

Оригинальные работы

УДК 577.21:632.4

А.В. КАРЕЛОВ^{1,2}, Я.В. ПИРКО²,
Н.А. КОЗУБ¹, И.А. СОЗИНОВ¹, Н.Н. ПИРКО²,
Н.А. ЛИТВИНЕНКО³, С.Ф. ЛЫФЕНКО³,
В.Т. КОЛЮЧИЙ⁴, Я.Б. БЛЮМ², А.А. СОЗИНОВ²

¹ Институт защиты растений НААН Украины, Киев

E-mail: plant_prot@ukr.net, hromogen-black@ukr.net

² Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины, Киев

E-mail: cellbio@cellbio.freenet.viaduk.net

³ Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения НААН Украины, Одесса

⁴ Мироновский институт пшеницы имени В.М. Ремесло НААН Украины

ИДЕНТИФИКАЦИЯ АЛЛЕЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ГЕНА УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ *Lr34* У СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ УКРАИНСКОЙ СЕЛЕКЦИИ



Исследовано аллельное состояние локуса *Lr34*, связанного с устойчивостью к бурой ржавчине, у сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) украинской селекции. Для определения аллельного состояния был использован кодоминантный молекулярно-генетический маркер *cssfr5*. Сорты, у которых выявлен аллель *Lr34*(+), отнесены к потенциально «устойчивым», а те, у которых обнаружен аллель *Lr34*(–) – к «чувствительным». Проанализирована коллекция из 81 сорта, созданных в основных селекционных центрах Украины. Аллель *Lr34*(+) идентифицирован у 44 % проанализированных сортов. Проведено сравнение полученных результатов с обобщенными данными по устойчивости к бурой ржавчине сортов пшеницы из различных стран.

© А.В. КАРЕЛОВ, Я.В. ПИРКО, Н.А. КОЗУБ, И.А. СОЗИНОВ,
Н.Н. ПИРКО, Н.А. ЛИТВИНЕНКО, С.Ф. ЛЫФЕНКО,
В.Т. КОЛЮЧИЙ, Я.Б. БЛЮМ, А.А. СОЗИНОВ, 2011

Введение. Бурая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia triticina* Erikss. – одна из наиболее распространенных и вредоносных болезней пшеницы (*Triticum aestivum* L.) [1–4]. Поэтому создание новых сортов, обладающих эффективной и долговременной устойчивостью к бурой ржавчине, является одним из ключевых заданий современной селекции пшеницы. Большинство генов, контролирующих расоспецифическую резистентность к ржавчине и другим вредоносным грибам (R-гены), эффективны в течение лишь нескольких лет. В отличие от них ген *Lr34*, обеспечивающий устойчивость на уровне взрослого растения (adult plant resistance, APR), остается эффективным на протяжении многих десятилетий [5]. Устойчивые растения с *Lr34* характеризуются более длительным латентным периодом развития болезни, меньшим количеством урединий на единицу площади листа и меньшим размером урединий по сравнению с чувствительными генотипами [6]. Установлено также расоспецифическое проявление эффективности гена *Lr34* в «устойчивом» аллельном состоянии [6].

Впервые этот ген был описан Dusk в 1977 г. [7], а позже тот же автор установил его локализацию в хромосоме 7D [8]. Дальнейшие исследования показали, что ген *Lr34* расположен на коротком плече хромосомы 7D [9]. Кроме того, было обнаружено, что он генетически неотделим от гена APR *Yr18*, дающего умеренную устойчивость к полосатой или желтой ржавчине (*P. striiformis* Westend. f. sp. *tritici*) [10, 11]. Была выявлена косегрегация этого гена с геном устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici*) *Pm38* [12]. Локус также ассоциирован с устойчивостью к вирусу желтой карликовости ячменя *Bdv1* [13]. Основным морфологическим проявлением гена *Lr34* является некроз кончиков листьев [14].

