

JÓZEF PILCHInstytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — PIB
Zakład Roślin Zbożowych — Kraków

Wykorzystanie genów z gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych pszenicy *Triticum* L. w odmianach pszenicy heksaploidalnej *Triticum aestivum* L.

Using genes of diploid, tetraploid and hexaploid species of wheat *Triticum* L. in the varieties of hexaploid wheat *Triticum aestivum* L.

W pracy dokonano przeglądu literatury w zakresie wykorzystania gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych rodzaju *Triticum* L. w ulepszaniu odmian pszenicy *Triticum aestivum* L. Przedstawiono źródła korzystnych cech i dokonane introgresje 87 genów w odmianach pszenicy zwyczajnej, oraz podano lokalizację chromosomową. W genomie A, B i D odmian *T. aestivum* L. wprowadzono odpowiednio 36, 35 i 11 obcych genów. Introgresje te doprowadziły do ulepszenia cech pszenicy *T. aestivum* L., głównie odporności na patogeny zbożowe. Najwięcej genów obcych (23) warunkuje odporność na mączniaka prawdziwego *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Em. (syn. *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em.), 16 genów nadaje odporność na rdzę brunatną *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*, 13 genów — odporność na rdzę żółtawą (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), 10 genów — odporność na rdzę żółtą *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, 3 geny — odporność na uszkodzenia kłosów przez *Fusarium graminearum* Schwabe. (*Gibberella zeae* (Schw.) Petch). Wprowadzono także 12 genów odporności na pryszczarkę heskiego (syn. muszka heska) *Mayetiola destructor* Say (syn. *Phytophaga destructor* Say) (Diptera : Cecidomyiidae), 7 genów wysokiej zawartości białka w ziarnie i 3 geny wysokiej zawartości Zn, Fe, Mn w ziarnie. Geny obce pochodziły z gatunków: *T. monococcum* L., *T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Tum, *T. tauschii* (Coss.) Schmal., *T. speltoides* Taush., *T. carthlicum* Nevski, *T. dicoccoides* Schweinf., *T. turgidum* L., *T. macha* Dek., *T. ventricosa* Taush., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. durum* Desf., *T. timopheevii* Zhuk, *T. comosa* Sibth et Sm., *T. spelta* L. W pracy posługiwano się oryginalnym nazewnictwem gatunków, genów, jak i patogenów występujących w źródłowych pracach.

Slowa kluczowe: gatunki diploidalne, tetraploidalne, heksaploidalne pszenicy, geny obce, introgresje genów, odmiany pszenicy *Triticum aestivum* L., rodzina Poaceae (Triticeae), rodzaj *Triticum* L.

The paper is a review of the publications on using the diploid, tetraploid and hexaploid species of the genus *Triticum* L. in improvement of wheat varieties *Triticum aestivum* L. The sources of profitable

characters and introgressions of 87 alien genes in the varieties of common wheat are presented together with their chromosome localization. The A, B and D genomes of wheat *T. aestivum* L. were improved by 36, 35 and 11 alien genes , respectively, which mostly affected resistance to the pathogens of wheat. Majority of the introgressed genes (23) determined the resistance to powdery mildew *Erysiphe graminis* DC. f.sp. *tritici* Em.(syn. *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f.sp. *tritici* Em.), 16 genes determined the resistance to leaf/brown rust *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*, 13 genes — the resistance to stem /black rust *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks and E. Henn, 10 genes were responsible for the resistance to yellow/stripe rust *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* Westend, and 3 genes determined the resistance to the blotch of spike caused by *Fusarium graminearum* Schwabe. (*Gibberella zaeae* (Schw.) Petch). Also, 12 genes of the resistance to hessian fly *Mayetiola destructor* Say (syn. *Phytophaga destructor* Say) (Diptera:Cecidomyiidae) and 7 quality genes, as high protein content and high content of Zn, Fe, Mn in grain were introgressed to *T. aestivum* L. These genes were transferred from the following species: *T. monococcum* L., *T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Tum., *T. tauschii* (Coss.) Schmal., *T. speloides* Taush., *T. carthlicum* Nevski, *T. dicoccoides* Schweinf., *T. turgidum* L., *T. macha* Dek., *T. ventricosa* Taush., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. durum* Desf., *T. timopheevii* Zhuk., *T. comosa* Sibth et Sm., and *T. spelta* L. In the paper, the original names of the species, genes, diseases and pathogenes were used, as encountered in the source papers.

Key words: alien genes, diploid, tetraploid, hexaploid species of wheat, family Poaceae (Triticeae), gene introgression, genus *Triticum* L., varieties of wheat *Triticum aestivum* L.

WSTĘP

Gatunki rodziny Poaceae (Triticeae) mają wiele korzystnych genów, które są od dawna wykorzystywane w ulepszeniach odmian i materiałów hodowlanych pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. Wykazują one homologiczne / homeologiczne podobieństwo chromosomów do pszenicy i duże podobieństwo sekwencji rDNA (Dvorak, 1980; Sybenga, 1983; Miller, 1984; Barkworth, 1992; Frederiksen i Seberg, 1992; Qi i in., 1999; Zhang i in., 2008). Stwarza to możliwości ich introgresji i trwałego wbudowania do genotypu AA BB DD pszenicy *T. aestivum* L., gdzie mogą funkcjonować w nowym systemie genetycznym (Pilch i in., 1995; Pilch i Głowacz, 1997; Rabinowich, 1998; Valkoun, 2001; Hegde i in., 2002; Bhalla i in., 2006; Grądzielewska, 2006; Hajjar i Hodgkin, 2007; Xie i Nevo, 2008).

