

ALEKSANDRA PIETRUSIŃSKA**JERZY H. CZEMBOR**

Instytut i Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Radzików

Krajowe Centrum Roślinnych Zasobów Genowych, Pracownia Gromadzenia i Oceny Roślin

Piramidyzacja genów — powszechne narzędzie używane w programach hodowlanych *

Gene pyramiding — a tool commonly used in breeding programs breeding programs

Głównym celem dzisiejszej produkcji roślinnej jest uzyskanie jak najwyższego plonu przy jednoczesnej minimalizacji stosowania środków ochrony roślin. Uprawa odmian o korzystnych cechach gospodarczych, w tym również o wysokim potencjale ich plonowania, ściśle związana jest z ich odpornością. Hodowla odpornościowa zbóż dysponuje wieloma narzędziami genetyki klasycznej i molekularnej, które z powodzeniem mogą być wykorzystywane w celu uzyskania roślin odpornych na powszechnie występujące choroby zbóż. Celem pracy było przedstawienie piramid genowych, uzyskanych w ramach różnych projektów badawczych realizowanych przez Pracownię Genetyki Stosowanej (Zakład Genetyki i Hodowli Roślin, IHAR — PIB w Radzikowie), a od 1. lutego 2016 roku realizowanych w Pracowni Gromadzenia i Oceny Roślin (Krajowe Centrum Roślinnych Zasobów Genowych, IHAR — PIB w Radzikowie). Profil prowadzonych prac obejmuje między innymi poprawę odporności pszenicy ozimej na mączniaka prawdziwego i rdzę brunatną.

Słowa kluczowe: odporność odmian, geny odporności, mączniak prawdziwy, piramidy genowe, pszenica, rdza brunatna

The main purpose of crop production is to achieve the highest possible yield while minimizing use of pesticides. Growing varieties with beneficial traits, also with a high potential of yield is closely connected with their resistance. At present, many tools of classical and molecular genetics, which can be successfully used to improve plant disease resistance, are available. The aim of this study was to present the gene pyramids, obtained through various research projects conducted by the Laboratory of Applied Genetics (Department of Plant Breeding and Genetics, Plant Breeding and Acclimatization Institute — National Research Institute, Radzików). Since 1st of February 2016 this research will be continued in the Laboratory of Plant Collection and Evaluation (National Centre for Plant Genetic Resources, Plant Breeding and Acclimatization Institute — National Research Institute, Radzików). Profile of the work involves improving winter wheat resistance to powdery mildew and leaf rust.

* Praca przeglądowa realizowana w ramach programu Badań Podstawowych na rzecz Postępu Biologicznego w Produkcji Roślinnej w latach 2014–2020 dofinansowana przez Ministerstwo Rolnictwa i Rozwoju Wsi, temat nr 9

Redaktor prowadzący: Anna Linkiewicz

Key words: cultivar resistance genes, powdery mildew, gene pyramids, leaf rust, wheat

Plonowanie zbóż kształtowane jest przez wiele wzajemnie oddziaływujących jednocześnie na siebie czynników genetycznych warunkujących m.in.: mrozoodporność, odporność na wyleganie, odporność odmian na choroby, potencjał plonotwórczy; czynników siedliskowo-środowiskowych tj.: czynniki glebowo-klimatyczne, występowanie organizmów chorobotwórczych i szkodników, oraz czynników agrotechnicznych tj.: poziom nawożenia, termin siewu, ilość wysiewu oraz stan zachwaszczenia pola (Witkowska i in., 2011; rolny.pl/zboza). Do najważniejszych chorób grzybowych pszenic ozimych występujących w Polsce, zdecydowanie zaliczyć można rdzę brunatną, powodowaną przez *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* oraz mączniaka prawdziwego, powodowanego przez *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*. Wymienione choroby zbóż występują każdego roku, przez co przyczyniają się do znacznego ograniczenia wielkości i jakości otrzymanych plonów. W latach sprzyjających rozwojowi patogenów, straty w plonach są stosunkowo duże, a wielkość strat szacuje się w przedziale 27%–50% (Kochman i in., 1997; Górny i in., 2004; Tratwal i in., 2004; Jańczak i in., 2006; Witkowska i in., 2011).

Odporność na choroby zbóż uwarunkowana jest profilem genetycznym danego genotypu. Odmiany pszenic dopuszczone do uprawy w Polsce oraz nowe, będące jeszcze w badaniach rejestrowych, przy jednoczesnym wysokim potencjale ich plonowania, oceniane są jako mniej lub bardziej wrażliwe na populacje *P. recondita* oraz *B. graminis* aktualnie występujące w Polsce (Pietrusińska, 2010).

Hodowla odpornościowa zbóż dysponuje narzędziami genetyki molekularnej (markery DNA) i klasycznej, które z powodzeniem mogą być wykorzystywane w selekcji korzystnych genotypów. Techniki identyfikacji z udziałem markerów molekularnych wspomagają prace hodowlane podczas selekcji wprowadzanego(ych) genu(ów) (ang. Foreground Selection) lub/oraz w selekcji tła genetycznego (ang. Background Selection). Do najważniejszych korzyści MAS można zaliczyć fakt, iż selekcja materiału hodowlanego jest nie zależna od fazy rozwojowej badanego materiału, a przede wszystkim od czynników zewnętrznych. Obecnie do najczęściej stosowanych w MAS (ang. Marker-Assisted Selection) technik molekularnych zaliczyć można: markery mikrosatelitarne (SSR) (ang. Simple Sequence Repeat) oraz miejsca znaczone sekwencyjnie (STS) (ang. Sequence Tagged Site). W hodowli odpornościowej szerokie zastosowanie znalazły markery mikrosatelitarne SSR, które z powodzeniem wykorzystywane są do mapowania genu(ów) oraz przede wszystkim do selekcji określonych genotypów. Przewaga nad innymi markerami wynika przede wszystkim z wysokiego stopnia polimorfizmu różnej długości powielanych fragmentów DNA. Z udziałem tego systemu markerowego można zidentyfikować zarówno geny odporności na rdzę brunatną *Lr* oraz geny odporności na mączniaka prawdziwego *Pm* takie jak: *Lr1* oraz *Lr41*(=*Lr39*) (Singh i in., 2004), *Lr13* (Seyfarth i in., 2000; Wiśniewska i in., 2007); *Lr34* (Suenaga i in., 2003); *Lr37* (Chełkowski i in., 2001); *Lr46* (William i in., 2003);

Lr50 (Brown-Guedira i in., 2003), *Lr60* (Hiebert i in., 2008), *Pm1a* (Neu i in., 2002), *Pm1e* (Singrün i in., 2003), *Pm4c* (Hao i in., 2008), *Pm5d* (Nematollahi i in., 2008), *Pm5e* (Huang i in., 2003b), *Pm12* (Somg i in., 2007), *Pm16* (Chen i in., 2005), *Pm24* (Huang i in., 2000), *Pm30* (Liu i in., 2002), *Pm31* (Xie i in., 2003), *Pm32* (Hsam i in., 2003), *Pm33* (Zhu i in., 2005), *Pm34* (Miranda i in., 2006), *Pm35* (Miranda i in., 2007), *Pm36* (Blanco i in., 2008), *Pm37* (Perugini i in., 2008), *Pm38* (Spielmeyer i in., 2005), *Pm39* (Lilemo i in., 2008).

