

СКРИНИНГ СОРТООБРАЗЦОВ КОНКУРСНОГО ИСПЫТАНИЯ ОЗИМОГО И ЯРОВОГО ТРИТИКАЛЕ НА ПРИСУТСТВИЕ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ, СТЕБЛЕВОЙ И ЖЕЛТОЙ РЖАВЧИНЕ ПШЕНИЦЫ

**Т.В. Долматович¹, А.А. Булойчик¹, С.И. Гриб², В.Н. Бушневич²,
Л.В. Болошенко², Ж.С. Пилипенко²**

¹Институт генетики и цитологии НАН Беларуси

²Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию

(Поступила 11.03.2016 г.)

Аннотация. Отработана методика маркер-сопутствующей селекции тритикале по признаку устойчивости к бурой, стеблевой и желтой ржавчине. Отобраны селекционные образцы, содержащие гены устойчивости *Lr10*, *Lr25*, *Lr2*, *Yr9*, *Sr31*, *Sr2*, *Yr5* и *Yr10*. Выделены озимые сортобразцы тритикале с комплексом генов: 17268, 19946 (*Lr26*, *Sr31*, *Yr5*, *Yr9* и *Yr10*), 19408 (*Lr26*, *Sr31*, *Yr9* и *Yr10*). В селекционных образцах тритикале не выявлены гены устойчивости *Lr1*, *Lr9*, *Lr12*, *Lr19/Sr25*, *Lr20/Sr15*, *Lr21*, *Lr24/Sr24*, *Lr28*, *Lr34/Yr18*, *Lr35/Sr39*, *Lr37/Sr38/Yr17*, *Lr47*, *Sr22*, *Sr26*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr45*, *Sr50*, *Sr1RS*^{Amigo} и *Yr26*.

Одним из направлений в решении проблемы увеличения производства зерна является создание и внедрение в сельскохозяйственное производство устойчивых к заболеваниям сортов. Использование генетически устойчивых сортов является наиболее экономически и экологически эффективным методом контроля болезней, позволяющим снизить или элиминировать применение фунгицидов и свести к минимуму потери урожая от ржавчины.

Первоначально растения тритикале не поражались ржавчинными болезнями, но в связи с широким выходом тритикале в промышленное производство фитопатологическая ситуация ухудшилась. Тритикале поражается физиологическими формами ржавчинных заболеваний пшеницы: бурая (*Puccinia tritica* f.sp.*tritici* Erikss.), стеблевая (*P. graminis* f. *tritici* Erikss. and Henning) и желтая (*P. striiformis* f. *tritici* Erikss.) ржавчины. Потери урожая зерна тритикале от вредных организмов могут составлять 20-30% [1].

Применение молекулярных маркеров позволяет идентифицировать гены устойчивости в сортах, гибридах и селекционных линиях на любой стадии развития, что ускоряет отбор целевых генотипов и повышает эффективность селекционного процесса. Для того, чтобы с большей надежностью контролировать болезнеустойчивость, важно иметь в распоряжении молекулярно-генетические маркеры, сопряженные с этим признаком. Предпочтение для MAS селекции отдается ген-специфическим маркерам, но, учитывая небольшое число клонированных генов для потребностей селекции, в большинстве случаев используются диагностические маркеры, сцепленные с генами устойчивости.

Согласно каталогу генных символов [2] у пшеницы идентифицировано 80 генов устойчивости к бурой ржавчине, 76 к стеблевой и 70 генов устойчивости к желтой ржавчине.

Цель работы – анализ сортообразцов конкурсного испытания ярового и озимого тритикале на наличие носителей генов устойчивости к бурой, стеблевой и желтой ржавчине.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования были 24 сортообразца озимого и 18 ярового гексаплоидного тритикале конкурсного испытания РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию».