Gatunki te są źródłem dopływu nowych genów niespotykanych w pszenicy zwyczajnej i umożliwiają poszerzenie zakresu zmiенноśc genetycznej, co pozwala na selekcjonowanie innych kombinacji genów determinujących ważne cechy użytkowe.

Jednak nie wszystkie gatunki Poaceae mogą być wykorzystane w ulepszeniach pszenicy ze względu na trudności, z których najważniejsze to: (1) niezgodność gatunkowa pomiędzy komponentami krzyżowania przejawiająca się brakiem kiełkowania ziarna pyłku na znamionach słupka, (2) brak żywotności mieszańców F₁, związany z zahamowaniem rozwoju wegetatywnego roślin — rośliny rozwijają się do etapu kłoszenia, po którym następuje zamieranie, co wynika z dysharmonii rozwojowych gatunków krzyżowanych, (3) sterylność mieszańców F₁ przejawiająca się brakiem zawiązywania ziaren w kłosach, która wynika z braku koniugacji chromosomów lub słabej koniugacji, (4) niektóre gatunki wnoszą większość niekorzystnych cech, tzw. trawiastych, trudnych do wyeliminowania w dalszych generacjach hodowlanych. Prace nad tworzeniem mieszańców pszenicy z gatunkami oddalonymi trwają od prawie 120 lat. Jako pierwsze otrzymano mieszańce z

żytem (Wilson, 1876). Rimpau (1891) opisał 12 roślin uzyskanych z ziarniaków pszenno-żytnich reprezentujących pierwsze pszenzyto. Od tego okresu do 1930 roku trwały intensywne krzyżowania pszenicy z gatunkami obcymi, lecz bez efektów w uzyskaniu płodnych mieszańców F_1 . Dopiero odkrycie w roku 1930 właściwości kolchicyny do podwajania liczby chromosomów spowodowało otrzymywanie płodnego pokolenia F_1 i umożliwiło prace hodowlane nad dalszymi generacjami mieszańców, jak też prace nad pochodzeniem gatunków alloploidycznych. W 1946 roku McFadden i Sears (1946) dokonali resyntezy gatunku heksaploidalnej pszenicy *Triticum spelta* L. z gatunkiem *Aegilops squarrosa* L. (syn. *Ae. tauschii*, *T. tauschii*) — dawcą genomu *D*. Po wprowadzeniu kolchicyny, kolejnym etapem było opracowanie przez Murashige (1974) techniki transplantacji embrionów na pożywki agarowe ("embryo-culture") w celu dalszego rozwoju zarodków mieszańców pomostowych F_1 . Metody te umożliwiły podjęcie prac hodowlanych, genetycznych i filogenetycznych.

Spośród gatunków rodziny *Poaceae* (*Triticeae*), szczególną przydatność w hodowli dotychczas wykazały tylko niektóre z nich, głównie pochodzące z rodzajów (2x, 4x, 6x) *Triticum* L., (2x) *Secale* L., (2x, 4x) *Hordeum* L., (2x, 4x, 6x) *Aegilops* L., (2x, 4x, 6x) *Agropyron* Gaertn., (2x) *Lolium* L., (2x) *Elymus* L., (2x) *Haynaldia* L.

Praca koncentruje się na wykorzystaniu gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych pszenicy *Triticum* L. w ulepszaniu cech użytkowych odmian pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. poprzez ustalenie na podstawie dotychczasowej literatury obcych genów wprowadzonych do tych odmian. W opracowaniu tym stosowano oryginalne nazewnictwo gatunków, genów i patogenów występujących w źródłowych pracach.

METODY INTROGRESJI GENÓW Z GATUNKÓW 2X, 4X, 6X *TRITICUM* L. DO ODMIAN PSZENICY *T. AESTIVUM* L.

Metody introgresji obcych genów do pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. przedstawiono w pracach Pilcha (2005 a, b). Ponadto szczegóły znajdują się w literaturze podanej w pozycji genów wyszczególnionych w tabelach 1–6.

Jednak nie wszystkie możliwości były wykorzystane w przypadku gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych pszenicy. Literatura wyszczególniona w tabelach 1–6 wskazuje, iż stosowane były zasadniczo 2 sposoby: (1) bezpośrednie krzyżowania pszenicy z gatunkiem obcym i kilkakrotne krzyżowanie wsteczne (ang. backcrossing — BC) (2) syntetyczne pszenice (Hatchett i in., 1981; Stack i in., 2003; Friesen i in., 2008; Hartel i in., 2008). Wynikało to z dużej homeologii chromosomów *A*, *B*, *D* tych gatunków (Frederiksen i Seberg, 1992; Hajjar i Hodgkin, 2007; Zhang i in. 2008).