W programach hodowlanych wykorzystywany jest również system markerów STS, który jest techniką zarówno do zagęszczania map genetycznych jak i do identyfikacji genów odporności sprzężonych z ważnymi cechami użytkowymi (Larson i in., 1996). System ten charakteryzuje się wysoką specyficznością amplifikacji, potwierdzoną jednopążkowym obrazem rozdziału produktów PCR (Malepszy i in., 2001). Z udziałem tego systemu zidentyfikowano między innymi takie geny odporności jak: *Lr1* oraz *Lr9* (Chełkowski i in., 2001; Wiśniewska i in., 2007); *Lr10* i *Lr28* (Chełkowski i in., 2001; Chełkowski i in., 2005 a), *Lr19* (Mohler i in., 2001), *Lr20* (Neu i in., 2002), *Lr21* (Huang i in., 2001; 2003 a, Chełkowski i in., 2005 a), *Lr24*, *Lr26* oraz *Lr37* (Chełkowski i in., 2005 a) oraz *Lr47* (Helguera i in., 2000; Chełkowski i in., 2005 a), *Pm1a* (Neu i in., 2002), *Pm3a*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm3d*, *Pm3e*, *Pm3f*, *Pm3g* (Tommasini i in., 2006), *Pm4a* (Ma i in., 2004), *Pm4b* (Yi i in., 2008), *Pm6* (Ji i in., 2008), *Pm8* oraz *Pm17* (Mohler i in., 2001), a także *Pm13* (Cenci i in., 1999).

Wykorzystywanie markerów molekularnych w genetyce i hodowli roślin uprawnych stanowi niewątpliwie bardzo dogodne, a czasami nawet niezbędne i jedyne narzędzie diagnostyczne w tworzeniu piramid genowych. Kumulowanie kilku genów odporności z wykorzystaniem markerów DNA, umożliwia identyfikację poszczególnych genów wchodzących w skład piramidy genowej. Selekcja na poziomie DNA okazuje się niezbędna w przypadku braku możliwości identyfikacji genów odporności przy użyciu testów fitopatologicznych, w szczególności gdy, nie do wszystkich genów odporności zostały zidentyfikowane wirulentne izolaty patogena.

Aby otrzymać odmiany o trwałej w czasie, stabilnej i efektywnej odporności w różnych warunkach środowiskowych, przy jednoczesnym zachowaniu różnorodności genetycznej, należy wyróżnić następujące etapy hodowlane: poszukiwanie źródeł odporności oraz określenie ich efektywności w odniesieniu do populacji patogenów aktualnie występujących w kraju (testy fitopatologiczne), identyfikacja genów warunkujących odporność w odmianach uprawianych na terenie kraju, ocena stopnia podatności/odporności na choroby grzybowe materiałów hodowlanych (linii, odmian), wprowadzanie efektywnych genów odporności na drodze krzyżowań zbieżnych i wypierających, selekcja materiału roślinnego w warunkach sztucznej i/lub naturalnej infekcji, przy zastosowaniu markerów molekularnych (Pietrusińska, obserwacje własne).

W hodowli odpornościowej poszukiwanie efektywnych i trwałych źródeł odporności stanowi niezmiernie ważny kierunek badawczy. Powszechnie uważa się, że dzikie gatunki pszenic oraz im pokrewne, stanowią źródło odporności nie tylko na rdzę brunatną czy mączniaka prawdziwego, ale również na takie choroby jak: łamliwość źdźbła zbóż, zgorzel podstawy źdźbła czy też choroby wirusowe (Kimber i in., 1987; Apolinarska i in.,

2001). Najważniejszym źródłem genów odporności na rdzę brunatną i mączniaka prawdziwego pszenicy stanowią jej dzicy przodkowie oraz di-, tetra- i heksaploidalne gatunki pokrewne (McIntosh i in., 1995; Chełkowski i in., 2005 a). Według dostępnych źródeł literaturowych, geny odporności na rdzę brunatną oraz mączniaka prawdziwego pochodzą z takich gatunków jak: *Triticum tauschii* (syn. *Aegilops tauschii*, *Aegilops squarrosa*), *Aegilops speltoides* (syn. *Triticum speltoides*, *Aegilops aucheri*), *Aegilops ventricosa* (syn. *Triticum ventricosum*), *Aegilops opata*, *Haynaldia villosa* L. Schur. (syn. *Dasypyrum villosum* L. Candargy), *Agropyron intermedium*, *Triticum timopheevii* ssp. *armeniacum* (syn. *Triticum araraticum*), *Aegilops triuncialis* (syn. *Triticum triunciale*), *Triticum monococcum* (syn. *Triticum aegilopoides*, *Triticum boeoticum*) oraz żyta *Secale cereale* (McIntosh i in., 1998; Górny, 2004; Chełkowski i in., 2005 a). Należy jednak pamiętać o tym, że te same dzikie źródła niosą za sobą równocześnie cechy niekorzystne, do których niewątpliwie należy zaliczyć: słabą zimotrwałość, podatność na wyleganie oraz niską plenność (Czembor i in., 2001).

W genetyce odpornościowej roślin wyróżnia się dwa rodzaje odporności: pozioma (rasowo-niespecyficzna, poligeniczna, częściowa, ilościowa, trwała) oraz pionowa (rasowo-specyficzna, pełna, wertykalna). Zarówno jeden, jak i drugi rodzaj, charakteryzują się różną trwałością odporności w odniesieniu do pojawiających się nowych ras patogenów. Odporność rasowo-niespecyficzna jest efektem interakcji pomiędzy kilkoma białkami jednocześnie. Oznacza to, że trwałość i skuteczność odporności jednocześnie kontrolowana jest przez wiele genów. W hodowli odpornościowej pszenicy na rdzę brunatną i mączniaka prawdziwego najczęściej stosowaną strategią jest stosowanie odporności rasowo-specyficznej (Bennett, 1984; Huang i in., 2004; Chen i in., 2005). Trwałość tego typu odporności pionowej uwarunkowana jest przez pojedyncze geny główne — geny *R* (ang. Major Resistance Genes) i charakteryzuje się wyraźną ekspresją fenotypową. Geny te, warunkują odporność monogeniczną, opartą na teorii Flora „gen na gen”, gdzie produkty genów awirulencji patogena oddziałują pośrednio lub bezpośrednio z produktami genów głównych odporności rośliny (Flor, 1955; McIntosh i in., 1995; Górny, 2004; Tyrka i in., 2003, Chełkowski i in., 2005 a).