Экстракцию ДНК осуществляли из 10 индивидуальных проростков для каждого сорта (случайная выборка по 10 зерен для каждого сорта) по методу Plaschke и др. [3]. Реакцию амплификации с отобранными из литературных данных [2, 4] праймерами к генам устойчивости проводили согласно протоколам, описанным в методических рекомендациях [5, 6]. Положительным контролем служили изогенные линии пшеницы и сорта, в которых гены устойчивости идентифицированы, в качестве отрицательного контроля – сорта, в которых гены устойчивости не выявлены. Анализ полученных фрагментов амплификации проводили в агарозном геле. В качестве маркера молекулярного веса использовали GeneRuler™ 100bp DNA Ladder Plus (ThermoScientific). В работе использовано 42 молекулярных маркера, сцепленных с генами устойчивости к бурой ржавчине: *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr12*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr37*, *Lr47*; стеблевой ржавчине: *Sr2*, *Sr15*, *Sr22*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr45*, *Sr50* и *Sr1RS^{dmigo}* и желтой ржавчине: *Yr5*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr17*, *Yr18* и *Yr26*.

Работу по оценке полевой резистентности к бурой ржавчине селекционных посевов озимого и ярового тритикале проводили на опытном поле производственного участка «Пережное» РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию». Каждый образец был представлен делянкой 10 м² в четырех повторностях. Оценку проводили по проценту развития болезни на флаговом листе (фаза «молочно-восковая зрелость») по шкале [7].

Результаты и их обсуждение. Маркерный анализ сортообразцов тритикале показал, что в изученных образцах присутствуют гены устойчивости: *Lr10*, *Lr25*, *Lr26/Yr9/Sr31*, *Sr2*, *Yr5* и *Yr10* (таблицы 1, 2).

С помощью маркера F1.2245/Lr10-6/r2 ген устойчивости *Lr10* выявлен у сортообразца ярового тритикале 3312 (таблица 1). Ген *Lr10* встречается у многих сортов и линий пшеницы, ведущих свое происхождение от селекционных программ CIMMYT, распространен в старых австралийских и североамериканских сортах [2]. В настоящее время относится к неэффективным к белорусской популяции бурой ржавчины [8], поэтому рекомендуется его использование в сочетании с другими генами устойчивости.

Гены устойчивости *Lr25* и *Lr26* привнесены в геном пшеницы от ржи *Secale cereale* L. в составе кластера сцепленных генов устойчивости *Lr25/Pm7* и *Lr26/Yr9/Sr31/Pm8*.

Таблица 1 – ПЦР-детекция локусов, сцепленных с генами устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине в сортаобразцах ярового тритикале конкурсного испытания 2015 г. и их фитопатологическая оценка на стадии проростков и молочно-восковой спелости

Селекционный номер	Поражение флагового листа, %	Наличие/отсутствие (+/–) локуса, сцепленного с маркером	
		(<i>Lr10</i>)	(<i>Sr2</i>)
2268	0-5	–	–
1708	0-5	–	+
2474	5	–	–
7114	0	–	–
2595	0	–	+
2289	0	–	–
2008	0	–	+
2702	0	–	null
2440	5	–	–
2460	0	–	–
2740	0	–	–
2480	0	–	–
3312	0	+	–
2642	0	–	null
2506	5-10	–	–
2603	5-10	–	+
2869	0	–	null
2718	0	–	–

Примечание – Локусов, сцепленных с генами *Lr1*, *Lr9*, *Lr12*, *Lr19/Sr25*, *Lr20/Sr15*, *Lr21*, *Lr24/Sr24*, *Lr25*, *Lr26/Yr9/Sr31*, *Lr28*, *Lr34/Yr18*, *Lr35/Sr39*, *Lr37/Sr38/Yr17*, *Lr47*, *Sr22*, *Sr26*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr45*, *Sr50* и *Sr1RS^{Amigo}*, *Yr5*, *Yr10*, *Yr26* не обнаружено.