Gatunki diploidalne, tetraploidalne i heksaploidalne pszenicy *Triticum* L. należą do pierwszej puli genowej obejmującej gatunki, które były dawcami genomów *A*, *B* i *D*. Transfer genów pomiędzy nimi, w tym do odmian pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. odbywał się na zasadzie homologicznej rekombinacji w efekcie przekrzyżowań prostych, wstecznych i selekcji. Jednym sposobem wykorzystania istniejącej puli zmienności

genomów *A* (*T. boeoticum* Boiss., *T. monococcum* L., *T. urartu* Tum. ($2n=2x=14$, *AA*) i *D* (*Ae. squarrossa* L. (syn. *Ae. tauschii* Coss.) były krzyżowania pomostowe z amfiploidami *AABBAA* lub *AABBDD*, które otrzymano poprzez tetraploidalne pszenice *AABB* skrzyżowane z gatunkami pszenicy *AA* lub *DD* — *Ae. squarrosa* L., następnie kolchicynowanie amfihaploidów *ABA*, *ABD*, które prowadzi do uzyskania heksaploidalnego amfiploida *AABBAA*, i *AABBDD* (syntetyczna pszenica), jako pomostowe mieszańce. Reprezentują one poziom heksaploidalny, jak pszenica *T. aestivum* L., co umożliwia lepsze krzyżowanie i stabilność chromosomową (Ter-Kuile i in., 1988; Villareal i in., 2001). Już mejoza F_1 amfihaploida (*ABA*) wykazuje koniugację biwalentną chromosomów genomów *A*, *A*, co umożliwia wymianę genów już na tym etapie.

Niektóre geny odporności na rdzę brunatną transferowano za pośrednictwem uzyskanych syntetycznych pszenic. Leonova i in. (2007) zidentyfikowali nowe QTL odporności w stadium siewki i dojrzałych roślin u linii pszenicy odmiany Saratovskaya 29 uzyskanej w efekcie krzyżowania z syntetycznym alolopoliploidem *T. timopheevii* / *T. tauschii*. Gen *Lr35* uzyskano z amfiploida *Ae. speltoides* Taush / *T. monococcum* L. (Kerber i Dyck, 1990).

Bezpośrednie krzyżowanie międzygatunkowe i międzyrodzajowe było metodą najczęściej stosowaną w introgresji obcych genów odporności na rdzę brunatną a mechanizmem introgresji były translokacje z chromosomami obcego gatunku. Uzyskiwano je po inaktywacji *Ph*-systemu homologicznej / homeologicznej koniugacji w *T. aestivum* L. Do inaktywacji *Ph*-systemu wykorzystywano: monosomiki *5B* ($2n=41$), nullisomiki *5B* ($2n=40$), mutanta *ph1b* Chinese Spring ($2n=42$) lub linie pszenicy z genami supresorami *Ph^l* kozieńca (Pilch, 2005 a).

Z literatury wynika (tab. 1–6), że geny transferowane do pszenicy *T. aestivum* L. lokalizowano na chromosomach trzema metodami. W pracach prowadzonych do lat 90-tych stosowano analizę monosomiczną lub telocentryczną cech morfologicznych. Po tym okresie wykorzystywano metody cytogenetyczne, jak techniki barwienia prążkowego (ang. C-banding, N-banding), lub hybrydyzacji DNA *in-situ* (GISH, FISH). Jednak służyły one do identyfikowania fragmentów obcych chromosomów i określały jedynie położenie obcych genów na ich ramionach, w odległości liniowej od centromeru. Była to identyfikacja niedokładna. W pracach prowadzonych po 2000 roku stosowane były głównie techniki markerów molekularnych *PCR*, *RFLP*, *RAPD*, *SCAR*, *CAPS*, jako instrumentów dokładnego identyfikowania genów w DNA i określania położenia względem genów sąsiednich (Ma i in., 1994; Autrique i in., 1995; Dubcovsky i in., 1998; Sun i in., 1997, 2002; Chantret i in., 2000; Helguera i in., 2000; Khan i in., 2000; Peng i in., 2000; Tao i in., 2000; Rong i in., 2000; Huang i Gill, 2001; Raupp i in. 2001; Dweikat i in., 2002; Liu i in., 2002, 2005 c; Williams i in., 2003; Hayden i in., 2004; Leonova i in., 2004; Xie i in., 2003, 2006; Chen i in., 2005; Kong i in., 2005; Qiu i in., 2005; Zhu i in., 2005; Li i in., 2006; Wang i in., 2006, 2008; Nocente i in., 2007; Massa i in., 2007; Yi i in., 2007; Hiebert i in., 2007; Ji i in., 2008; McNeil i in., 2008).

WYNIKI INTROGRESJI I DYSKUSJA

1. Źródła genów dla odmian pszenicy *T. aestivum* L.

Gatunki diploidalne, tetraploidalne i heksaploidalne pszenicy *Triticum* L. prezentują korzystne wartości cech użytkowych spośród innych *Poaceae*, w tym wysokie parametry technologiczne ziarna, szczególnie zawartość białka ogółem dochodzącą do 19% i jego jakość, nowe allele glutenin i gliadyn, wcześnieść dojrzewania, odporność na suszę, tolerancyjność na zasolenie gleby, zawartość mikroelementów w ziarnie (Zn, Fe, Mn), odporność na mączniaka prawdziwego, rdze, septoriozy i fuzariozy, muszkę heską (Levy i Feldman, 1987; Gill i in., 1989; Liu i in., 1995; Ahmad i in., 1997; Pilch i in., 1993; 1995, Mesfin i in., 2000; Shewry i in., 2001; Sasanuma i in., 2002; Zhang i in., 2002; Olmos i in., 2003; Elia i in., 2004; Gonzalez-Hernandez i in., 2004; De Vita i in., 2006; Herrera-Foessel i in., 2007; Friesen i in., 2008; Maccaferri i in., 2008; He i in., 2009; Marone i in., 2009).