O tym jak ważne jest poszukiwanie nowych, a jednocześnie trwałych źródeł odporności, świadczy fakt, iż w polskich odmianach pszenic odporność na rdzę brunatną warunkowana jest głównie przez geny: *Lr2c*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr21*, *Lr23* oraz *Lr26*, które są mało skuteczne w warunkach silnej presji ze strony patogena (Stępień i in., 2003; Woźniak-Strzembicka, 2003). Woźniak-Strzembicka (2003) na podstawie przeprowadzonych badań stwierdziła, że do wysoce skutecznych na populację *P. recondita* występującą w Polsce należą geny *Lr*: *Lr9*, *Lr19*, *Lr23*, *Lr24* i *Lr25*, natomiast geny *Lr9* oraz *Lr19* są jedynymi w pełni skutecznymi w całej Europie. Natomiast na podstawie badań przeprowadzonych w latach 2008–2009 stwierdzono znaczące zmiany w krajowej populacji *P. recondita* (Czajowski i in., 2011). Do roku 2007 za efektywne na terenie kraju, uważało się linie: *Lr9*, *Lr19*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr25*, *LRW*. Od 2009 roku stwierdzono, że jedynie gen *Lr19*, pochodzący z *A. elongatum*, nadal należy do wysoce efektywnych i skutecznych na terenie kraju (Czajowski i in., 2011). Chełkowski z zespołem (2005 b) za wysoce efektywne w warunkach polskich uznali geny: *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* oraz *Lr37*.

W warunkach europejskich za efektywne uważa się geny: *Lr9*, *Lr19*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr47*, *Lr50* i *Lr55* (Mesterházy i in., 2000). Leśniowska-Nowak z zespołem (2013) podjęła próbę identyfikacji genów: *Lr9*, *Lr10*, *Lr19* w europejskich odmianach pszenic. Na podstawie przeprowadzonych badań, stwierdzono obecność genu *Lr10* w 9 odmianach europejskich. W odmianie Angelina, zidentyfikowano dwa geny *Lr*: *Lr10* oraz *Lr19*. Autorzy pracy uważają, że odmiana Angelina o spramidyzowanych genach (*Lr10+Lr19*), może być efektywnym źródłem odporności na rdzę brunatną wykorzystywanym w krajowych programach hodowlanych pszenicy oraz pszenżyta (Leśniowska-Nowak i in., 2013). Do węgierskich odmian pszenic wprowadzono kombinację dwóch genów odporności na rdzę brunatną (*Lr9+Lr24*) — odmiana Mv Emma oraz Mv Pálma, a także piramidę genów (*Lr9+Lr29*) do odmiany Mv Pálma (Vida i in., 2009). Ponadto u argentyńskich odmian Buck Baqueano, Buck Glutino, Buck Guapo zidentyfikowano następujące kombinacje genów, odpowiednio: (*Lr3a+Lr10+Lr26+Lr* nieokreślony), (*Lr3a+Lr16+Lr26+Lr* nieokreślony) oraz (*Lr3a+Lr16+Lr17+Lr26+Lr* nieokreślony) (Vanzetti i in., 2011).

Na podstawie przeprowadzonych testów fitopatologicznych w roku 2014–2015, obecnie za efektywne uważa się geny: *Lr34*, *Lr41*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr55*, natomiast linia z genem *Lr46* charakteryzuje się całkowitą reakcją podatności na populację *P. recondita* aktualnie występującą na terenie kraju (Pietrusińska, obserwacje własne).

Odporność polskich odmian pszenic na grzyb *B. graminis* determinowana jest przez różne kombinacje genów *Pm*. Na podstawie wymienionych w tabeli 2 segmentów odpornościowych można zaobserwować, że najczęściej występującą kombinacją jest (*Pm2+Pm6*). Jest to związane z tłem genetycznym pochodzącym od ozimej odmiany Maris Huntsman, w przeszłości powszechnie wykorzystywanej w programach hodowlanych, jako nośnik odporności na mączniaka prawdziwego. W latach 2012–2013 Pietrusińska z zespołem (2014) przeprowadziła badania nad określeniem struktury wirulencji populacji *B. graminis* występującej na terenie kraju. Do badań wykorzystano kolekcję 50 izolatów wyisobnionych z porażonych liści pszenicy w różnych rejonach Polski oraz zestaw 28 odmian i linii różnicujących o znanych genach odporności. Na podstawie przeprowadzonych badań stwierdzono, że linie: *Pm21*, *Pm36*, *Pm37* charakteryzowały się całkowitą odpornością na *B. graminis*. W stosunku do genu *Pm29* wirulentny był tylko jeden izolat, a w stosunku do kombinacji genów (*Pm1+2+4b+9*) wirulentne były tylko 2 izolaty. Ponad 90% izolatów było wirulentnych w stosunku do genu *Pm2*, *Pm5* i kombinacji genów (*Pm2+4b+8*), (*Pm2+6*) i (*Pm4b+5*) oraz do genów *Pm6*, *Pm8*, i kombinacji genów (*Pm5+8*), (*Pm4b+8*). Dlatego też, geny: *Pm21*, *Pm29*, *Pm36*, *Pm37* powinny być wprowadzane do programów hodowlanych pszenic (Pietrusińska i in., 2014). Ponadto, ten sam zespół (Pietrusińska, dane niepublikowane, 2014) badał efektywność nowych genów odporności na mączniaka prawdziwego. Linie z genami *Pm38* oraz *Pm39* charakteryzowały się reakcją podatności na tle 50 izolatów *B. graminis* występujących na terenie Polski.

W kolekcjach światowych pszenic można znaleźć źródła efektywnej odporności na mączniaka prawdziwego. Do takich należą geny: *Pm21*, *Pm22*, *Pm29* oraz *Pm37* i inne do tej pory nie nazwane, ale wysoce efektywne, pochodzące z krzyżowań między-

rodzajowych i międzygatunkowych (Chen i in., 1995). Na podstawie wyników badań dotyczących określenia efektywności i trwałości źródeł odporności, można jednoznacznie stwierdzić, że poszukiwanie nowych genów jest niezmiennie ważnym kierunkiem z punktu widzenia hodowców, genetyków czy też fitopatologów i jest ściśle związane z przełamywaniem odporności linii/odmian hodowlanych przez pojawiające się nowe, bardziej agresywne rasy patogena(ów).

Tworzenie piramid genowych było i jest powszechnie wykorzystywanym procesem hodowlanym. Kumulacja genów jest skutecznym sposobem wykorzystania genów odporności poprzez ich łączenie w jednym genotypie i wydaje się być szczególnie przydatna, kiedy pojedyncze geny R nie zapewniają trwałej odporności rośliny na patogena. Kiedy jeszcze biologia molekularna nie odgrywała znaczącej roli w hodowli odpornościowej, a identyfikacja wprowadzanych genów odporności przy użyciu markerów molekularnych była poza zasięgiem hodowców, skuteczność przeprowadzonych krzyżowań odmian podatnych z nowymi źródłami odporności, mogła odbywać się jedynie na poziomie fenotypowym, bez możliwości molekularnego potwierdzenia obecności wprowadzonego(ych) genu(ów). Jednak autorzy pracy, na podstawie własnych obserwacji, uważają, że selekcja korzystnych genotypów, powinna opierać się również na wynikach testów fitopatologicznych i przeprowadzenie ich w programach hodowlanych powinno być niezbędną częścią doświadczalną podczas selekcji wspomaganej markerami molekularnymi. Na podstawie przeprowadzonych badań (Pietrusińska, 2010) wyniki fenotypowe testu patogeniczności nie pokryły się we wszystkich przypadkach z wynikami selekcji molekularnej pod kątem obecności genu odporności na rdzę brunatną — genu *Lr41*. Wyodrębnione zostały obiekty, które według oceny fenotypowej były odporne na izolaty rdzy brunatnej, a według oceny molekularnej były podatne i nie amplifikowały produktów w reakcji PCR w oczekiwanej wielkości dla *locus* odporności *Lr41* (Pietrusińska, 2010). Brak pokrycia wyników z selekcji fenotypowej z selekcją molekularną, autorzy tłumaczą możliwością rekombinacji pomiędzy genem odporności *Lr41* a użytymi do selekcji markerami molekularnymi. Należy pamiętać, że im krótszy jest dystans między *locus* odporności a markerami, tym selekcja korzystnych genotypów o pożądaney cesze bądź też cechach będzie bardziej dokładna i trafna.