Сегмент хромосомы 2R с генами устойчивости к бурой ржавчине *Lr25* и мучнистой росе *Pm7* передан в *Triticum aestivum* от *S. cereale* (сорт Rosen) в результате транслокации 4B.2R [2]. Анализ сортаобразцов тритикале с маркером *Lr25F20/ R19* к гену устойчивости *Lr25* показал, что фрагмент амплификации 1800 п.н. идентифицируется в образце 20384 (таблица 2). В работе D. Samsampour с соавторами [9] показано, что ген устойчивости *Lr25* тесно сцеплен с *Lr48*. Маркер *S3₄₅₀*, разработанный для детекции *Lr48* синтезируется в изогенной линии пшеницы TcLr25 и селекционной линии CSP44 (Австралия).

Гены устойчивости *Lr26/Sr31/Yr9*, *Sr50* и *Sr1RS^{Amigo}* переданы в *T. aestivum* от *S. cereale* в результате транслокации: 1BL.1RS от Petkus – *Lr26/Yr9/Sr31/Pm8*, 1AL.1RS от Insave – *Sr1RS^{Amigo}*, 1BL.1RS (линия пшеницы DRA-1) и 1DL.1RS (линия пшеницы Gabo) от Imperial – *Sr50*.

Для идентификации генов устойчивости *Lr26/Yr9/Sr31* в селекционном материале нами использованы фланкирующие транслокацию 1BL.1RS маркеры: *Iag95* с дистальной стороны длинного плеча хромосомы 1BL и *P6M12-P* с про-

Таблица 2 – ПЦР-детекция локусов, сцепленных с генами устойчивости к бурой, стеблевой и желтой ржавчине в сортообразцах озимого тритикале конкурсного испытания 2015 г. и их фитопатологическая оценка на стадии проростков и молочно-восковой спелости

Селекционный номер	Поражение флагового листа, %	Наличие/отсутствие (+/-) локуса, сцепленного с маркером						
		F20/R19 (<i>Lr25</i>)	P6M12-P (<i>Lr26/Sr31/Yr9</i>)	IB-267 (<i>Sr31/Sr50</i>)	Iag95 (<i>Lr26/Sr31/Yr9</i>)	(<i>Sr2</i>)	(<i>Yr5</i>)	(<i>Yr10</i>)
20531	5-10	—	—	+	—	—	—	—
19346	10	—	+	+	—	—	—	—
18928	0	—	—	—	+	—	—	+
19119	5-10	—	+	+	+	—	H	+
18947	10	—	+	—	—	—	—	+
19408	25	—	+	+	+	—	—	+
19946	5-10	—	+	+	+	—	+	+
19596	25	—	+	—	—	—	H	+
19728	5-10	—	+	—	—	—	H	+
20141	25	—	+	—	—	—	+	+
20195	10	—	+	—	—	—	H	—
20229	10	—	—	—	+	—	—	—
20241	25	—	+	—	—	—	—	+
20260	0	—	—	—	—	—	—	—
20265	25	—	—	—	+	—	—	—
20280	25	—	+	—	—	—	+	+
20315	10	—	+	—	—	—	+	+
20384	0	+	+	—	—	—	—	+
20385	0	—	+	+	—	—	—	+
20450	0	—	—	—	—	—	—	—
20470	0	—	—	—	—	—	—	—
20525	0	—	—	+	—	+	—	—
20527	0	—	—	+	—	null	—	—
20530	0	—	—	+	—	null	—	—

Примечание – Локусов, сцепленных с генами *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr12*, *Lr19/Sr25*, *Lr20/Sr15*, *Lr21*, *Lr24/Sr24*, *Lr28*, *Lr34/Yr18*, *Lr35/Sr39*, *Lr37/Sr38/Yr17*, *Lr47*, *Sr22*, *Sr26*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr45*, *Sr50* и *Sr1RS^{Amigo}*, *Yr26* не обнаружено.

ксимальной [10]. Дополнительно использовали маркер IB-267, который сконструирован для детекции в сортах пшеницы гена устойчивости *Sr50*.