Wśród tych gatunków największe znaczenie w introgresjach genów odegrały pszenice tetraploidalne, jak *T. carthlicum* Nevski, *T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schubl., *T. timopheevii* Zhuk., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. turgidum* L.. Spośród gatunków pszenicy heksaploidalnej wyróżnia się *T. spelta* L., a z diploidalnych gatunków — *T. tauschii* (Coss) Schmal (syn. *Ae. squarrosa* L., *Ae. tauschii* (Coss) Schmal.), *T. monococcum* L., *T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Tum.

W pszenicy *T. aestivum* L. wysokocząsteczkowe gluteniny kodowane są przez 20 alleli występujących w 3 kompleksowych *loci* *Glu-1* położonych na długich ramionach chromosomów homeologicznych 1-grupy (Payne i Lawrence 1983). W *locus Glu-A1* występują 3 allele (a-c), w *locus Glu-B1* — 11 allele (a-k) i w *locus Glu-D1* — 6 allele (a-f). Gatunki *Triticum* L. są bogatym źródłem zmienności glutenin albowiem mają allele nie występujące u pszenicy zwyczajnej i mogą wprowadzić nową zmienność do pszenic chlebowych (Liu i Shepherd, 1996; Vallega i in., 1987; Branlard i in., 1989; Caballero i in., 2001; Xu i in., 2004; Xueli i in., 2005). I tak pszenica *T. durum* Desf. w *locus Glu-A1* ma allele odpowiadające tym z pszenicy zwyczajnej, a ponadto 4 allele dodatkowe, zaś w *locus Glu-B1* zawiera 7 allele wspólnych z pszenicą i 11 allele dodatkowych.

Gatunek *T. dicoccum* Schubl. ma w *locus Glu-A1* allele jak w pszenicy zwyczajnej i 5 allele dodatkowych, zaś w *locus Glu-B1* ma 8 allele wspólnych i 14 allele dodatkowych.

Gatunek *T. turgidum* L. ma w *locus Glu-A1* allele jak w pszenicy zwyczajnej i 1 allel dodatkowy a w *locus Glu-B1* — 6 allele wspólnych i 4 allele dodatkowe.

Gatunek *T. dicoccoides* Schweinf. w *locus Glu-A1* ma 1 allel wspólny i 9 allele dodatkowych; w *locus Glu-B1* nie ma allele wspólnych z pszenicą zwyczajną, tylko 16 allele nieobecnych u *T. aestivum* L. U *T. timopheevii* Zhuk. zidentyfikowano 3 nowe podjednoski sekwencji genowych wysokocząsteczkowych glutenin *1Ax*, *1Ay*, *1Gx* związane z wartością wypiekową ziarna (Wan i in., 2002).

Gatunek heksaploidalny *T. spelta* L. w *locus Glu-A1* ma allele jak w pszenicy zwyczajnej i 1 allel dodatkowy, w *locus Glu-B1* ma 6 allele jak w pszenicy zwyczajnej i 11 allele dodatkowych; w *locus Glu-D1* ma 5 allele pszenica zwyczajna i 8 allele dodatkowych.

Niektóre gatunki rodzaju *Triticum* L. mają *loci* niskocząsteczkowych glutenin (LMW-GS) korzystne dla jakości ziarna jakie nie są obecne u pszenicy zwyczajnej. Większość

LMW-GS pszenic diploidalnych z genomem *A* nie występuje u pszenicy zwyczajnej (Lee i in., 1999 a). Gatunki pszenicy z genomem *D* wykazują duże podobieństwo z pszenicą zwyczajną pod względem LMW-GS (Ciaffi i in., 1999). Trzy geny *LMW-GSs*, *LMWG-E2*, *LMWG-E4* genomu *A* i gen *LMW-16/10* genomu *D* diploidalnych gatunków pszenicy wykazywały zróżnicowany wpływ na właściwości wypiekowe ciasta u tych gatunków (Lee i in., 1999 b).

Psznica tetraploidna *T. durum* Desf. ma w locus *Glu-B3* allel *lmw-gs* silnie wpływający na właściwości makaronowe i chlebowe ciasta (Gupta i Shepherd, 1990).

Ponadto u gatunku *T. tauschii* (Coss) Schmal zidentyfikowano nowy locus *Glu-DT1* omega-gliadin T1 (Gianibelli i in., 2002). Występuje na krótkim ramieniu chromosomu *1DS* w odległości liniowej 13,18 cM od *Glu-D1* i 40,20 cM od loci *Glu-D1*. W niektórych liniach *T. turgidum* L. zidentyfikowano allele *LMW-2* niskocząsteczkowych glutenin *B-LMW* i *y-45* gama-gliadin, które mają korzystny związek ze wskaźnikiem sedimentacji SDS-PAGE, rozwojem ciasta i objętością chleba (Dessalegn i in., 2003). Niskocząsteczkowe gluteniny kontrolowane przez allele *c*, *j* *Glu-B3* mają większy pozytywny wpływ na wskaźnik sedimentacji SDS-PAGE i cechy miksograficzne aniżeli allele *a*, *k*, *b* *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin podjednostek 14+15, 7+8, 20 (Brites i Carrillo, 2001).