Na podstawie dostępnej literatury naukowej istnieje wiele przykładów potwierdzających skuteczność zastosowania MAS, zarówno w hodowli pszenicy jak i u innych roślin hodowlanych. Przykładem mogą być wyniki otrzymane przez Williama i zespół (William i in., 2008; Goutam i in., 2015), które potwierdziły możliwość powszechnego i skutecznego wykorzystania markerów RFLP, RAPD, STS, SCAR, CAPS oraz SSR w selekcji materiału roślinnego pod kątem odporności na rdzę brunatną pszenicy. Inny przykład potwierdzający skuteczne wykorzystanie MAS to praca Roberta i współpracowników (Robert i in., 1999). Z wykorzystaniem systemu SCAR z powodzeniem zidentyfikowano w materiale roślinnym geny odporności na rdzę brunatną pszenicy tj.: *Lr24*, *Lr25* oraz *Lr37* (Robert i in., 1999). Zespół Liu (1999) przekształcił markery RAPD w dwa markery typu SCAR₁₂₅₀ oraz SCAR₁₄₀₀, za pomocą których, z powodzeniem można wykryć w selekcyjonowanym materiale roślinnym obecność genu odporności na mączniaka prawdziwego pszenicy — genu *Pm21* (Liu i in., 1999). Dla

przykładu, MAS znalazło szerokie zastosowanie w hodowli odpornościowej ziemniaka. Za pomocą markera CAPS GP122-564 można z powodzeniem przeprowadzić selekcję materiału roślinnego na obecność najważniejszego wirusa Y ziemniaka (PVY). Przy wykorzystaniu jednego markera można również wyodrębnić reprezentowane przez PVY szczepy oraz patotypy tj.: PVY_O, PVY_C, PVY_N, PVY_{NTN} (Lopez-Pardo i in., 2013). Selekcja wspomagana markerami znalazła również zastosowanie w programach hodowlanych dotyczących poprawy odporności na rdzę koronową owsa (*Puccinia coronata* f.sp. *avenae*). Na podstawie badań przeprowadzonych przez zespół Gnanesh (Gnanesh i in., 2013) potwierdzono możliwość wykorzystywania w selekcji wspomaganej markerami trzy kodominujące markery KAPS SNP: oPt-0350-KOM4c2, oPt-0350-KOM5c1 oraz oPt-0350-KOM6c2.

Tabela 1

Piramidy genów *Lr+Lr*(...) zidentyfikowane w odmianach pszenic jarych oraz ozimych oraz liniach hodowlanych
Pyramids of *Lr+Lr*(...) genes identified in spring and winter wheat cultivars and breeding lines

Piramida genowa Gene pyramid	Odmiana / Linia Cultivar / Line	Źródło Source
<i>Lr2a+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	SW Vals	Hysing i in., 2006
<i>Lr9+Lr24</i>	Mv Emma; Mv Palma	Vida i in., 2009
<i>Lr9+Lr29</i>	Mv Palma	
<i>Lr10+Lr19</i>	Angelina	Leśniowska-Nowak i in., 2013
<i>Lr10+Lr13</i>	Pepita	
<i>Lr10+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Mjølner, Tapio	Hysing i in., 2006
<i>Lr13+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Konsul, Residence	
<i>Lr14a+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Nova, Curry, Dragon, Leguan	
<i>Lr25+Lr47</i>	Bezostaya	Houhannisyan i in., 2011
<i>Lr26+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Brigadier, Haren	Hysing i in., 2006
<i>Lr27+Lr31</i>	Gatcher, Hope, Jupare, C2001, Chinese Spring	Singh i in., 1984; Kolmer, 1996; Huerta-Espino i in., 2009
<i>Lr34+Lr48</i>	CSP44	Saini i in., 2002
<i>Lr34+Lr49</i>	VL404	
<i>Lr9+Lr24+Lr28</i>	HD2329	Charpe i in., 2012
<i>Lr10+Lr13+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Kris	Hysing i in., 2006
<i>Lr10+Lr47+Lr28</i>	<i>T. boeoticum</i> / IG 44941	Hovhannisyan i in., 2011
<i>Lr13+Lr26+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Rialto	Hysing i in., 2006
<i>Lr13+Lr34+Yr18</i>	Frontana	www.pin.org.pl
<i>Lr17+Lr26+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Lynx	Hysing i in., 2006
<i>Lr24+Lr28+Lr48</i>	PBW 343	Prabhu i in., 2009
<i>Lr3+Lr10+Lr17+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Grommit	Hysing i in., 2006
<i>Lr3+Lr17+Lr23+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Bill	
<i>Lr3a+Lr10+Lr26+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Buck Baqueano	
<i>Lr3a+Lr16+Lr26+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Buck Glutino	Vanzetti i in., 2011
<i>Lr3a+Lr16+Lr17+Lr26+Lr</i> nieokreślony/ unidentified	Buck Guapo	
<i>Lr10+Lr13+Lr14b+Lr30+Lr34+Yr18</i>	Opata 85	www.pin.org.pl

Z danych literaturowych wynika, że istnieją przykłady piramid genowych wprowadzanych do odmian hodowlanych w celu poprawy odporności na rdzę brunatną i/lub mączniaka prawdziwego, w następujących segmentach odpornościowych: (*Lr+Lr*); (*Pm+Pm*), (*Lr+Pm*). Na podstawie danych literaturowych wynika, że piramida genów

(*Lr9+Lr24*), (*Lr19+Lr24*), (*Lr19+Lr28*) oraz (*Lr24+Lr28+Lr9*) może być z powodzeniem używana w programach hodowlanych w celu uzyskania odporności na rdzę brunatną w odmianach pszenicy (Prabhu i in., 2009). Piramidyzacja genów odporności na rdzę brunatną (*Lr+Lr+...*) wprowadzonych do polskich i światowych odmian/linii pszenic jarych oraz ozimych przedstawione zostały w tabeli 1. Tworzenie piramid genowych (*Pm+Pm*) również można znaleźć w światowej hodowli odmian pszenic. Piramidyzacja genów odporności na mączniaka prawdziwego (*Pm+Pm+...*) wprowadzonych do polskich i światowych odmian/linii pszenic jarych oraz ozimych przedstawia tabela 2.