Анализ сортообразцов тритикале конкурсного испытания с маркерами Iag95 и P6M12-P показал, что фрагменты амплификации 1050 п.н. (Iag95) и 260 и 360 п.н. (P6M12-P) одновременно присутствуют у сортообразцов 17268, 19408 и 19946 (таблица 2). У сортообразцов озимого тритикале 19346, 18947,

19596, 19728, 20141, 20195, 20241, 20280, 20315, 20384 и 20385 присутствовали только фрагменты амплификации длиной 260 и 360 п.н. (P6M12-P), а у образцов 18928, 20229 и 20265 – только фрагмент амплификации 1050 п.н. (Iag95).

При изучении сортообразцов озимого и ярового тритикале с маркером IB-267 синтезировался фрагмент амплификации с длиной около 200 п.н. у озимых сортообразцов тритикале: 20531, 19364, 17268, 19408, 19946, 20385, 20525, 20527, 20530 (таблица 2). R. Mago с соавторами [10] показали, что фрагмент около 200 п.н. амплифицировался у сортов пшеницы с 1BL.1RS от ржи Petkus и 1DL.1RS от Imperial. В образцах тритикале 20531, 20525, 20527 и 20530 может присутствовать ген устойчивости *Sr50*, полученный от сорта ржи Imperial. У пшеницы оба гена *Sr31* и *Sr50* наследуются как отдельные локусы, а у ржи, вероятно, эти гены аллельны. В тоже время, согласно каталогу McIntosh [2] ген устойчивости *Sr50* локализован в 1DS пшеницы, поэтому, скорее всего, данный фрагмент амплификации у перечисленных образцов синтезируется в геноме ржи.

По результатам анализа популяции патогена 2009 г. ген устойчивости к бурой ржавчине пшеницы *Lr26* оказался эффективным к белорусской популяции патогена, в тоже время было обнаружено 11% изолятов, вирулентных к нему, что свидетельствует о возможности их накопления в случае возделывания сортов, содержащих данный ген [8]. В тоже время вирулентные к *Lr26* клоны гриба *P. triticina* выявлены во всех регионах России, где ген *Lr26* относится к генам устойчивости, утратившим свою эффективность в связи с широким возделыванием сортов Аврора и Кавказ.

Ген устойчивости *Sr2* интрогрессирован в мягкую пшеницу от *T. turgidum* и локализован в коротком плече хромосомы 3В пшеницы [2]. С ним тесно сцеплены два морфологических маркера: псевдочерная колосковая чешуя (pseudo black chaff) и проростковый хлороз (seedling chlorosis), которые используются как фенотипические маркеры для отбора устойчивых форм. Рецессивный ген *Sr2* определяет возрастную устойчивость, что затрудняет отбор носителей данного гена. Ген устойчивости *Sr2* выявлен у сортообразцов ярового тритикале 1708, 2595, 2008 и 2603 и одного озимого сортообразца 20525. Ген *Sr2* не потерял своей эффективности к стеблевой ржавчине на протяжении длительного времени во многих регионах мира и по настоящее время используется в селекции на устойчивость ко всем вирулентным расам стеблевой ржавчины [11].

Ген устойчивости к желтой ржавчине *Yr5* идентифицирован в гексаплоидной пшенице *T. spelta album* и локализован в длинном плече хромосомы 2В на расстоянии 21cM от центромеры [2]. Анализ селекционных образцов тритикале показал, что ген устойчивости *Yr5* идентифицируется в сортообразцах 19946, 20141, 20280 и 20315 (таблица 2). В гетерозиготном состоянии ген устойчивости *Yr5* выявлен в образцах озимого тритикале 17268, 19596, 19728 и 20195. Ген *Yr5* проявляет устойчивость к большинству изолятов *P. striiformis* f. *tritici* в Великобритании [12], Индии, Австралии, США [13], Казахстане [14].

Ген устойчивости *Yr10* идентифицирован в линии пшеницы P.I.178383 [15]. Локализован ген *Yr10* в коротком плече хромосомы 1В и сцеплен с геном

Rgl, ответственным за красную окраску колосковой чешуи, на расстоянии 2сМ [2]. Тестирующей линией гена *Yr10* является французский сорт Мого. Скрининг сортообразцов ярового и озимого тритикале показал, что носителями гена устойчивости *Yr10* являются образцы озимого тритикале 18928, 17268, 18947, 19408, 19946, 19596, 19728, 20141, 20241, 20280, 20315, 20384 и 20385 (таблица 2). Ген *Yr10* относится к эффективным к *P. striiformis* f. *tritici* в Китае [16], Великобритании [12]. Оценка устойчивости к желтой ржавчине к казахской популяции *Pst* показала высокую устойчивость образцов с геном *Yr10* [14].

Анализ результатов молекулярного скрининга показал, что сортообразцы озимого тритикале 17268 и 19946 являются носителями пяти генов устойчивости (*Lr26*, *Sr31*, *Yr5*, *Yr9* и *Yr10*) к изученным видам ржавчины, а образец 19408 является носителем четырех генов устойчивости – *Lr26*, *Sr31*, *Yr9* и *Yr10*.

В селекционных образцах тритикале не выявлены гены устойчивости: *Lr1*, *Lr9*, *Lr12*, *Lr19/Sr25*, *Lr20/Sr15*, *Lr21*, *Lr24/Sr24*, *Lr28*, *Lr34/Yr18*, *Lr35/Sr39*, *Lr37/Sr38/Yr17*, *Lr47*, *Sr22*, *Sr26*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr45*, *Sr50*, *Sr1RS^{Amigo}* и *Yr26*.

Заключение

Показана возможность применения молекулярных маркеров для идентификации 36 генов устойчивости тритикале к бурой, стеблевой и желтой ржавчине пшеницы. Анализ 42 сортообразцов ярового и озимого тритикале из селекционных питомников РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» позволил выделить сортообразцы с комплексом генов устойчивости: 19946 – *Lr26*, *Sr31*, *Yr5*, *Yr9*, *Yr10*; 17268, 19408 – *Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, *Yr10*.

Полевой устойчивостью к бурой ржавчине обладали сортообразцы конкурсного и предварительного сортоиспытания ярового тритикале: 7114, 2595, 2289, 2008, 2702, 2460, 2740, 2480, 3312, 2642, 2869, 2718 и озимого тритикале: 18928, 20260, 20384, 20385, 20450, 20470, 20530.

Литература

1. Прохорова, С.В. Фитосанитарное состояние посевов тритикале / С.В.Прохорова, В.С.Терещук, А.И.Немкович // Известия Академии аграрных наук Республики Беларусь. – 2000. – №2. – С. 51-56.
2. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat. 2015 / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, J. Rogers, Morris C., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. // Mode of access: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>. – Date of access: 11.01.2016.
3. Plaschke, J. RFLP-mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye / J. Plaschke, A. Börner, D.X. Xie, R.M.D. Koeber, R. Schlegel, M.D. Gale // Theor. Appl. Genet. – 1993. – Vol. 85, N8. – P. 1049-1054.
4. Marker assisted selection in wheat (MasWheat) [Electronic resource] – Mode of access: <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/StemRust/index.htm>. – Date of access: 26.01.2016.
4. Долматович, Т.В. ДНК-технология идентификации генов устойчивости тритикале к возбудителям бурой, стеблевой и желтой ржавчины пшеницы. Методические рекомендации / Т.В. Долматович, А.А. Булойчик // Министерство сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь, Национальная академия наук Беларуси, Институт генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 2015. – 32 с.
6. Долматович, Т.В. ДНК-технология идентификации генов устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины. Методические рекомендации Т.В. Долматович, А.А. Булой-

чик // Министерство сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь, Национальная академия наук Беларуси, Институт генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 2013. – 64 с.

7. Гешеле, Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений / Э.Э. Гешеле. – М.: Колос, 1978. – 208 с.

8. Булойчик, А.А. Частота встречаемости генов вирулентности в белорусских популяциях *Puccinia triticina* / А.А. Булойчик, В.С. Борзяк, Е.А. Волуевич // Микология и фитопатология. – 2011. – Т.45, №5. – С. 436-442.