Ponadto niektóre gatunki diploidalne i tetraploidne mają specyficzne geny, jak 7 dodatkowych alleli polifenolowej oksydazy (PPO) ziarna *Ppo-A1c* (*T. urartu* Tum.), *Ppo-A1d* (*T. boeoticum* Boiss.), *Ppo-A1e* (*T. monococcum* L., *T. durum* Desf.), *Ppo - A1f* (*T. dicoccoides* Schweinf.), *Ppo-A1g* (*T. durum* Desf.), dwa allele *Ppo D1c* i *Ppo - A1d* u *T. tauschii* (Coss) Schmal.) (syn. *Ae. tauschii* (Coss) Schmal.) jakie nie występują w pszenicy zwyczajnej (Massa i in., 2007; He i in., 2009). Polifenolowa oksydaza powoduje enzymatyczne odbarwianie produktów z mąki, które (białe) jest preferowane w Azji.

Puroindoliny — białka bogate w cysteinę występują sporadycznie u roślin. W ziarnie pszenicy mają one korzystny wpływ na twardość ziarna i występują w warstwie aleuronowej oraz pomiędzy ziarnami skrobi. Ich syntezę warunkują 2 geny *pinA* (sekwencja białka pinA-D1) i *pinB* (sekwencja białka pinB-D1) na chromosomie *5DS*. Wysoki poziom tych białek stwierdzono u *T. monococcum* L., *T. urartu* Tum., *Ae. tauschii* (Coss) Schmal., a także u kozieńca *Ae. speltoides* Taush., lecz geny kontrolujące je występują w tych gatunkach na innych chromosomach (Lillemo i in., 2002).

Oprócz genów jądrowych, rodzaj cytoplazmy niektórych gatunków powoduje wzrost cech użytkowych u pszenicy zwyczajnej. Ekiz i in. (1998) stwierdzili, że cytoplazma *T. turgidum* L. zwiększała masę tysiąca ziaren.

2. Introgresje obcych genów w odmianach pszenicy *T. aestivum* L.

Gatunki diploidalne, tetraploidne i heksaploidne rodzaju *Triticum* L. należą do I puli genowej rodziny *Poaceae*, z których przepływ genów do pszenicy zwyczajnej *T. aestivum* L. jest najłatwiejszy. Dlatego też z tych gatunków *Poaceae* wprowadzono najczęściej genów do *T. aestivum* L. Spośród wszystkich korzystnych dla pszenicy zwyczajnej cech jakie mają te gatunki (2x, 4x, 6x) *Triticum* L. nie wszystkie zostały u nich zlokalizowane na chromosomach. Wpłynęło to na introgresje tylko niektórych genów do pszenicy *T. aestivum* L.

Z literatury wynika, że z gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych *Triticum L.* wprowadzono do odmian pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum L.* 87 genów, z których 82 geny zlokalizowano na chromosomach.

Tabela 1

Geny odporności na mączniaka prawdziwego *Erysiphe graminis DC.*(syn. *Blumeria graminis DC.E.O. Speer*) f. sp. *tritici* Em. w pszenicy *T. aestivum L.* przeniesione z gatunków 2x, 4x, 6x *Triticum L.*
Genes of powdery mildew resistance to *Erysiphe graminis DC.*(syn. *Blumeria graminis DC.E.O. Speer*) f. sp. *tritici* Em. in wheat *T. aestivum L.* transferred from (2x, 4x, 6x) *Triticum L.* species

Gen/lokalizacja Gene / location	Źródło genów Source of gene	Cytowanie References
<i>Mlm2033</i> , 7AL		Yao i in., 2007,
<i>Mlm80</i> , 7AL	<i>T. monococcum L.</i>	Yao i in., 2007,
<i>NCA6</i> , 7AL		Miranda i in., 2007,
<i>Pm2026</i> , 5AL		Xu i in., 2008,
<i>Pm25</i> , 1A	<i>T. boeoticum</i> Boiss.	Shi i in., 1998
<i>PmU</i> , 7AL	<i>T. urartu</i> Tum.	Qiu i in., 2005
<i>Pm16</i> , 4A		Allan 1997, Reader and Miller 1991, Chen i in., 2005,
<i>Pm26</i> , 2BS		Rong i in., 2000,
<i>Pm30</i> , 5BS		Liu i in., 2002, Chen i in., 2005, Xie 2006
<i>Pm31</i> , 6AL		Xie i in., 2004,
<i>Pm36</i> , 5BL	<i>T. dicoccoides</i> Schweinf.	Blanco i in., 2008,
<i>MIZec1</i> , 2BL		Mohle i in., 2005,
<i>MHW72</i> , 7AL		Ji i in., 2008,
<i>MIG</i> , 6AL		Xie i in., 2003,
<i>PmG16</i> , 7AL		Xie 2006,
<i>PmG3M</i> , 6AL		Xie 2006,
<i>Pm4a</i> , 2AL	<i>T. dicoccum</i> Schubl.)	Heun i Friebe 1990, Ma i in., 1994, Ostergard 1998, Zhu i in., 2005,
<i>Pm5a</i> , 7BL		Szunics i in., 2001, Hsam i in., 2001,
<i>mlre</i> , 6AL		Robe i Doussinault 1995, Chantret i in., 2000,
<i>Pm4b</i> , 2AL	<i>T. carthlicum</i> Nevski	Heun i Friebe 1990, Ma i in., 1994, Ostergard 1998, Zhu i in., 2005, Yi i in., 2007,
<i>PmPs5A</i> , 2AL		Heun i Friebe 1990, Ma i in., 1994, Zhu i in., 2005,
<i>Pm6</i> , 2BL	<i>T. timopheevii</i> Zhuk.	Heun i Friebe 1990, McIntosh i Park 1995, Ostergard 1998, Tao i in., 2000, Ji i in., 2008,
<i>Pm1d</i> , 7AL	<i>T. spelta</i> L.	Hsam i in., 1998, Ma i in., 2001, Szunics i in., 2001,