Tabela 2

Piramidy genów *Pm+Pm+...* zidentyfikowane w odmianach pszenic jarych oraz ozimych oraz liniach hodowlanych

Pyramids of *Pm+Pm+...* genes identified in spring and winter wheat cultivars and breeding lines

Piramida genowa Gene pyramids	Odmiana / Linia Cultivar / Line	Źródło Source
<i>Pm1a+Pm9</i>	Ring	Hysing i in., 2007
<i>Pm2+Pm4</i>	Yang1581	Liu i in., 2000
<i>Pm2+Pm5</i>	Ilawska	
<i>Pm2+Pm6</i>	Alba, Arda, Korweta, Oda, Olcha, Rada, Roma, Sakwa, Weneda	Kowalczyk i in., 1998; Pietrusińska, 2009
<i>Pm2+Pm8</i>	Damier	Zeller i in., 1993a
<i>Pm2+Pm21</i>	Yang1582	Liu i in., 2000
<i>Pm2+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Gedania	
<i>Pm3d+Pm4b</i>	Gracja, Mona	Kowalczyk i in., 1998; Pietrusińska, 2009
<i>Pm3d+Pm8</i>	Turnia	
<i>Pm3d+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Eta, Henrika, Jasna, Jota	
<i>Pm4a+Pm21</i>	Yang1583	Liu i in., 2000 Kowalczyk i in., 1998;
<i>Pm4b+Pm8</i>	Wilga, Divio	Pietrusińska, 2009; Zeller i in., 1993a Kowalczyk i in., 1998; Pietrusińska, 2009
<i>Pm5+Pm8</i>	Aleta	
<i>Pm5+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Riola, Kalle	Hysing i in., 2007
<i>Pm6+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Holger	
<i>Pm1+Pm2+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Jawa	Kowalczyk i in., 1998; Pietrusińska, 2009
<i>Pm1+Pm3d+Pm4b</i>	Hesja, Omega	
<i>Pm1a+Pm2+Pm9</i>	Pompe, Troll	Hysing i in., 2007
<i>Pm2+Pm6+Pm8</i>	Sleipner	
<i>Pm2+Pm3d+Pm4b</i>	Polna	Kowalczyk i in., 1998; Pietrusińska, 2009
<i>Pm4b+Pm6+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Tjalve	Hysing i in., 2007
<i>Pm6+Pm8+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Tjelvar	
<i>Pm1+Pm2+Pm9+Pm4b</i>	Helia	Kowalczyk i in., 1998; Pietrusińska, 2009
<i>Pm1a+Pm2+Pm9+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Rang	Hysing i in., 2007
<i>Pm1a+Pm2+Pm8+Pm9+Pm</i> nieokreślony/ unidentified	Saffran	

Przykładów jednoczesnej piramidyzacji genów odporności na rdzę brunatną oraz mączniaka prawdziwego w połączeniu (*Lr+Pm*) w jednym genotypie jest znacznie mniej. W polskich trzech odmianach: Aleta, Turnia oraz Wilga występuje kombinacja genów (*Lr26+Pm8*) (www.pin.org.pl). Ponadto, w materiałach referencyjnych ICARDA (ang.

International Center for Agricultural Research in the Dry Areas), zespół Hovhannisyan (2011) zidentyfikował efektywne połączenia piramid genowych ($Lr+Pm$): ($Lr25+Pm1+Pm2$), ($Lr25+Pm1+Pm2+Pm3$), ($Lr28+Lr47+Pm1+Pm2$), ($Lr28+Lr47+Pm3+Pm10$), ($Lr10+Lr25+Lr28+Lr47+Pm1+Pm2+Pm3$) (Hovhannisyan i in., 2011).

Pracownia Genetyki Stosowanej (od 1. lutego 2016 roku w Pracowni Gromadzenia i Oceny Roślin, Krajowe Centrum Roślinnych Zasobów Genowych, IHAR — PIB, Radzików) w ramach realizacji kilku projektów badawczych, podejmuje próby piramidyzacji genów odporności. W wyniku wieloletnich badań do polskiej odmiany Nadobna oraz niemieckiej elitarniej odmiany Lexus wprowadzono piramidę genów o profilu odpornościowym ($Lr41(=Lr39)+Pm21$) (Pietrusińska i in., 2010; 2011; 2013). Wytworzony materiał roślinny został włączony do programów hodowlanych prowadzonych przez Polskie Spółki Hodowlane. Ponadto, w ramach pracy badawczej dofinansowanej z programu Badań Podstawowych na rzecz Postępu Biologicznego w Produkcji Roślinnej MRiRW, linie ($Lr41(=Lr39)+Pm21$) stanowiły materiał wyjściowy w dalszych pracach prowadzonych przez zespół. Do pszenic ozimych wprowadzono efektywne geny odporności w następujących segmentach odpornościowych: ($Lr41(=Lr39)+Pm21+Lr47$); ($Lr41(=Lr39)+Pm21+Pm37$); ($Lr41(=Lr39)+Pm21+Lr47+Pm37$). Kolejny etap prowadzonych prac dotyczy piramidyzacji w wymienionych segmentach odpornościowych, nowych, efektywnych źródeł odporności na rdzę brunatną — genu $Lr55$ oraz na mączniaka prawdziwego — genu $Pm36$ lub inny.

Tabela 3

Piramidy genów $Lr+Pm+...$ zidentyfikowane w odmianach pszenic jarych oraz ozimych oraz liniach hodowlanych

Pyramids of $Lr+Pm+...$ genes identified in spring and winter wheat cultivars and breeding lines

Piramida genowa Gene pyramids	Odmiana / Linia Cultivar / Line	Źródło Source
$Lr26+Pm8$	Aleta, Turnia, Wilga	www. pin.org.pl
$Lr41(=Lr39)+Pm21$	Nadobna, Bogatka, Lexus	Pietrusińska i in., 2010; 2011; 2013
$Lr41(=Lr39)+Lr47+Pm21$	Nadobna, Bogatka	Pietrusińska, dane niepublikowane
$Lr41(=Lr39)+Pm21+Pm37$	Nadobna, Bogatka	
$Lr41(=Lr39)+Lr47+Pm21+Pm37$	Nadobna, Bogatka	Hovhannisyan i in., 2011
$Lr25+Pm1+Pm2$	IG 44939	
$Lr25+Pm1+Pm2+Pm3$	IG 126380	
$Lr28+Lr47+Pm1+Pm2$	IG 44824	
$Lr28+Lr47+Pm3+Pm10$	IG 44867	
$Lr10+Lr25+Lr28+Lr47+Pm1+Pm2+Pm3$	IG 126246	

Na podstawie dostępnej literatury naukowej, brak jest innych doniesień na temat piramidyzacji takich schematów odpornościowych jakie zostały zaproponowane przez zespół prof. dr hab. Jerzego H. Czembora. Zaproponowane rozwiązanie nie było wcześniej stosowane w pszenicy ozimej oraz uważa się, że stanowi rozwiązanie oryginalne w hodowli odpornościowej tego zboża. Aby w pełni ocenić skuteczność tego modelu piramidyzacji, po zakończeniu prac laboratoryjnych, materiał roślinny oceniany będzie w warunkach naturalnej infekcji w różnych warunkach środowiskowych. Piramidyzacja genów odporności na rdzę brunatną oraz mączniaka prawdziwego

(*Lr+Pm+...*) wprowadzonych do polskich i światowych odmian/linii pszenic jarych oraz ozimych przedstawione zostały w tabeli 3.