Первые молекулярно-генетические методы определения аллельного состояния гена *Lr34* были основаны на наличии микросателлитного маркера *Xgvm295*, тесно сцепленного с локусом *Lr34* [2, 15]. Позже на основании данных, полученных для риса и *Aegilops tauschii*, был разработан еще один микросателлитный маркер *SWM10* для определения аллельного состояния гена *Lr34*, который, однако, также располагается вне локуса *Lr34* [16]. Кроме того, для определения аллельного состояния гена *Lr34* был разработан и получил широкое распрост-

ранение кодоминантный молекулярно-генетический маркер *csLV34*, тесно связанный с локусом *Lr34* (0,4 сМ) [17]. «Устойчивое» — *Lr34(+)*, т.е. указывающее на ассоциированную с геном *Lr34* устойчивость пшеницы к возбудителю бурой ржавчины, и «чувствительное» — *Lr34(-)*, указывающее на отсутствие такой устойчивости, состояния (аллели *csLV34b* и *csLV34a* соответственно) отличаются нуклеотидной инсерцией в 79 п.н. [17–19]. Однако при анализе этого молекулярно-генетического маркера, кроме двух однозначных аллельных состояний локуса *Lr34*, соответствующих *Lr34(+)* (*csLV34b*) и *Lr34(-)* (*csLV34a*), для некоторых сортов было обнаружено третье, неоднозначное аллельное состояние (*csLV34c*) [18]. Вполне очевидно, что все эти маркеры не могут дать точного результата по причине вероятности кроссинговера.

Krattinger et al. [20] составили подробную физическую и генетическую карту локуса *Lr34* и предположили его функциональную роль в клетке пшеницы. Согласно их данным этот ген кодирует ABC-транспортер (pleiotropic drug resistance (PDR)-like ATP-binding cassette (ABC) transporter), что и определяет наличие у растений обусловленного им типа резистентности. Нуклеотидная последовательность *Lr34* имеет длину 11 805 п.н. и содержит 24 экзона [20].

Как видно из рис. 1, два аллельных состояния гена *Lr34* различаются по однонуклеотидной замене в интроне 4, делеции в экзоне 11 и однонуклеотидной замене в экзоне 12 [5, 20]. Следовательно, наиболее информативным маркером может быть тот, который включал хотя бы один из этих участков. С целью создания такого маркера Evans et al. [5] разработали аллель-специфичные пары праймеров, основанные на анализе делеции в экзоне 11 локуса *Lr34*. Вместе эти праймеры определяют кодоминантный молекулярно-генетический маркер *cssfr5* и в мультиплексной ПЦР-реакции точно указывают на аллельное состояние гена *Lr34* [5].

В мире проведено достаточно много работ, посвященных мониторингу коллекций пшеницы на наличие и выяснение аллельного состояния гена *Lr34* с помощью молекулярно-генетических маркеров [15, 18, 19], однако количество работ, посвященных анализу украинских сортов, как и в целом количество проанализированных сортов, сравнительно невелико [2, 15]. Также небольшое количество сортов из мировых коллекций было исследовано с использованием молекулярно-генетического маркера *cssfr5* [5]. Опубликованных данных по мониторингу аллельного состояния локуса *Lr34* в украинских сортах пшеницы с помощью маркера *cssfr5* нами найдено не было. Поэтому