W genomie *A* pszenicy *T. aestivum L.* jest 36 genów obcych, genomie *B* — 35 genów i w genomie *D* — 11 genów. W genomie *A* najczęściej genów jest na chromosomie 1A (10 genów) a następnie na 7A (9 genów). W chromosomach 1A i 6A jest po 5 genów, na chromosomie 4A są 3 geny i na chromosomach 3A i 5A — po 2 geny.

W genomie *B*, chromosom 4B nie ma genów wprowadzonych z tych gatunków. Najwięcej wystąpiło na 2B (11 genów) i 1B (10 genów), następnie na chromosomie 5B (7 genów), 6B (4 geny), 7B (2 geny) i 3B (1 gen).

W genomie *D*, chromosom 5D nie ma obcych genów. Najwięcej jest zlokalizowanych na chromosomie 1D (5 genów), następnie 2D (2 geny) i po jednym genie na chromosomach 3D, 4D, 6D, 7D.

Najwięcej wprowadzonych genów odporności (23) działa na mączniaka prawdziwego *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Em. (syn. *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em.). Wyszczególniono je w tabeli 1 z podziałem na gatunki źródłowe. Z gatunków diploidalnych wprowadzono 6 genów (Shi i in., 1998; Qiu i in., 2005; Yao i in., 2007; Miranda i in., 2007; Xu i in., 2008), z tetraploidalnych — 16 genów (Heun i Friebe, 1990; Reader i Miller, 1991; Ma i in., 1994; Robe i Doussinault, 1995; McIntosh i Park, 1995; Allan, 1997; Ostergard, 1998; Chantret i in., 2000; Rong i in., 2000; Tao i in., 2000; Szunics i in., 2001; Hsam i in., 2001; Liu i in., 2002; Xie i in., 2003; Xie i in., 2004; Chen i in., 2005; Mohle i in., 2005; Zhu i in., 2005; Xie, 2006; Yi i in., 2007; Blanco i in., 2008; Ji i in., 2008; Ji i in., 2008) i z gatunków heksaploidalnych wprowadzono tylko 1 gen (Hsam i in., 1998; Ma i in., 2001; Szunics i in., 2001).

Efektywnymi źródłami okazały się gatunki *T. monococcum* L., *T. urartu* Tum, *T. boeoticum* Boiss., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. dicoccum* Schubl., *T. carthlicum* Nevski, *T. timopheevii* Zhuk., *T. spelta* L. Geny tych gatunków występują w genomie A — 17 genów, tj. na chromosomach 1A — 1 gen, 2A — 3 geny, 4A — 1 gen, 5A — 1 gen, 6A — 4 geny, 7A — 7 genów. W genomie B występuje 6 genów na chromosomach 2B — 3 geny, 5B — 2 geny, 7B — 1 gen. W genomie D nie występuje żaden obcy gen z gatunków 2x, 4x, 6x *Triticum* L.

Wprowadzono 16 genów odporności na rdzę brunatną *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* (tab. 2). Z gatunków diploidalnych przeniesiono 11 genów (Dyck i Kerber, 1970, 1987; Wells i in., 1982; Kerber i Dyck, 1975, 1990; Dvorak i Knott, 1990; McIntosh i in., 1982, 1995 b; Asins i Carbonell, 1986; Kimber i Feldman, 1987; Roelfs, 1988; Gill i in., 1991; Roelfs i in., 1992; Autrique i in., 1995; McIntosh i in., 1995 b; Friebe i in., 1991, 1996; Lukaszewski, 1995, 2000; Cox i in., 1994 b, 1997; Dubcovsky i in., 1998; Helguera i in., 2000; Kaur i in., 2000; Huang i Gill, 2001; Raupp i in., 2001; Labuschagne i in., 2002; Martin i in., 2003; Singh i in., 2003 b; Chicasa i in., 2006; Nocente i in., 2007; Hiebert i in., 2007, 2008), z tetraploidalnych — 4 geny (McIntosh, 1983; Yamamori, 1994; McIntosh 1995 b; Friebe i in., 1996; Leonova i in., 2004; Brown-Guedira i in., 1999, 2003; Marais i in., 2005 b) i z gatunku heksaploidalnego — 1 gen (Roelfs, 1988; Roelfs i in., 1992).

