

**6-бөлім****Раздел 6****Section 6****Адам және жануарлар  
физиологиясы****Физиология человека  
и животных****Human and animal  
physiology**

УДК 577.2

А.А. Токубаева\*, К.К. Шулембаева

Казахский национальный университет им. аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы

\*E-mail: anar.tokubaeva@mail.ru

**Идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине *Lr26*, *Lr28*, *Lr34*, *Lr37* с помощью STS и SCAR маркеров у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum L.*)**

С помощью молекулярных SCAR и STS-маркеров *Iag95*, *Lr28*, *csLV34*, *VENTRIUP-LN2* проведен скрининг сортообразцов и линий местной селекции на устойчивость к бурой ржавчине по генам *Lr26*, *Lr28*, *Lr34* и *Lr37*. У 9 сортообразцов и диких видов - *Tr. timopheevii* и *Tr. kiharae* по специфическим продуктам амплификации ДНК было обнаружено наличие гена *Lr26*. 19 сортообразцов, в том числе и линий имели ген *Lr34*, а ген *Lr37* был обнаружен в интрогрессивной линии л-344 и у диких видов *Ae. ventricosa*, *Tr. timopheevii*, *Tr. kiharae*. Маркеры *Lr28-01*, *Lr28-02*, тесно сцепленные с геном *Lr28*, амплифицировали специфический фрагмент 378 п.н. у всех образцов. Выявленные ДНК маркеры *Lr28-01*, *Lr28-02* не позволяют надежно идентифицировать образцы пшеницы, имеющие гены возрастной устойчивости *Lr28*, так как наличие этого гена обнаружено у всех нами изученных сортообразцов, и наряду с этим у высоковосприимчивого сорта Thatcher.

**Ключевые слова:** бурая ржавчина, SCAR, STS маркеры, устойчивость, ген, ДНК, пшеница.

А.А. Tokubayeva, К.К. Shulembaeva

**Identification of the leaf rust resistance genes *LR26*, *LR28*, *LR34*, *LR37* in wheat (*Triticum Aestivum L.*) using STS and SCAR markers**

Gene *Lr26* has identified in 7 specimens of common wheat and wild species *Tr. timopheevii* and *Tr. kiharae*. For the first time highly effective genes *Lr26*, *Lr34* and *Lr37* were identified in most varieties of local selection using molecular markers - *Iag95*, *csLV34*, *VENTRIUP-LN2*.

**Keywords:** leaf rust, SCAR, STS markers, resistance, gene, DNA, wheat.

А.А. Токубаева, К.К. Шулембаева

**SCAR және STS маркерлері арқылы жұмсақ бидайда қоңыр татқа төзімді *LR26*, *LR28*, *LR34*, *LR37* гендерін идентификациялау**

*Lr26* гені жұмсақ бидайдың 9 сорттары мен бидай үлгілерінде және *Tr. timopheevii* мен *Tr. kiharae* жабайы түрлерінде идентификацияланған. Алғаш рет *Iag95*, *csLV34*, *VENTRIUP-LN2* молекулалық маркерлерді қолдану арқылы жергілікті селекция сорттарының көп бөлігінде жоғары эффективті *Lr26*, *Lr34* және *Lr37* гендері идентификацияланды.

**Түйін сөздер:** қоңыр тат ауруы, SCAR, STS маркерлер, төзімділік, ген, ДНК, бидай.

**Введение**

Использование эффективных генов устойчивости в селекции мягкой пшеницы – один из наиболее экономически безопасных методов борьбы с болезнями [1]. К настоящему време-

ни описано более 58 *Lr*-генов, локализованных на разных хромосомах пшеницы. Часть из них была обнаружена непосредственно в геноме *Triticum aestivum L.* [2-4]. *Lr*-гены различаются по степени эффективности: от малоэффективных до высокоэффективных. Соответственно и сор-

та пшеницы будут варировать по устойчивости к заболеванию в зависимости от того, какие Lr-гены в них присутствуют. Традиционные методы выявления вирулентных генов трудоемки и требуют больших затрат времени [5]. Развитие ДНК-технологий значительно ускорило определение устойчивых Lr-генов пшеницы и дало возможность перейти к массовой оценке генетического материала. По данным MAS (Marker assisted selection), используемый для повышения глобального производства сельскохозяйственных культур и для улучшения генома растений новый подход, основанный на молекулярно маркерной технологии, является ценным инструментом в отборе сортов по хозяйственно ценным признакам [6]. Селекция с помощью маркеров облегчает отбор устойчивых сортов, основываясь на тесной связи между маркерными аллелями и геном, отвечающим за качественные или количественные признаки, благодаря точной передаче участков хромосомы, несущий интересующий ген [7]. По данным исследования CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center), сочетание 4-5 генов устойчивости приводит к высокому уровню вирулентности, равной с иммунитетом [8]. Lr-гены можно идентифицировать с помощью молекулярных маркеров, таких, как STS (sequence-tagged site), SSR (simple sequence repeat), RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), SCAR (sequence-characterized amplified regions), CAPS (cleaved amplified polymorphic sequence), RGA (resistance gene analog polymorphisms).

В данной статье обсуждаются результаты работы, проведенные с помощью молекулярных маркеров для идентификации генов Lr26, Lr28, Lr34 и Lr37 у местных сортов пшеницы и коллекции мировой селекции.

Исследование было проведено в лаборатории молекулярной генетики Института общей генетики и цитологии РК.

### Материалы и методы

Объектом исследования служили 41 местный сорт мягкой пшеницы различного происхождения, 5 египетских сортов и 5 диких видов (*Tr. timopheevii*, *Tr. dicoccum*, *Tr. kiharae*, *Ae. ventricosa*, *Ae. kotschyi*), любезно представленных сотрудниками Казахского научно-исследовательского института Земледелия и растениеводства

и Хоуссамом Э.М. Эль-Вакилем (Университет Александрия, Египет), а также интрогрессивные линии – л-344, л-345.

**Метод экстракции ДНК.** Метод выделения ДНК проводили по СТАВ методу из 5-дневных безхлорофильных проростков, пророщенных в чашках Петри на увлажненной фильтровальной бумаге при температуре 25°C [9]. Высежку с проростков 3 см гомогенизировали в 250 мкл экстракционного буфера, который содержал: 1М Трис-НСl (рН-7,5); 5М NaCl; 0,5М ЭДТА (этилендиаминотетраацетат); 0,5М SDS. Затем добавляли 400 мкл ddH<sub>2</sub>O, 200 мкл 2% СТАВ (цетилтриметиламмония) и инкубировали 1 час при 65°C. Затем охлаждали и добавляли 600 мкл хлороформа и изоамилового спирта в соотношении 24:1 соответственно, центрифугировали 15 мин при 12 тыс/мин. Верхнюю фазу отбирали в чистую пробирку и добавляли 1 объем изопропанола. Аккуратно перемешивали и центрифугировали 15 мин при 12 тыс/мин. Сливали жидкую часть и добавляли 800 мкл 70% этанола. Центрифугировали 5 мин при 12 тыс/мин. Осадок высушивали и разводили в 100 мкл H<sub>2</sub>O или ТЕ. Идентификацию Lr-генов осуществляли с использованием ПЦР с праймерами, маркирующими отдельные гены. Праймеры были выбраны на основании литературных данных. Нуклеотидные последовательности праймеров представлены в таблице 1, условия для ПЦР приведены в таблице 2. В качестве компонентов реакционной смеси для ПЦР использовался PCR Master mix ("Fermentas"). **Продукты амплификации разделяли** в 1,4%-ном агарозном геле в трис-ацетатном буфере. Гели документировали с помощью фотографирования после окрашивания бромистым этидием. Как маркер молекулярной массы использовали GeneRuler™ 100bp DNA Ladder Plus ("Fermentas"). **Положительный контроль** – изогенная линия сорта Thatcher, содержащая гены Lr26, Lr28, Lr34 и Lr37, **а отрицательным контролем** был использован сорт Thatcher.

У изученных 48 сортообразцов мягкой пшеницы и 5 диких видов были обнаружены следующие гены устойчивости к бурой ржавчине: Lr26, Lr28, Lr34 и Lr37.

Источником гена Lr26 является рожь *Secale cereale* L. Короткое плечо хромосомы 1 ржи (1RS) содержит несколько генов устойчивости к патогенам, а именно: Sr31, Yr9, Pm8 и в том числе ген Lr26. В результате серии скрещиваний

были получены линии и сорта пшеницы, несущие транслокацию 1RS хромосомы ржи. Ген *Lr26* присутствует во многих сортах пшеницы, содержащих транслокации 1RS/1BL, в том числе и в линии Veery, созданный CIMMYT-ом [14].

Впервые Маго с соавторами разработали маркеры для выявления пшенично-ржанной транслокации [10]. Затем был разработан *Iag95* SCAR маркер для идентификации сцепленных генов *Lr26*, *Sr31*, *Yr9* и *PM8* [15].

**Таблица 1** – Специфические праймеры STS и SCAR-маркеров генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине

Ген	Тип маркера	Название маркера	Последовательности праймеров (5' - 3')	Литературный источник
Lr26	SCAR	<i>Iag95F</i> <i>Iag95R</i>	5' - CTC TGT GGA TAG TTA CTT GAT CGA -3' 5' - CCT AGA ACA TGC ATG GCT GTT ACA -3'	[10]
Lr28	STS	Lr28-01 Lr28-02	5' - CCC GGC ATA AGT CTA TGG TT -3' 5' - CAA TGA ATG AGA TAC GTG AA -3'	[11]
Lr34	STS	<i>csLV34F</i> <i>csLV34R</i>	5' - GTT GGT TAA GAC TGG TGA TGG -3' 5' - TGC TTG CTA TTG CTG AAT AGT -3'	[12]
Lr37	STS	VENTRIUP LN2	5' - AGG GGC TAC TGA CCA AGG CT -3' 5' - TGC AGC TAC AGC AGT ATG TAC ACA AAA -3'	[13]

**Таблица 2** – Условия ПЦР с праймерами, маркирующими Lr-гены

Маркер	Программа полимеразной цепной реакции
<i>Iag95F</i>	95°C-3 мин, 30 циклов (95°C-30 сек., 55°C-30 сек., 72°C-60 сек.), 72°C-10 мин.
Lr28	94°C-6 мин, 35 циклов (94°C-60 сек., 55°C-60 сек., 72°C-60 сек), 72°C-15мин.
<i>csLV34</i>	94°C -5 мин, 40 циклов (94°C -45сек., 55°C -30sec72°C -60sec) 72°C -7.
VENTRIUP-LN2	94°C -45 сек, 30 циклов (94°C -45 сек, 65°C -30 сек, 72°C -60sec), 72°C -7 мин.

### Результаты и их обсуждение

В данной работе использован SCAR маркер *Iag95*, который сцеплен с геном *Lr26*. В результате был получен специфический продукт длиной 1100 пн. Этот фрагмент выявлен у сортообразцов мягкой пшеницы Кокбидай, Ажар, Clement, Gemeiza-9, СИМ – 79/279 и у диких

видов *Tr. timopheevii*, *Tr. kiharae* (таблица 3). Ген *Lr26* в сочетании с геном *Lr37* может обеспечить высокую устойчивость к бурой ржавчине [16]. Эти данные согласуются с результатами наших исследований, где сочетание *Lr26+Lr37* было найдено у интрогрессивной линии л-344 и у диких видов *Tr. timopheevii*, *Tr. kiharae*.

**Таблица 3** – Идентификация Lr-генов по специфическим праймерам STS и SCAR-маркеров генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в сортообразцах и диких видах пшеницы

№	Название сортообразцов	Происхождение, страна	Lr26	Lr28	Lr34	Lr37
1	2	3	4	5	6	7
Дикие виды пшеницы						
1	<i>Tr. Timopheevii</i>	KZ	+	+	+	+
2	<i>Tr. Dicoccum</i>	KZ	-	+	-	-
3	<i>Tr. Kiharae</i>	KZ	+	+	-	+
4	<i>Ae. Ventricosa</i>	EG	-	+	-	+
5	<i>Ae. Kotschy</i>	EG	-	+	-	-

Продолжение таблицы 3

Сортообразцы						
6	24/20989	KZ	-	+	+	-
7	К 4	KZ	-	+	-	-
8	Богарная 52	KZ	-	+	-	-
9	Кондитерская	KZ	-	+	-	-
10	Нуреке	KZ	-	+	+	-
11	Ажар	KZ	+	+	-	-
12	л-344	KZ	+	+	-	+
13	л-345	KZ	+	+	-	-
14	МК 3677	KZ	-	+	+	-
15	16/20978	KZ	-	+	+	-
16	К 88	KZ	-	+	-	-
17	Казахстанская 126	KZ	-	+	-	-
18	Clement	US	+	+	-	-
19	Compare	US	-	+	-	-
20	Надежда	KZ	-	+	-	-
21	Алмалы	KZ	-	+	+	-
22	Алия	KZ	-	+	+	-
23	Кокбидай	KZ	+	+	-	-
24	Lemhi	US	-	+	-	-
25	Moro	US	-	+	-	-
26	Rie Besel 47/51	US	-	+	-	-
27	Gemeiza-10	EGY	-	+	+	-
28	Sakha-93	EGY	-	+	-	-
29	Sids-1	EGY	-	+	+	-
30	Безостая 1	KZ	-	+	+	-
31	Одесская 120	KZ	-	+	-	-
32	Фараби 159	KZ	-	+	+	-
33	Ания	KZ	-	+	+	-
34	Майра	KZ	-	+	+	-
35	Юбилейная 75	KZ	-	+	-	-
36	Tres	US	-	+	-	-
37	Lee	US	-	+	-	-
38	Stephens	US	-	+	-	-
39	Иммунная	KZ	-	+	+	-
40	Казахстанская 3	KZ	-	+	-	-
41	СИМ п/в 79/279	KZ	+	+	+	-
42	Стекловидная	KZ	-	+	+	-
43	к – 1448	KZ	-	+	-	-
44	Егемен 20	KZ	-	+	+	-
45	Анар	KZ	-	+	-	-
46	К-2780	KZ	-	+	+	-
47	Казахстанская 4	KZ	-	+	-	-
48	N 18	KZ	-	+	-	-
49	Сапалы	KZ	-	+	-	-
50	Gemeiza-9	EGY	+	+	-	-
51	Sakha-94	EGY	-	+	+	-
52	Кайыр	KZ	-	+	-	-
53	Tatcher	US	-	+	-	-

Примечание: (-) – отсутствие, (+) – присутствие маркера.

Ген *Lr28* был интрогрессирован в геном гексаплоидной пшеницы от *Aegilops umbellulata* [17].

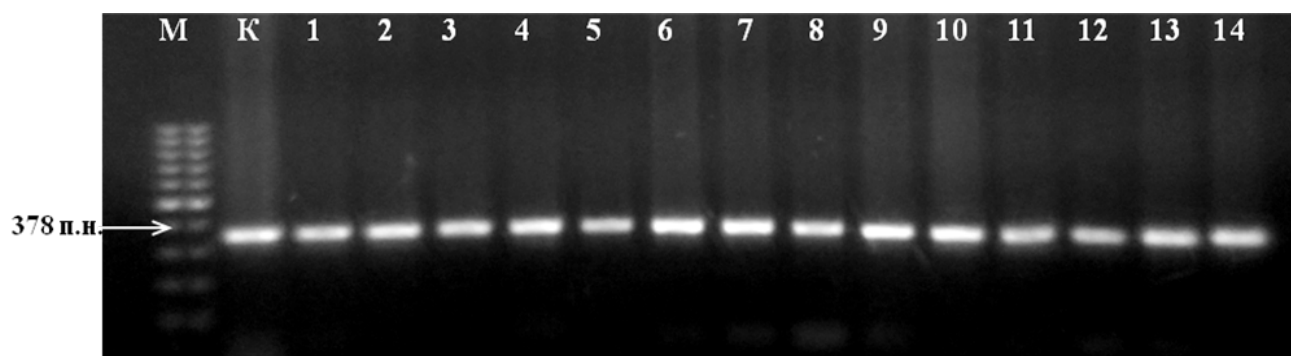
При использовании для ПЦР анализа праймеров *Lr28-01* и *Lr28-02* у всех образцов, включая сорт Thatcher, отмечено наличие продукта амплификации с размером около 378 пар нуклеотидов. Фрагмент длиной 378 п.н был обнаружен у всех изученных сортообразцов: К-24/20989, К 4, Богарная 52, Кондитерская, Нуреке, Ажар, л-344, л-345, МК3677, 16/20978, Казахстанская 126, Алмалы, Надежда, Алия, Gemeiza-10, СИМ – 79/279 и у диких видов – *Tr. timopheevii*, *Tr. dicoccum*, *Tr. kiharae*, *Ae. ventricosa*, *Ae. kotschyi* (рис.1).

Таким образом, *Lr28-01* и *Lr28-02* не могут быть надежными маркерами для идентификации генов устойчивости.

Ген *Lr34* впервые описан у сорта Frontana в 1966 году [18]. Этот ген расположен на корот-

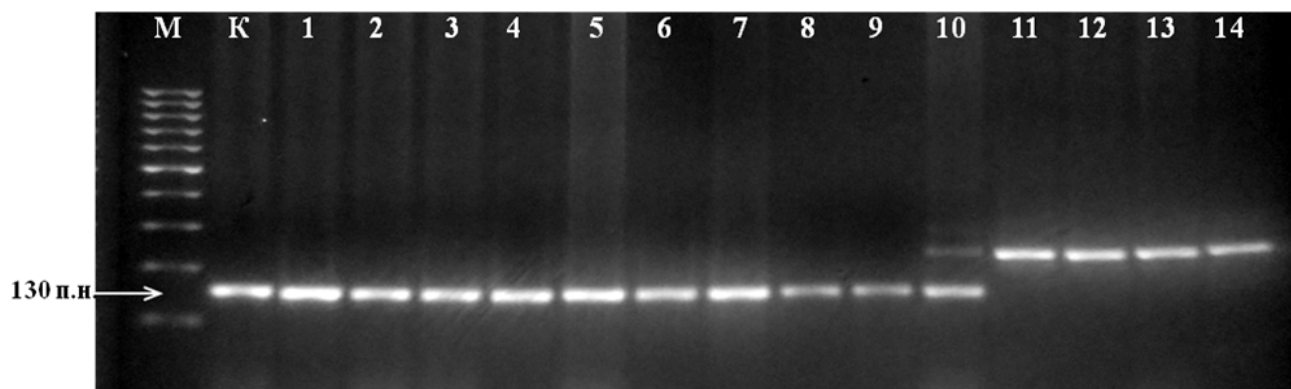
ком плече хромосомы 7D, недалеко от локуса Xgwm295. Ген *Lr34* в отличие от других генов не является расоспецифичным, он обеспечивает общую устойчивость к бурой ржавчине на протяжении вегетационного периода у взрослых растений. Кроме того, ген *Lr34* обеспечивает устойчивость к различным патотипам патогена [19]. В этом отношении ген представляет большую ценность. Однако эти свойства затрудняют идентификацию гена традиционными методами.

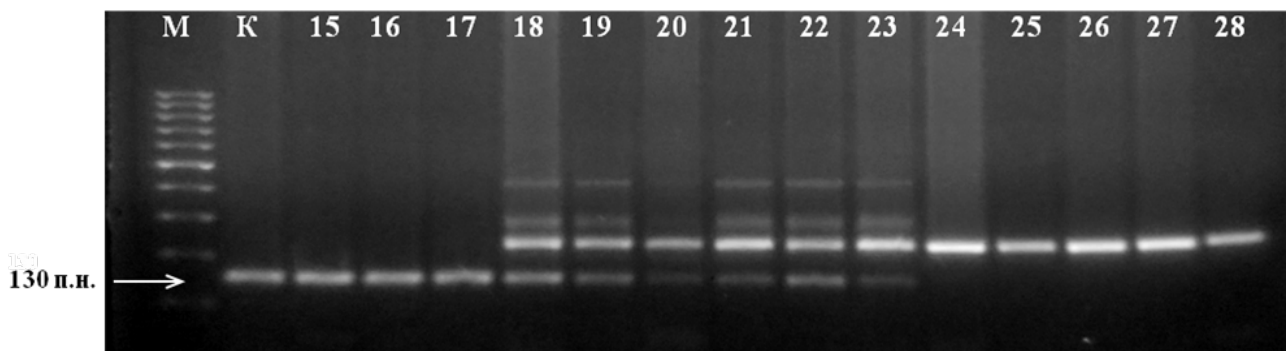
Ген *Lr34* был идентифицирован с помощью маркера *csLV34*. В результате анализа амплифицирован фрагмент длиной 130 п.н. Использование ПЦР анализа позволило установить присутствие гена *Lr34* у 19 сортообразцов: К-24/20989, Нуреке, МК3677, 16/20978, Алмалы, Алия, Gemeiza-10, Sids 1, Безостая 1, Одесская 120, Фараби 159, Ания, Майра, Иммуная, СИМ – 79/279, Стекловидная, Егемен 20, К-2780, Sakha 94 (рис. 2).



**Рисунок 1** – Продукты амплификации ДНК с использованием праймеров *Lr28-01* и *Lr28-02* к гену *Lr28*.

М – маркер, К – контроль, 1 – Кокбидай; 2 – 24/20989; 3 – Казахстанская 4; 4 – Богарная 52; 5- К-2780; 6 – Карашаш; 7 – Алмалы; 8 – Алия; 9 – Ажар; 10 – Егемен 20; 11 – Казахстанская 3; 12 – СИМ п/в 79/279; 13 – Стекловидная; 14 – Thatcher





**Рисунок 2** – Продукты амплификации ДНК с использованием праймеров csLV34F, csLV34R, сцепленному с геном Lr34. М – маркер, К – контроль, 1 – 24/20989; 2 – Нуреке; 3 – МК3677; 4 – 16/20978; 5 – Алмалы; 6 – Алия; 7 – Gemeiza-10; 8 – Sids 1; 9 – Безостая 1; 10 – Одесская 120; 11 – К 4; 12 – Богарная 52; 13 – Кондитерская; 14 – Thatcher; 15 – Фараби 159; 16 – Ания; 17 – Майра; 18 – Иммунная; 19 – СИМ – 79/279; 20 – Стекловидная; 21 – Егемен 20; 22 – К-2780; 23 – Sakha 94; 24 – Ажар; 25 – Казахстанская 126; 26 – Clement; 27 – Compare; 28 – Надежда

Ген *Lr37* является высокоэффективным против возбудителей бурой ржавчины. В результате ПЦР с маркерами VENTRIUP-LN2 амплифицируется специфический фрагмент длиной 259 пн. В наших исследованиях маркер, тесно сцепленный с геном Lr37, выявлен только у диких видов *Tr. timopheevii*, *Tr. kiharae*, *Ae. ventricosa* и у интрогрессивной линии л-344 (таблица 3). В исследуемых сортаобразцах и линиях пшеницы очень низкий уровень распространения гена Lr37.

### Заключение

Использование SCAR и STS маркеров значительно ускорило идентификацию генотипа устойчивости образцов мягкой пшеницы. Полимеразная цепная реакция с использованием праймеров Iag95F, Iag95R, Lr28-01, Lr28-02, csLV34F, csLV34R, VENTRIUP, LN2 у 53 образцов мягкой пшеницы позволила идентифицировать ряд генов устойчивости к бурой ржавчине. С использованием праймеров Iag95F, Iag95R идентифицирован ген Lr26 у 9 сортаобразцов пшеницы и у диких видов *Tr. timopheevii* и *Tr. kiharae*. Маркеры Lr28-01, Lr28-02, тесно

сцепленные с геном Lr28, амплифицировали специфический фрагмент 378 пн. у всех образцов. Выявленные ДНК маркеры Lr28-01, Lr28-02 не позволяют надежно идентифицировать образцы пшеницы, имеющие гены возрастной устойчивости Lr28, так как наличие этого гена обнаружено у всех нами изученных сортаобразцов, и наряду с этим у высоковосприимчивого сорта Thatcher, это подвергает сомнению использование их в качестве маркеров. С помощью STS-праймеров csLV34F, csLV34R был обнаружен ген Lr34 у 19 сортаобразцов пшеницы. STS маркеры VENTRIUP, LN2, тесно сцепленные с геном Lr37, амплифицировали специфический продукт 259 пн. у диких видов *Tr. timopheevii*, *Tr. kiharae*, *Ae. ventricosa* и интрогрессивной линии л-344.

Таким образом, впервые с использованием молекулярных маркеров – Iag95, Lr28, csLV34, VENTRIUP-LN2 у большинства сортов местной селекции идентифицированы гены Lr26, Lr34, Lr37. В дальнейших исследованиях планируется изучить широкий спектр сортаобразцов местной селекции и эффективных Lr генов изогенных линий сорта Thatcher.

### Литература

- 1 Urbanovich O. Yu., Malyshev S. V., Dolmatovich T. V., Kartel N. A. Identification of leaf rust resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars using molecular markers // Russian Journal of Genetics. – 2006. – V.42(5). – P. 546–554.
- 2 McIntosh R. A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W. J., Morris C. F., Somers D. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat.

Proceedings of the 11th International Wheat Genetics Symposium. Brisbane, Australia. – 2008.

3 McIntosh R.A., Yamazaki Y., Rogers W.J., Morris C.F., Devos K.M. Catalogue of gene symbols for wheat (<http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>). – 2010.

4 Riar A.K., Kaur S., Dhaliwal H.S., Singh K., Chhuneja P. Introgression of a leaf rust resistance gene from *Aegilops caudate* to bread wheat // *Journal of Genetics*. – 2012. – V.91(2). – P. 155-161.

5 Cherukuri D.P., Gupta S.K., Charpe A., Koul S., Prabhu K.V., Singh R.B., Haq Q.M.R., Chauhan S.V.S. Identification of a molecular marker linked to an *Agropyron elongatum*-derived gene *Lr19* for leaf rust resistance in wheat // *Plant Breed.* – 2003. – V.122. – P. 204–208.

6 Landjeva S., Korzun V., Burner A. Molecular markers: actual and potential contributions to wheat genome characterization and breeding // *Euphytica*. – 2007. – V.156. – P. 271–296.

Kuchel H., Ye G., Fox R., Jefferies S. Genetic and economic analysis of a targeted marker-assisted wheat breeding strategy // *Molecular Breeding*. – 2005. – V.16. P. 67–78.

7 Singh R.P., William H.M., Huerta-Espino J., Rosewarne G. Wheat rust in Asia: meeting the challenges with old and new technologies. “New directions for a diverse planet”. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, 26 Sep – 1 Oct. Brisbane, Australia. Published on CDROM. Web site [www.cropscience.org.au](http://www.cropscience.org.au). – 2004.

8 Edwards K., Jonstone C., Thompson C.A. Simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis // *Nucl. Acids Res.* – 1991. – V. 19(6). – P. 1349.

9 Mago R., Spielmeyer W., Lawrence G.J., Lagudah E.S., Ellis J.G., Pryor A. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – V. 104: – P.1317-1324.

10 Naik S., Gill K.S., Prakasa Rao V.S., Gupta V.S., Tamhankar S.A., Putjar S., Gill B.S., Ranjekar P.K.. Identification of a STS marker linked to the *Aegilops speltoides*-derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 1998. – V. 97. – P. 535-540.

11 Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P., Huerta-Espino J., Bariana H.S., Spielmeyer W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. V. 114. – P. 21-30.

12 Singh R.P., Huerta-Espino J. Effect of leaf rust resistance gene *Lr34* on components of slow rusting at seven growth stages in wheat // In: *Euphytica*. – 2003. – V. 129. – P.371-376.

13 Rajaram S., Mann C.H.E., Ortiz-Ferrara G., Mujeeb-Kazi A. Adaptation, stability and high yield potential of certain 1B/1R CIMMYT wheats. In S Sakamoto, ed., Proc. 6th Int. Wheat Genetics Symp. – Kyoto, 1983. – P. 613-621.

14 Gul'tyaeva E.I., Kanyuka I.A., Alpat'eva N.V., Baranova O.A., Dmitriev A.P., Pavlyushin VA. Molecular approaches in identifying leaf rust resistance genes in russian wheat varieties // *Russian Agricultural Sciences*. – 2009. – V. 35(5). – 316–319.

15 Moreno-Sevilla B., Baenziger P.S. The 1BL/1RS translocation: Agronomic performance of F3-derived lines from a winter wheat cross // *Crop Sci.* – 1995. – V. 35. - P.1051-1055.

16 McIntosh R.A., Miller T.E., Chapman V. Cytogenetical studies in wheat. XII. *Lr28* for resistance to *Puccinia recondita* and *Sr34* for resistance to *P. graminis tritici*. *Z. Pflanzenzuchtg.* – 1982. – V. 89. – P. 295-306.

17 Dyck P.L., Samborski D.J., Anderson R.G. Inheritance of adult-plant leaf rust resistance derived from the common wheat varieties Exchange and Frontana // In: *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1966. –V. 8. – P. 665-671.

18 Singh RP, Rajaram S. Genetics of adult plant resistance of leaf rust in Frontana and CIMMYT wheat // *Genome*. – 1992. – V. 5. – P. 24-31.