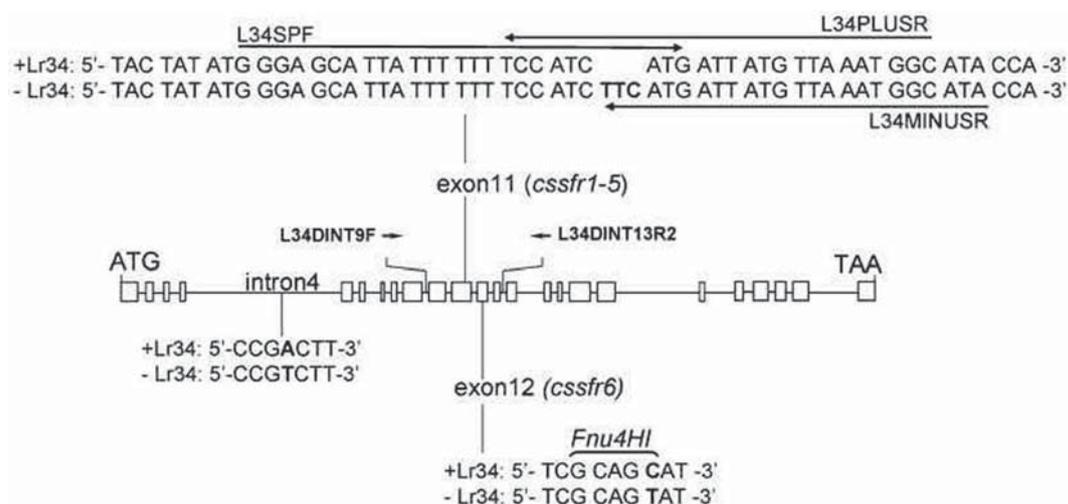


Рис. 1. Схематическое изображение (согласно [5, 20]) структуры гена *Lr34*, кодирующего PDR-подобный ABC-транспортер (горизонтальные линии — интроны, прямоугольники — экзоны). Различия в последовательностях по гаплотипу представлены жирным шрифтом, положение различных праймеров — стрелками

целью настоящей работы была идентификация аллельного состояния гена *Lr34* с использованием молекулярно-генетического маркера *cssfr5* в сортах озимой мягкой пшеницы, созданных в основных селекционных центрах Украины.

Материалы и методы. Исследовали сорта озимой мягкой пшеницы, созданные в Селекционно-генетическом институте НААН Украины, г. Одесса (далее СГИ), Мироновском институте пшеницы им. В.М. Ремесло НААН Украины (далее МИП), Институте физиологии растений и генетики НАН Украины (ИФРиГ) (перечень сортов представлен в табл. 1 и 3). Сорта СГИ созданы в отделе селекции и семеноводства пшеницы, а также в лаборатории селекции интенсивных сортов пшеницы преимущественно в течение последних 20 лет. В качестве контроля при работе с исследуемым материалом были использованы почти изогенная линия Thatcher + *Lr34* (RL6058) («+» контроль для определения «устойчивых» сортов – аллельное состояние *Lr34*(+)) и сорт Thatcher («–» контроль для определения «чувствительных» сортов – аллельное состояние *Lr34*(–)).

ДНК изолировали из 3–5-дневных проростков. Растительный материал растирали в керамических ступках с жидким азотом. В качестве раствора для экстракции использовали 2хЦТАБ (бромид цетилтриметиламмония) – буфер (2 % ЦТАБ, 1,4 М NaCl, 0,1 М Трис-HCl, pH 8,0, 20 мМ ЭДТА). Выделение и очистку ДНК проводили согласно стандартному протоколу с незначительными модификациями [21].

Для выяснения аллельного состояния гена *Lr34* в исследуемом генетическом материале использовали мультиплексную ПЦР по доминантному маркеру *cssfr5*. Реакцию проводили со следующими праймерами [5]:

L34DINT9F (5'TTGATGAAACCAGTTTTTTTCTA3')
 L34MINUSR (5'TATGCCATTTAACATAATCATGAA3')
 L34SPF (5'GGGAGCATTATTTTTTCCATCATG3')
 L34DINT13R2 (5'ACTTTCSTGAAAATAATACAAGCA3')

Первоначальная концентрация праймеров L34DINT9F – 20,5 нМ, L34MINUSR – 30,9 нМ, L34SPF – 34 нМ, L34DINT13R2 – 18,3 нМ. У *Lr34*(–) гаплотипов амплифицируется фрагмент длиной 523 п.н., у *Lr34*(+) – фрагмент длиной 751 п.н. [5].

Для проведения полимеразной цепной реакции использовали Taq-полимеразу компании

М 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13

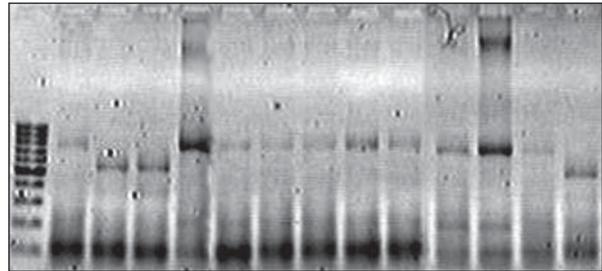


Рис. 2. Результаты ПЦР с парами праймеров, определяющие аллельное состояние гена *Lr34* по молекулярно-генетическому маркеру *cssfr5* для некоторых сортов мягкой озимой пшеницы селекции СГИ в 1,8%-ном агарозном геле: М – 100 bp ladder; 1 – RL6058; 2 – Thatcher; 3 – Одесская 267; 4 – Альбатрос; 5 – Косовыця; 6 – Миссия одесская; 7 – Господыня; 8 – Землячка; 9 – Дальнищкая; 10 – Заграва одесская; 11 – Едність; 12 – Журавка; 13 – Истина

«Fermentas™» активностью 1000 ед., другие реактивы – компании «Helicon™». На один образец объемом 25 мкл брали 2 мкл ДНК (100 нг), 2,5 мкл 10 × ПЦР-буфера с MgCl₂ и KCl, по 0,5 мкл L34SPF и L34MINUSR праймеров, по 1 мкл L34DINT9F и L34DINT13R2 праймеров, 0,5 мкл дНТФ (из расчета конечной концентрации 25 мМ) и 0,5 мкл ДНК-полимеразы. Условия амплификации были следующими: начальная денатурация – 94 °С 3 мин, затем 50 циклов в режиме: денатурация – 94 °С 30 с, отжиг праймеров – 55 °С 30 с, элонгация – 72 °С 45 с, заключительная элонгация – 72 °С 4 мин.

Результаты ПЦР анализировали электрофорезом в 1,8%-ном агарозном геле. В качестве интеркалирующего агента для мониторинга ДНК в ультрафиолете использовали бромистый этидий (рис. 2).

Результаты исследований и их обсуждение. Проведено исследование аллельного состояния локуса *Lr34* у сортов озимой мягкой пшеницы, созданных в основных селекционных центрах двух агроэкологических зон Украины – Степи (СГИ) и Лесостепи (МИП, ИФРиГ).

Результаты анализа сортов СГИ по маркеру *cssfr5* представлены в табл. 1. Электрофореграмма продуктов ПЦР для некоторых проанализированных сортов показана на рис. 2.

Согласно результатам ПЦР по маркеру *cssfr5* из 51 сорта одесской селекции 31 сорт содержит аллель *Lr34*(+). Это составляет приблизи-

Таблица 1
Аллельное состояние локуса *Lr34* у сортов пшеницы, полученных в СГИ, согласно результатам ПЦР по кодоминантному маркеру *cssfr5*

Сорт	Аллельное состояние локуса <i>Lr34</i> *	Сорт	Аллельное состояние локуса <i>Lr34</i> *
Отдел селекции и семеноводства пшеницы		Лаборатория селекции интенсивных сортов пшеницы	
Антоновка	—	Борвий	+
Альбатрос одесский	+	Бунчук	—
Безмежна	+	Ватажок	—
Благодарка	+	Доброполька	+
Вдала	+	Доброчин	—
Годувальница	+	Дюк	—
Голубка одесская	—	Жайвир	+
Господыня	+	Змина	+
Дальницкая	+	Зорепад	+
Журавка	+	Зустріч	—
Заграва одесская	+	Кирия	—
Заможність	—	Куяльник	+
Землячка	+	Леся	+
Истина	—	Лиона	—
Едність	+	Никония	+
Княгиня Ольга	+	Одесская 267	—
Косовица	+	Одесская красноколосая	+
Лебидка	—	Оксамитна	+
Литановка	+	Отаман	+
Миссия одесская	+	Повага	—
Писанка	+	Подяка	—
Пошана	+	Полевик	—
Сирена	—	Селянка	+
Украинка одесская	+	Спутница	—
Эпоха	—	Турунчук	—
		Ужынок	+

* Здесь и в табл. 3 «+» – аллель *Lr34*(+); «-» – аллель *Lr34*(-).

тельно 60,8 %, что является достаточно высоким показателем. Исследованные сорта созданы в отделе селекции и семеноводства пшеницы и лаборатории селекции интенсивных сортов пшеницы СГИ. В дальнейшем был проведен сравнительный анализ данных по генетическому материалу, полученному каждой группой селекционеров. Доля сортов, содержащих *Lr34*(+), представлена в табл. 2.

Обе выборки сортов имеют значительную долю «устойчивых» сортов. Таким образом, это свидетельствует о том, что при создании сортов пшеницы в обеих лабораториях активно использовался селекционный материал, содержащий локус *Lr34* в аллельном состоянии *Lr34*(+).

Кроме того, были исследованы сорта озимой мягкой пшеницы из генетической коллекции МИП, созданные в МИП и ИФРиГ (табл. 3). Среди них доля сортов, содержащих *Lr34*(+), оказалась значительно ниже. Так, согласно результатам ПЦР с маркером *cssfr5*, из 30 сортов селекции зоны Лесостепи только 5 имеют аллель *Lr34*(+), что составляет 16,7 % от общего количества проанализированных сортов. У сорта Мироновская 30 отмечен полиморфизм по локусу *Lr34*, что указывает на гетерогенность сорта (табл. 3).

В дальнейшем был проведен сравнительный анализ наших данных и результатов других исследователей, полученных при анализе аллельного состояния локуса *Lr34* с использо-

ванием различных молекулярно-генетических маркеров в сортах пшеницы, созданных и выращиваемых в некоторых странах мира. Для сравнения были использованы результаты исследований сортов из Белоруссии, США, Канады, Великобритании, Индии и Австралии [16, 18, 19]. В большинстве случаев в качестве молекулярно-генетического маркера использовали маркер *csLV34*, находящийся у локуса *Lr34* в интроне 4, а также микросателлитный маркер *Xgwm295*, тесно связанный с локусом *Lr34*. При сравнении использовали данные, отражающие размер анализируемой выборки и долю сортов, в которых было идентифицировано аллельное состояние *Lr34(+)* (табл. 4), а также приведены данные, полученные в настоящем исследовании. Как видно из табл. 4, наибольшая выборка проанализирована среди австралийских сортов. К тому же эта выборка показала достаточно высокую долю сортов, имеющих аллель *Lr34(+)*. Достаточно высоким оказался процент таких сортов среди канадских, в то время как в британской коллекции не были обнаружены сорта, имеющие аллель *Lr34(+)* [18]. Частота, с которой аллель *Lr34(+)* встречается среди сортов озимой мягкой пшеницы украинской селекции, является достаточно высокой (приблизительно 44 %, в том числе 61 % среди современных сортов СГИ), что значительно выше, чем у американских, индийских и белорусских сортов мягкой пшеницы, и очень близка к частоте встречаемости в выборке австралийских сортов. Следует отметить, что среди проанализированных 80 сортов репрезентативной коллекции европейских пшениц (GEDIFLUX), характеризующей их разнообразие, не было выявлено ни одного сорта с аллелем *Lr34(+)*, за исключением сорта Кавказ [18].

Таким образом, украинские сорта с идентифицированными аллелями *Lr34(+)* могут использоваться как источники этого гена в селекции. Выявленное различие в частотах встречаемости *Lr34(+)* у сортов коллекции СГИ и сортов Лесостепи, вероятно, объясняется использованием различного генетического материала и особенностями селекционного процесса.

Исследования большого количества образцов диплоидного предшественника D-генома

Таблица 2
Результаты анализа аллельного состояния локуса *Lr34* с использованием молекулярно-генетического маркера *cssfr5* в зависимости от лаборатории-оригинатора

Лаборатория-оригинатор	Количество сортов		Доля сортов, содержащих аллель <i>Lr34(+)</i>
	проанализированных	содержащих аллель <i>Lr34(+)</i>	
Лаборатория селекции интенсивных сортов пшеницы	26	13	50
Отдел селекции и семеноводства пшеницы	25	18	72

Таблица 3
Аллельное состояние локуса *Lr34* у сортов селекции МИП и ИФРиГ согласно результатам ПЦР по кодоминантному маркеру *cssfr5*

Сорт	Аллельное состояние локуса <i>Lr34</i>
Богдана	—
Веснянка	—
Веста	+
Деметра	+
Добирна	—
Зимоярка	—
Золотокоса	—
Калинова	—
Колос Мироновщины	—
Колумбия	—
Мироновская 30	+ —
Мироновская 67	—
Мироновская 808	—
Мироновская раннеспелая	—
Мироновская Сторична	—
Монотип	—
Наталка	—
Оберег Мироновский к/с 93	—
Подольянка	—
Рассвет Мироновский	—
Святкова	+
Славна	—
Смила	—
Смуглянка	—
Снежана	+
Снигурка	—
Уникум	—
Хазарка	—
Хуртовина	—
Ясногирка	—

Таблица 4

Данные идентификации аллелей *Lr34(+)* в сортах пшеницы, созданных в различных странах мира

Страна – оригинатор сорта	Молекулярно- генетический маркер	Количество сортов		Доля сортов, несущих аллель <i>Lr34(+)</i> , %	Источник данных
		проанализиро- ванных	несущих аллель <i>Lr34(+)</i>		
Белоруссия	<i>Xgwm295</i>	19	4	21,1	[16]
США	<i>csLV34</i>	87	8	9,2	[18]
	<i>csLV34*</i>	65 *	23 *	35,4 *	
Великобритания	<i>csLV34</i>	41	0	0,0	[18]
Индия	<i>csLV34</i>	82	16	19,5	[19]
Канада	<i>csLV34</i>	21	8	38,1	[18]
Австралия	<i>csLV34</i>	115	50	43,5	[18]
Украина	<i>cssfr5</i>	81	36	44,4	Настоящее иссле- дование
В том числе сорта СГИ	<i>cssfr5</i>	51	31	60,8	

* Отдельно проанализированы сорта, созданные в различных университетах США.

T. aestivum – *Ae. tauschii* при помощи молекулярного маркера *csLV34* показало, что аллельное состояние *Lr34(+)* среди них не встречается [18]. Это позволило авторам утверждать, что такое аллельное состояние локуса *Lr34* впервые возникло в D-геноме после образования гексаплоидной пшеницы.

Наиболее старыми сортами, у которых было идентифицировано аллельное состояние *Lr34(+)*, являются сорта Mentana и Ardito, созданные в Италии Nazareno Strampelli в начале прошлого столетия. Предполагается также, что через сорт Ardito этот аллель попал в геном сорта Безостая-1 [18], встречающегося в родословных многих сортов одесской селекции. Высокая встречаемость локуса в аллельном состоянии *Lr34(+)* у сортов селекции СГИ в определенной степени связана с использованием в селекционных программах гибридизации с сортом Безостая-1. Затем усиление присутствия локуса проводилось с привлечением яровых короткостебельных сортов пшеницы США и CIMMYT: Red River 68, Siano 79, Veery S5, Pavon 76, Yenero 81 и др., содержащих гаплотип *Lr34(+)* [22, 23]. Безусловно, эффекты этого локуса в аллельном состоянии *Lr34(+)*, связанные с устойчивостью взрослых растений пшеницы к бурой и желтой ржавчинам, а также устойчивостью к вирусу желтой карликовости ячменя, способствовали отбору растений с генотипом *Lr34(+)* в селекционном процессе. Вероятно, этот локус не имеет отри-

цательного действия на свойства засухо-жаростойкости растений, являющейся ведущим адаптационным свойством на юге Украины. Необходимо также отметить, что устойчивость, ассоциированная с этим локусом, относится к типу «slow rusting», т.е. медленного развития ржавчины при типичных реакциях восприимчивости. Этот тип устойчивости невозможно выявить по фенотипу при больших инфекционных нагрузках (эпифитотийные годы или на искусственных инфекционных фонах). Следует отметить, что в СГИ селекционный материал пшеницы отбирается при использовании в качестве контроля сорта Альбатрос одесский, обладающего таким типом устойчивости. Эти данные, кроме того, свидетельствуют о том, что аллель *Lr34(+)* сохраняет эффективность уже на протяжении более 100 лет, делая его чрезвычайно ценным объектом исследования.

Выводы. Использование кодоминантного молекулярно-генетического маркера *cssfr5* для исследования украинских сортов пшеницы показало довольно высокий процент сортов потенциально «устойчивых» (т.е. несущих аллель *Lr34(+)*) к бурой ржавчине. Следует отметить, что значительная их часть принадлежит к сортам одесской селекции. Полученная информация может быть в дальнейшем использована в селекционных программах, направленных на получение сортов пшеницы, которые устойчивы к этому патогену.

A.V. Karelov, Ya.V. Pirko, N.A. Kozub, I.A. Sozinov,
N.N. Pirko, N.A. Litvinenko, S.F. Lyfenko,
V.T. Koliuchiy, Ya.B. Blume, A.A. Sozinov

IDENTIFICATION OF ALLELIC STATE OF LEAF
RUST-RESISTANCE *Lr34* GENE
IN THE CULTIVARS OF SOFT WINTER WHEAT
OF UKRAINIAN BREEDING

The distribution of alleles at the *Lr34* locus associated with leaf rust resistance among winter common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars of Ukrainian breeding was studied. Co-dominant molecular-genetic marker *cssfr5* was used for detection of the allelic condition of the *Lr34* locus. The cultivars with detected allele *Lr34(+)* were identified as potentially «resistant» and the cultivars in which detected allele *Lr34(-)* were identified as potentially «susceptible». The collection of the cultivars (81 ones), created in the main plant breeding centers of Ukraine was analyzed. The allele *Lr34(+)* was identified in 44 % cultivars. Results were compared with the data about the distribution of the *Lr34(+)* in cultivars created in different countries.

A.B. Карелов, Я.В. Пірко, Н.О. Козуб, І.О. Созінов,
Н.М. Пірко, Н.А. Литвиненко, С.Ф. Лифенко,
В.Т. Колочий, Я.Б. Блум, О.О. Созінов

ІДЕНТИФІКАЦІЯ АЛЕЛЬНОГО СТАНУ
ГЕНА СТІЙКОСТІ ДО БУРОЇ ІРЖІ *Lr34*
У СОРТИВ ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ
УКРАЇНСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ

Досліджено алельний стан локусу *Lr34*, що пов'язаний з чутливістю до бурой іржі, серед сортів озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) української селекції. Для встановлення алельного стану був використаний кодомінантний молекулярно-генетичний маркер *cssfr5*. Сорти, у яких встановлений алель *Lr34(+)*, віднесені до потенційно «стійких», а ті, в яких було виявлено алель *Lr34(-)* – до «чутливих». Проаналізовано колекцію з 81 сорту, що створені в основних селекційних центрах України. Алель *Lr34(+)* ідентифіковано у 44 % проаналізованих сортів. Проведено порівняння отриманих результатів з узагальненими даними щодо стійкості до бурой іржі сортів пшениці з різних країн.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Gupta V.S., Khan R.R., Rajwade A.V., Reddy D.M.R., Hosmani P., Dholakia B.B., Lagu M.D., Tamhankar S.A., Rao V.S., Sain R.G. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *Lr15* in bread wheat // 11th Int. Wheat Genet. Symp. – Sydney : Univ. press, 2008. – P. 724–726.
2. Радченко А.М., Тищенко Е.Н. Определение гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr34* в сортах мягкой пшеницы с использованием микросателлитного маркера // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. – 2010. – 8, № 1. – С. 41–45.
3. Oelke L.M., Kolmer J.A. Genetics of leaf rust resistance in spring cultivars and norm // Phytopathology. – 2005. – 95, № 7. – P. 773–778.
4. Suenaga K., Singh R.P., Huerta-Espino J., William H.M. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat // Phytopathology. – 2003. – 93, № 7. – P. 881–890.
5. Evans S., Lagudah E.S., Krattinger S.G., Herrera-Evassel S., Singh R.P., Huerta-Espino J., Spielmeyer W., Brown-Guedira G., Selter L.L., Keller B. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens // Theor. Appl. Genet. – 2009. – 119, № 5. – P. 889–898.
6. Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust // Annu Rev. Phytopathol. – 1996 – 34. – P. 435–455.
7. Dyck P.L. Genetics of leaf rust reaction in three introductions of common wheat // Can. J. Genet. Cytol. – 1977. – 19. – P. 711–716.
8. Dyck P.L. The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat // Genome. – 1987. – 29. – P. 467–469.
9. Bariana H.S., Hayden M.J., Ahmed N.U., Bell J.A., Sharp P.J., McIntosh R.A. Mapping of durable adult plant and seedling resistances to stripe rust and stem rust diseases in wheat // Austral. J. Agric. Res. – 2001. – 52. – P. 1247–1255.
10. McIntosh R.A. Close genetic linkage of genes conferring adult-plant resistance to leaf rust and stripe rust in wheat // Plant Pathol. – 1992. – 41. – P. 523–527.
11. Singh R.P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult plant resistance to stripe rust in bread wheat // Phytopathology. – 1992. – 82. – P. 835–838.
12. Dyck P.L. Inheritance of leaf rust and stem rust resistance in Roblin wheat // Genome. – 1993. – 36. – P. 289–293.
13. Singh R.P. Genetic association of gene *Bdv1* for tolerance to barley yellow dwarf virus with genes *Lr34* and *Yr18* for adult plant resistance to rusts in bread wheat // Plant Dis. – 1993. – 77. – P. 1103–1106.
14. Dyck P.L. Genetics of adult-plant leaf rust resistance in Chinese Spring and Sturdy wheats // Crop Sci. – 1991. – 31. – P. 309–311.
15. 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 // Genetika. – 2006. – 42, № 5. – P. 675–683.
16. Bossolini E., Krattinger S.G., Keller B. Development of simple sequence repeat markers specific for the *Lr34* resistance region of wheat using sequence information from rice and *Aegilops tauschii* // Theor. Appl. Genet. – 2006. – 113. – P. 1049–1062.

17. *Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P., Huerta-Espino J., Bariana H.S., Spielmeier W.* Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – **114**. – P. 21–30.
18. *Kolmer J.A., Singh R.P., Garvin D.F., Viccars L., William H.M., Huerta-Espino J., Oghonnaya F.C., Raman H., Orford S., Bariana H.S., Evans S., Lagudah E.S.* Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm // *Crop Sci.* – 2008. – **48**. – P. 1841–1852.
19. *Priyamvada T.R., Saharan M.S., Chatrath R., Siwach P., Mishra B.* STS marker based tracking of slow rusting *Lr34* gene in Indian wheat genotypes // *Indian J. Biotechnol.* – 2009. – **8**. – P. 207–213.
20. *Krattinger S.G., Lagudah E.S., Spielmeier W., Singh R.P., Huerta-Espino J., McFadden H., Bossolini E., Selter L.L., Keller B.* A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat // *Science.* – 2009. – **323**. – P. 1360–1363.
21. http://molbiol.ru/protocol/14_05.html
22. *Roelfs A.P.* Resistance to leaf and stem rusts in wheat // *Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat.* – CIMMYT, 1988. – P. 10–22.
23. *Rajaram S.* Yield stability and avoiding genetic vulnerability in bread wheat : Wheat breeding at CIMMYT; Commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement. – CIMMYT, 1994. – P. 11–15.

Поступила 20.02.10