Źródłami tych genów okazały się gatunki *T. tauschii* (Coss)Schmal, *T. speloides* (Taush.) Gren., *T. timopheevii* Zhuk., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. spelta* L. Występują one głównie w genomie D — 8 genów na chromosomach 1D — 4 geny, 2D — 2 geny, 3D — 1 gen, 7D — 1 gen; w genomie A — 2 geny na chromosomie 2A — 2 geny i w genomie B — 6 genów na chromosomach 1B — 1 gen, 2B — 2 geny, 5B — 1 gen, 6B — 2 geny.

Tabela 2

Geny odporności na rdzę liści/brunatną *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* w pszenicy

***T. aestivum* L. przeniesione z gatunków (2x, 4x, 6x) *Triticum* L.**

Genes of leaf /brown rust resistance to *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* in wheat

***T. aestivum* L. transferred from (2x, 4x, 6x) *Triticum* species**

Gen/lokalizacja Gene /location	Źródło genu Source of gene	Cytowanie References
<i>Lr21 (Lr40)</i> , 1DL	<i>T. tauschii</i> (Coss) Schmal.	Kerber i Dyck 1975, Gill i in., 1991, Cox i in., 1997, Huang Gill 2001, Hiebert i in., 2008,
<i>Lr22a</i> ,	2DS	Dyck i Kerber 1970, Roelfs i in., 1992, Kaur i in., 2000, Hiebert i in., 2007,
<i>Lr32</i> ,	3DS	Kerber 1987, Roelfs i in., 1992, Autrique i in., 1995, McIntosh i in., 1995b,
<i>Lr39 (Lr41)</i> ,	2DS	Cox i in., 1997, Raupp i in., 2001, Singh i in., 2003 b,
<i>Lr 40 (Lr21)</i> ,	1DS	Roelfs 1988, Gill i in., 1991, Roelfs i in., 1992, Cox i in., 1994b, Huang i Gill 2001,
<i>Lr 41 (Lr39)</i> ,	1DS	Roelfs 1988, Roelfs i in., 1992, Cox i in., 1994b, Martin i in., 2003, Singh i in., 2003b,
<i>Lr42</i> ,	1DS	Roelfs 1988, Roelfs i in., 1992, Cox i in., 1994b, Martin i in., 2003,
<i>Lr43</i> ,	7DS	Roelfs 1988, Roelfs i in., 1992, Cox i in., 1994b,
<i>Lr 35</i> ,	2B	<i>T. speloides</i> (Taush.) Gren. McIntosh i in., 1982, Asins i Carbonell 1986, Kimber i Feldman 1987, Kerber i Dyck 1990, McIntosh i in., 1995b, Friebe i in., 1996, Labuschagne i in., 2002,
<i>Lr 36</i> ,	6BS	McIntosh i in., 1982, Asins i Carbonell 1986, Kimber i Feldman 1987, Dvorak i Knott 1990,
<i>Lr47</i> ,	7AS	Wells i in., 1982, Friebe i in., 1991, Lukaszewski 1995, Friebe i in., 1996, Dubcovsky i in., 1998, Helguera i in., 2000, Lukaszewski i in., 2000, Chicasa i in., 2006, Nocente i in., 2007,
<i>Lr18</i> ,	5BL	<i>T. timopheevii</i> Zhuk. McIntosh 1983, Yamamori 1994, McIntosh 1995 b , Friebe i in., 1996,
<i>IrTl</i> ,	2A	Leonova i in., 2004,
<i>Lr50</i> ,	2BL	Brown-Guedira i in., 1999, 2003,
<i>Lr53</i> ,	6BS	<i>T. dicoccoides</i> Schweinf. Marais i in., 2005 b,
<i>Lr44</i> ,	1B	<i>T. spelta</i> L. Roelfs 1988, Roelfs i in., 1992,

Tabela 3

Geny odporności na rdzę żółtobiałą/czarną *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks and E. Henn

w pszenicy *T. aestivum* L. przeniesione z gatunków (2x, 4x, 6x) *Triticum* L.

**Genes of the resistance to stem /black rust *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks and E. Henn
in wheat *T. aestivum* L. transferred from (2x, 4x, 6x) *Triticum* species**

Gen/lokalizacja Gene /location	Źródło genu Source of gene	Cytowanie References
<i>Sr21</i> ,	2AL	<i>T. monococcum</i> L. The 1973, McIntosh 1988b, Roelfs i in., 1992
<i>Sr22</i> ,	7AL	McIntosh 1988b, Roelfs i in., 1992
<i>Sr35</i> ,	3AL	McIntosh i in., 1984
<i>Sr32</i> ,	2BL	<i>T. speloides</i> (Taush.) Gren. Kerber i Dyck 1979, McIntosh 1988a, 1995
<i>Sr39</i> ,	2B	Kerber i Dyck 1979, McIntosh 1995
<i>Sr33</i> ,	1DL	<i>T. tauschii</i> (Coss) Schmal. McIntosh 1988a, Kerber i Dyck 1979
<i>Sr34</i> ,	2A(2B)	<i>T. comosa</i> Sibth et Sm. McIntosh 1995
<i>Sr36</i> ,	2BS	<i>T. timopheevii</i> Zhuk. McIntosh i Gyarfas 1971, McIntosh i in., 1995, Rowel 1982, Luig 1985, Roelfs i in., 1992, Roelfs 1988, Pathan i Park 2007
<i>Sr37</i> ,	4AL	McIntosh i Gyarfas 1971, Roelfs 1988, Roelfs i in., 1992
<i>Tt-3</i>	?	Roelfs 1988, Roelfs i in., 1992
<i>Sr2</i> ,	3BS	McFadden 1930, Rajaram i in., 1988, McIntosh 1988b, Roelfs i in., 1992, Hayden i in., 2004, Mishra i in., 2005, McNeil i in., 2008
<i>Sr38</i> ,	2AS	Bariana i McIntosh 1993, Pathan i Park 2007
<i>Sr40</i> ,	2BS	Dyck 1992, McIntosh i in., 1995 b

Wprowadzono 13 genów odporności na rdzę żdżbłową (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*) (tab. 3). Z gatunków diploidalnych pochodzi 6 genów, (The, 1973; Kerber i Dyck, 1979; Roelfs i in., 1992; McIntosh, 1988 a,b, 1995; McIntosh i in., 1984) i z tetraploidalnych — 7 genów (McFadden, 1930; McIntosh i Gyarfás, 1971; Rowel, 1982; Luig, 1985; Roelfs i in., 1992; Roelfs, 1988; Dyck, 1992; Bariana i McIntosh, 1993; McIntosh, 1995; McIntosh, 1988 b; McIntosh i in., 1995; Rajaram i in., 1988; Hayden i in., 2004; Mishra i in., 2005; Pathan i Park, 2007; McNeil i in., 2008).

Donorami były gatunki *T. monococcum* L., *T. speloides* Taush., *T. tauschii* (Coss) Schmal., *T. comosa* Sibth et Sm., *T. timopheevii* Zhuk, *T. dicoccum* Schubl., *T. ventricosa* Taush., *T. araraticum* Jakubz. Występują na chromosomach: genomu A — 6 genów, 2A — 3 geny, 3A — 1 gen, 4A — 1 gen, 7A — 1 gen; genomu B — 5 genów, 2B — 4 geny, 3B — 1 gen; genomu D — 1 gen na chromosomie 1D. Gen *Tt-3* nie został dotychczas zlokalizowany na chromosomach *T. aestivum* L.

Wprowadzono 10 genów odporności na rdzę żółtą/*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (tab. 4). Z gatunków diploidalnych nie wprowadzono żadnego genu, natomiast większość pochodzi z gatunków tetraploidalnych 9 genów (Grama i Gerechter-Amitai, 1974; Gerechter-Amitai i in., 1989; Sun i in., 1997; Stubbs, 1985; Bariana i McIntosh, 1993; Peng i in., 2000; Robert i in., 2000; Ma i in., 2001; Mallard i in., 2005; Marais i in., 2005; Uauy i in., 2005; Chicaiza i in., 2006; Li i in., 2006; Hovmoller, 2007; Wang i in., 2008) i z heksaploidalnych tylko 1 gen (Macer, 1966; Law, 1976; Stubbs, 1985; Chen i in., 2002; Sun i in., 2002; Yan i in., 2003). Gatunkami tymi były *T. durum* Desf., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. ventricosa* Taush., *T. turgidum* L., *T. spelta* L. Prawie wszystkie geny obce występują na chromosomach genomu B — 9 genów, 1B — 5 genów, 2B — 2 geny, 6BS — 2 geny; genomu A — 1 gen na chromosomie 2A. Brak jest genów obcych na chromosomach genomu D.

Tabela 4

Geny odporności na rdzę żółtą/pasiastą *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* Westend w pszenicy *T. aestivum* L. przeniesione z gatunków (2x, 4x, 6x) *Triticum* L.

Genes of the resistance to yellow/stripe rust *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* Westend in wheat *T. aestivum* L. transferred from (2x, 4x, 6x) *Triticum* species

Gen/lokalizacja Gene /location	Źródło genu Source of gene	Cytowanie References
<i>Yr7</i> , 2BL	<i>T. durum</i> Desf.	Stubbs 1985, Mallard i in., 2005
<i>Yr24</i> , 1B		Ma i in., 2001
<i>Yr17</i> , 2AS	<i>T. ventricosa</i> Taush.	Bariana i McIntosh 1993, Robert i in., 2000
<i>Yr26</i> , 1BS	<i>T. turgidum</i> L.	Ma i in., 2001, Wang i in., 2008
<i>YrCH42</i> , 1BS		Li i in., 2006
<i>Yr15</i> , 1BS	<i>T. dicoccoides</i> Schweinf	Grama i Gerechter-Amitai 1974,
<i>YrH52</i> , 1BS	.	Gerechter-Amitai i in., 1989, Sun i in., 1997
<i>Yr35</i> , 6		Peng i in., 2000 Marais i in., 2005, Uauy i in., 2005, Chicaiza i in., 2006, Hovmoller 2007
<i>Yr36</i> , BS		Marais i in., 2005, Uauy i in., 2005, