А.И., Киселева М.И., Коломиец Т.М., Щербик А.А. Стратегия селекции пшеницы на устойчивость к ржавчинным заболеваниям. Защита и карантин растений. 2012; 9:19-22.
- Садовая А.С., Гультьева Е.И., Митрофанова О.П., Шайдаюк Е.Л., Хакимова А.Г., Зуев Е.В. Характеристика устойчивости к возбудителю бурой ржавчины сортов и линий мягкой пшеницы из коллекции ВИР, несущих чужеродный генетический материал. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4):739-750.
- 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.
- 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.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticiana* Erikss. 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.
- 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.