Kumulacja efektywnych genów odporności w jednym genotypie jest długotrwałym i pracochłonnym zabiegiem hodowlanym. Wymaga przeprowadzenia wielokrotnych krzyżowań zbieżnych oraz wstecznych, przy jednoczesnej selekcji wspomaganej markerami molekularnymi oraz selekcji fenotypowej. O trwałości piramid genowych stanowią badania przeprowadzone na ryżu przez zespół Singha (Singh i in., 2001). Na podstawie przeprowadzonych badań stwierdzono, że rośliny o spiramidyzowanych trzech genach charakteryzowały się odpornością na bakteryjną zarazę ryżu, natomiast kiedy odporność roślin warunkowana była przez jeden gen, odporność ta była przełamywana. Ponadto, badania dotyczące odporności na mączniaka prawdziwego w odmianach i liniach pszenic ozimych oraz jarych przeprowadzone przez zespół Hysinga (2007) dowodzą, że łączenie efektywnych genów odporności na mączniaka prawdziwego przyczynia się do uzyskania trwalszej odporności na *B. graminis*. Trzy duńskie odmiany o spiramidyzowanych genach w kombinacjach: (*Pm4b+u*), (*Pm2+Pm6+Pm8*) oraz (*Pm6+u*) charakteryzowały się całkowitą odpornością w odniesieniu do zastosowanych izolatów (Hysing i in., 2007).

Piramidyzacja genów w jednej linii hodowlanej może znacznie zwiększyć zakres odporności na różne rasy (patotypy) tego samego patogena, jak również na rozszerzenie zakresu odporności na różne patogeny czy szkodniki. Kumulacja różnych kombinacji genów warunkujących odporność na ważne z punktu widzenia rolniczego choroby, w tym również genów o charakterze ilościowym, przyczynia się do zmniejszenia presji selekcyjnej na patogena, a tym samym daje możliwość uzyskania kompleksowej i trwalszej w czasie odporności uprawianych odmian.

LITERATURA

- Apolinarska B., Gruszecka D. 2001. Transfer genów z *Dasypyrum villosum* (Haynaldia villosa L.) do *Secale cereale* L. Biotechnologia 2 (53): 63 — 65.
- Bennett F. G. A. 1984. Resistance to powdery mildew in wheat: A review of its use in agriculture and breeding programmes. Plant. Pathol. 33: 279 — 300.
- Blanco A., Gadaleta A., Cenci A., Carluccio A. V., Abdelbacki A. M. M., Simeone, R. 2008. Molecular mapping of the novel powdery mildew resistance gene *Pm36* introgressed from *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* in durum wheat. Theor. Appl. Genet. 117: 135 — 142.
- Brown-Guedira G. L., Singh S., Fritz, K. 2003. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniacum*. Phytopathology 93 (7): 784 — 789.
- Cenci A., D'Ovidio R., Tanzarella O. A., Ceoloni C., Porceddu E. 1999. Identification of molecular markers linked to *Pm13*, and *Aegilops longissima* gene conferring resistance to powdery mildew in wheat. Theor. Appl. Genet. 98: 448 — 454.
- Charpe A., Koul S., Gupta S. K., Singh A., Pallavil J. K., Prabhu K. V. 2012. Marker assisted gene pyramiding of leaf rust resistance genes *Lr24*, *Lr28* and *Lr9* in a bread wheat cultivar HD2329.
- Chełkowski J., Koczyka G. 2005 a. Genomika i bioinformatyka roślin. Rozprawy i Monografie. IGR PAN, Poznań: 139 — 157.
- Chełkowski J., Stępień Ł., Strzembicka A. 2005 b. Ocena podatności pszenicy ozimej na rdzę brunatną oraz poszukiwanie źródeł odporności. Acta Agrobotanica 58 (1): 143 — 152.
- Chełkowski J., Koczyka G. 2005 a. Genomika i bioinformatyka roślin. Rozprawy i Monografie. IGR PAN, Poznań: 139 — 157.

- Chelkowski J., Stępień Ł. 2001. Molecular markers for leaf rust resistance genes in wheat. *J. Appl. Genet.* 42 (2): 117 — 126.
- Chen P. D., Qi L. L., Zhou B., Zhang S. Z., Liu D. J. 1995. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. *Theor. Appl. Genet.* 91: 1125 — 1128.
- Chen X. M., Luo, Y. H., Xia X.C., Xia L.Q., Chen, X., Ren Z. L., He Z. H., Jia J. Z. 2005. Chromosomal location of powdery mildew resistance gene *Pm16* in wheat using SSR marker analysis. *Plant Breed.* 124: 225 — 228.
- Czajowski G., Strzembicka A., Karska K. 2011. Wirulencja populacji *Puccinia triticina* sprawcy rdzy brunatnej pszenicy i pszenżyta. Konferencja Nauka dla Hodowli i Nasiennictwa Roślin Uprawnych. Streszczenia prac. Konferencja Nauka dla Hodowli i Nasiennictwa Roślin Uprawnych. Zakopane 2001.
- Czembor H. J., Wiewióra M. 2001. Dziedziczenie tolerancji na toksyczne działanie glinu u wybranych odmian pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.). 220: 45 — 52.
- Flor H. H. 1955. Host-parasite interaction in flax rust-its genetics and other implications. *Phytopathology* 45: 680 — 685.
- Gnanesh B. N., Mitchell Fetch J., Menzies J. G., Beattie A. D., Eckstein P. E., McCartney C. A. 2013. Chromosome location and allele-specific PCR markers for marker-assisted selection of the oat crown rust resistance gene *Pc91*. *Mol. Breeding* 32: 679 — 686.
- Goutam U., Kukreja S., Yadav R., Salaria N., Thakur K., Goyal A. K. 2015. Recent trends and perspectives of molecular markers against fungal diseases in wheat. *Front Microbiol.* 6: 861.
- Górny A. G. 2004. Zarys genetyki zbóż. Tom 1. Jęczmień, pszenica i żyto. Wyd. Instytut Genetyki Roślin PAN, Poznań: 181 — 327.
- Hao Y., Liu, A., Wang Y., Feng D., Gao J., Li X., Liu S., Wang H. 2008. *Pm23*: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 117 (8): 1205 — 1212.
- Helguera M., Khan I. A., Dubcovsky J. 2000. Development of PCR markers for the wheat leaf rust resistance gene *Lr47*. *Theor. Appl. Genet.* 100: 1137 — 1143.
- Hiebert C. W., Thomas J. B., McCallum B. D., Somers D. J. 2008. Genetic mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr60* (*LrW2*). *Crop Sci.* 48: 1020 — 1026.
- Hovhannisyan N. A., Dulloo M. E., Yesayan A. H., Knupffer H., Amari A. 2011. Tracking of powdery mildew and leaf rust resistance genes in *Triticum boeoticum* and *T. urartu*, wild relatives of common wheat. *Czech J. Plant Breed.* 47 (2): 45 — 57.
- Hsam S. L. K., Lapochkina I. F., Zeller F. J. 2003. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell) 8. Gene *Pm32* in a wheat *Aegilops speltoides* translocation line. *Euphytica* 133: 367 — 370.
- Huang X. Q., Röder M. S. 2004. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat. *Euphytica* 137: 203 — 223.
- Huang L., Brooks S. A., Li W., Fellers J. P., Trick H. N., Gill B. S. 2003 a. Map-based cloning of leaf rust resistance gene *Lr21* from the large and polyploidy genome of bread wheat. *Genetics* 164: 655 — 664.
- Huang L., Gill B. S. 2001. An RGA — like marker detected all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. *Theor. Appl. Genet.* 103: 1007 — 1013.
- Huang X. Q., Hsam S. L. K., Zeller F. J., Wenzel G., Mohler V. 2000. Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm24* and marker validation for molecular breeding. *Theor. Appl. Genet.* 101: 407 — 414.
- Huang X. Q., Wang L. X., Xu M. X., Röder M. S. 2003 b. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 106: 858 — 865.
- Huerta-Espino J., Singh R. P., Pérez-López J. B. 2009. Phenotypic Variation Among Leaf Rust Isolates From Durum Wheat In Northwestern Mexico. 12th International Cereal Rust and Powdery Mildews Conference, October 13–16, Antalya — Turcja. Abstract Book, pp. 29.
- Hysing S. C., Merker A., Liljeroth E., Koebner R. M. D., Zeller F. J., Hsam S. L. K. 2007. Powdery mildew resistance in 155 Nordic bread wheat cultivars and landraces. *Hereditas* 144: 102 — 119.

- Hysing S. H., Singh R. P., Huerta-Espino J., Merker A., Liljeroth E., Diaz O. 2006. Leaf rust (*Puccinia triticina*) resistance in wheat (*Triticum aestivum*) cultivars grown in Northern Europe 1992–2002. *Hereditas* 143: 1 — 14.
- Jańczak C., Pawlak A. 2006. Występowanie i szkodliwość mącznika prawdziwego (*Blumeria graminis*) w pszenicy ozimej w latach 2003–2005. *Postępy w Ochronie Roślin* 46 (2): 538 — 542.
- Ji J., Qin B., Wang H., Cao A., Wang S., Chen P., Zhuang L., Du Y., Liu D., Wang X. 2008. STS markers for powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat. *Euphytica* 163: 159 — 165.
- Kimber G., Feldman M. 1987. Wild wheat: an introduction. Department of Agronomy University of Missouri-Columbia, Columbia, Missouri, USA. Plant Genetics The Weizmann Institute of Science Rehovot, Israel.
- Kochman J., Węgorz W. 1997. Ochrona Roślin. Choroby infekcyjne: Wyd. V, Plantpress, Kraków: 445 — 447.
- Kolmer J. A. 1996. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annu. Rev. Phytopathol.* 34: 435 — 455.
- Kowalczyk K., Hsam S. L. K., Zeller F. J. 1998. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). XI. Cultivars grown in Poland. *J. Appl. Genet.* 39 (3): 225 — 236.
- Larson, S., Kadyrzhanova, D., McDonald, C., Sorrells M., Blake, T. K. 1996. Evaluation of barley Chromosome 3 yield QTL in a backcross F₂ Population using PCR-STs markers. *Theor. Appl. Genet.* 93: 618 — 625.
- Leśniowska-Nowak J., Grądzielewska A., Majek M. 2013. Identyfikacja genów odporności na rdzę brunatną w wybranych europejskich odmianach pszenicy zwyczajnej oraz opracowanie warunków Multiplex PCR. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska Lublin - Polonia Vol. LXVIII (3) SECTIO E*: 20 — 28.
- Lillemo M., Asalf B., Singh R.P., Huerta-Espino J., Chen X. M., He Z. H., Bjørnstad A. 2008. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theor. Appl. Genet.* 116: 1155 — 1166.
- Liu Z., Sun Q., Ni Z., Yang T. 1999. Development of SCAR markers linked to the *Pm21* gene conferring resistance to powdery mildew in common wheat. *Plant Breed.* 118: 215 — 219.
- Liu J., Liu D., Tao W., Li W., Wang S., Chen P., Cheng S., Gao D. 2000. Molecular marker-facilitated pyramiding of different genes for powdery mildew resistance in wheat. *Plant Breed.* 119: 21 — 24.
- Liu Z., Sun Q., Ni Z., Nevo E., Yang T. 2002. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm30* in wheat originating from wild emmer. *Euphytica* 123: 21 — 29.
- Lopez-Pardo R., Barandalla L., Ritter E., de Galarreta J. I. R. 2013. Validation of molecular markers for pathogen resistance in potato. *Plant Breeding* 132: 246 — 251.
- Ma Z.Q., Wei J.B., Cheng S.H. 2004. PCR-based markers for the powdery mildew resistance gene *Pm4a* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 109: 140 — 145.
- Malepszy S. 2001. Biotechnologia Roślin. Wydawnictwo Naukowe PAN, Warszawa.
- McIntosh R. A., Hart G. E., Devos K. M., Gale M. D., Rogers W. J. 1998. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Slinkard A. E. (ed.). *Proc. 9th Int. Wheat Genet Symp.* 5: 13 — 72. Univ. Extension Press. University of Saskatchewan Saskatoon.
- McIntosh R. A., Wellings C. R., Park R. F. 1995. Wheat Rust: an atlas of resistance genes. CSIRO, Australia, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Mesterházy Á., Bartoš P., Goyeau H. 2000. European virulence survey for leaf rust in wheat. *Agronomie* 20: 793 — 804.
- Miranda L. M., Murphy J. P., Leath S., Marshall D. 2006. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 113: 1497 — 1504.
- Miranda L. M., Murphy J. P., Marshall D., Cowger C., Leath S. 2007. *Pm35*: a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 114: 1451 — 1456.

- Mohler V., Hsam S. L. K., Zeller F. J., Wenzel, G. 2001. An STS marker distinguishing the rye-derived powdery mildew resistance alleles At the *Pm8/Pm17* locus of common Wheat. *Plant Breed.* 120: 448 — 450.
- Nematollahi G., Mohler V., Wenzel G., Zeller F. J., Hsam S. L. K. 2008. Microsatellite mapping of powdery mildew resistance allele *Pm5d* from common wheat line IGV1-455. *Euphytica* 159: 307 — 313.
- Neu C., Stein N., Keller B. 2002. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. *Genome* 45: 737 — 744.
- Perugini L. D., Murphy J. P., Marshall D., Brown-Guedira G. 2008. *Pm37*, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii*. *Theor. Appl. Genet.* 116: 417 — 425.
- Pietrusińska A., Czembor J. H., Czembor P. Cz. 2011. Pyramiding of two resistance genes for leaf rust and powdery mildew resistance in common wheat. *Cereal Research Comm.* 39 (4): 577 — 588.
- Pietrusińska A., Czembor J. H. 2014. Struktura wirulencji populacji *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* występującej na terenie Polski w latach 2012–2013. *Biul. IHAR* 274: 15 — 25.
- Pietrusińska A., Czembor P. Cz., Czembor J. H. 2013. *Lr39 + Pm21*, as a new effective combination of resistance genes for leaf rust and powdery mildew. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 49: 109 — 115.
- Pietrusińska 2010. Wykorzystanie markerów molekularnych do wprowadzania genów odporności na rdzę brunatną (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) i mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) do pszenicy ozimej. *Biul. IHAR* 256: 31 — 54.
- Prabhu K. V., Singh A. K., Basavaraj S. H., Cherukuri D. P., Charpe A., Gopala Krishnan S., Gupta S. K., Joseph M., Koul S., Mohapatra T., Pallavi J. K., Samsampour D., Singh A., Singh V. K., Singh A., Singh V. P. 2009. Marker assisted selection for biotic stress resistance in wheat and rice. *Indian J. Genet* 69 (4): 305 — 314.
- Robert O., Abelard C., Dedryve F. 1999. Identification of molecular markers for the detection of the yellow rust resistance genes *Yr17* in wheat. *Mol. Breed.* 5:167 — 175.
- Saini R.G., Kaur M., Singh B., Sharma S., Nanda G. S., Nayar S. K. 2002. *Lr48* and *Lr49*, noval hypersensitive adult plant leaf rust resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 124: 365 — 370.
- Seyfarth, R., Feuillet, C., Schachermayr, G., Messmer, M., Winzeler, M., Keller, B., 2000. Molecular mapping of the adult-plant leaf rust resistance gene *Lr13* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Genet. & Breed.* 54: 193 — 198.
- Singh S., Sidhu J. S., Huang N., Vikal Y., Li Z., Brar D. S., Dhaliwal H. S., Khush G. S. 2001. Pyramiding three bacterial blight resistance genes (xa5, xa13 and Xa21) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106. *Theor. Appl. Genet.* 102: 1011 — 1015.
- Singh R. P., McIntosh R. A. 1984. Complementary genes for resistance to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum* II. Cytogenetic studies. *Can. J. Genet. Cytol.* 26: 736 — 742.
- Singh S., Franks C. D., Huang L., Brown-Guedira, G. L., Marshall D. S., Gill B.S. 2004. *Lr41*, *Lr39*, and a leaf rust resistance gene from *Aegilops cylindrica* may be allelic and are located on wheat chromosome 2DS. *Theor. Appl. Genet.* 108: 586 — 591.
- Singrün C., Hsam, S. L. K., Hartl L., Zeller F. J., Mohler V. 2003. Powdery mildew resistance gene *Pm22* in cultivar Virest is a member of the complex *Pm1* locus in common wheat (*Triticum aestivum* L. em, Thell.). *Theor. Appl. Genet.* 106: 1420 — 1424.
- Song W., Xie H., Liu Q., Xie C.J., Ni Z.F., Yang T. M., Sun Q., Liu Z. Y. 2007. Molecular identification of *Pm12*-carrying introgression line in wheat using genomic and EST-SSR markers. *Euphytica* 158: 95 — 102.
- Spielmeyer W., McIntosh, R. A., Kolmer J. 2005. Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* to leaf and stripe rust cosegregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 111: 731 — 735.
- Stępień Ł., Golka L., Chełkowski J. 2003. Leaf rust resistance genes of wheat: identification in cultivars and resistance sources. *J. Appl. Genet.* 44 (2): 139 — 149.
- Suenaga K., Singh R. P., Huberta-Espino J., William H. M. 2003. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for rust and stripe rust resistance in bread wheat. *Phytopathology* 93: 881 — 890.

- Tommasini L., Yahiaoui N., Srichumpa P., Keller B. 2006. Development of functional markers specific for seven *Pm3* resistance alleles and their validation in the bread wheat gene pool. *Theor. Appl. Genet* 114: 165 — 175.
- Tratwal A., Jakubowska M. 2004. Ocena przydatności systemów wspomagania decyzji o ochronie pszenicy ozimej przed mączniakiem prawdziwym na terenie Wielkopolski. *Postępy w Ochronie Roślin* 44: 1169 — 1172.
- Tyrka M., Chełkowski J. 2003. Enhancing the resistance of triticale by using genes from wheat and rye. *J. Appl. Genet.* 45 (3): 283 — 295.
- Vanzetti L. S., Campos P., Demichelis M., Lombardo L. A., Aurelia P. R., Vaschetto L. M., Bainotti C. T., Helguera M. 2011. Identification of leaf rust resistance genes in selected Argentinean bread wheat cultivars by gene postulation and molecular markers. *Electronic Journal of Biotechnology* ISSN: 0717-3458: 1 — 14.
- Vida G., Gál M., Uhrin A., Veisz O., Syed N. H., Flavell A. J., Wang Z., Bedő Z. 2009. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance. *Euphytica* 170: 67 — 76.
- William M., Langridge P., Trethowan R., Dreisigacker S., Crouch J. 2008. Genomics of wheat, the basis of our daily bread. *Genomics of Tropical Plants* 15: 515 — 548.
- William H. M., Crosby M., Trethowan R., Ginkel M., Mujeeb-Kazi A., Pfeiffer W., Khairallah M., Hoisington D. 2003. Molecular marker service laboratory at CIMMYT: An interface between the laboratory and the field. 10th Intern. Wheat Genet. Symp., Paestum, Italy 2: 852 — 854.
- Wiśniewska H., Błaszczyk L., Chełkowski J. 2007. Charakterystyka genotypów pszenicy pod kątem odporności na fuzariozę kłosów, mączniaka prawdziwego i rdzę brunatną. *Postępy Nauk Rolniczych* 6: 75 — 88.
- Witkowska K., Śmiałowski T., Witkowski E. 2011. Zależność plonu rodów pszenicy ozimej od stopnia porażenia przez *Stagonospora nodorum* i *Puccinia triticina* w zróżnicowanych warunkach polowych. *Biul. IHAR* 262: 47 — 58.
- Woźniak-Strzembicka A. 2003. Wirulencja populacji *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* w Polsce w latach 1998–2001. *Biul. IHAR* 230: 109 — 117.
- Xie C., Sun Q., Ni Z., Yang T., Nevo E., Fahima T. 2003. Chromosomal location of a *Triticum dicoccoides*-derived powdery mildew resistance gene in common wheat by using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 106: 341 — 345.
- Yi Y. J., Liu H. Y., Haung X. Q., An L. Z., Wang F., Wang Z. L. 2008. Development of molecular markers linked to the wheat powdery mildew resistance gene *Pm4b* and marker validation for molecular breeding. *Plant Breed.* 127: 116 — 120.
- Zeller F. J., Lutz J., Reimlein E. I., Limpert E., Koenig J. 1993 a. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.). II. French cultivars. *Agronomie* 13: 201 — 207.
- Zhu Z., Zhou R., Kong X., Dong Y., Jia J. 2005. Microsatellite markers linked to a 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. *Genome* 48: 585 — 590.
- Strony internetowe:
<http://www.raportrolny.pl/zboza>.
www.pin.org.pl.