9. Samsampour, D. Identification of molecular markers linked to adult plant leaf rust resistance gene Lr48 in wheat and detection of Lr48 in the Thatcher near-isogenic line with gene Lr25 / D.Samsampour, B. M. Zanjani, J.K.Pallavi, A. Singh, A. Charpe, S.K. Gupta, K.V. Prabhu // Euphytica. – 2010. – Vol. 174, №3. – P. 337-342.

10. Mago, R. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1 / R. Mago, H. Miah, G.J. Lawrence, C.R. Wellings, W. Spielmeier, H.S. Bariana, R.A. McIntosh, A.J. Pryor, J.G. Ellis // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 112. – P. 41-50.

11. Singh, R.P. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production / R.P. Singh, D.P. Hodson, J. Huerta-Espino, Y. Jin, S. Bhavani, P. Njau, S. Herrera-Foessel, P.K. Singh, S. Singh, V. Govindan // Annual Review of Phytopathology. – 2011. – Vol. 49. – P. 465-481.

12. Smith, H. The development of a STS marker linked to a yellow rust resistance derived from the wheat cultivar Moro / H. Smith, D. Koebner, A. Boyd // Theor. Appl. Genet. – 2002. – Vol. 104, N8. – P. 1278-1282.

13. Кохметова, А.М. Идентификация носителей генов устойчивости к желтой *Yr5*, *Yr10*, *Yr15* и бурой ржавчине *Lr26*, *Lr34* на основе молекулярного скрининга образцов пшеницы / А.М. Кохметова, З.Б. Сапахова, А.К. Маденова, Г.Т. Есенбекова // Биотехнология. Теория и практика. – 2014. – №1. – С. 71-78.

14. Yan, G.P. Resistance gene-analog polymorphism markers co-segregating with the *Yr5* gene for resistance to wheat stripe rust / G.P. Yan, X.M. Chen, R.F. Line, C.R. Wellings // Theor. Appl. Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 636-643.

15. Metzger, R.J. Inheritance of resistance to stripe rust and its association with brown glume color in *Triticum aestivum* L., 'P.I. 178383' / R.J. Metzger, B.A. Silbaugh // Crop Sci. – 1970. – Vol. 10, N5. – P. 567-568.

16. Wang, L.F. Molecular tagging of the yellow rust resistance gene *Yr10* in common wheat, P.I. 178383 (*Triticum aestivum* L.) / L.F. Wang, J.X. Ma, R.H. Zhou, X.M. Wang, J.Z. Jia // Euphytica. – 2002. – Vol. 124, N1. – P. 71-73.

SCREENING OF COMPETITIVE TRIAL ACCESSIONS OF WINTER AND SPRING TRITICALE FOR PRESENCE OF GENES OF RESISTANCE TO LEAF, STEM, AND STRIPE RUST OF WHEAT

T.V. Dolmatovich, A.A. Bulovichik, S.I. Grib, V.N. Bushtevich,

L.V. Boloshenko, Zh.S. Pilipenko

Methods of marker-assistant triticale breeding for resistance to leaf, stem, and stripe rust was developed. The following breeding accessions containing resistance genes were selected: Lr10, Lr25, Lr2, Yr9, Sr31, Sr2, Yr5, and Yr10. The following winter triticale accessions with a complex of genes were isolated: 17268, 19946 (Lr26, Sr31, Yr5, Yr9, and Yr10), 19408 (Lr26, Sr31, Yr9, and Yr10). The following resistance genes were not revealed in the breeding triticale accessions: Lr1, Lr9, Lr12, Lr19/Sr25, Lr20/Sr15, Lr21, Lr24/Sr24, Lr28, Lr34/Yr18, Lr35/Sr39, Lr37/Sr38/Yr17, Lr47, Sr22, Sr26, Sr36, Sr40, Sr44, Sr45, Sr50, Sr1RS^{Amigo}, and Yr26.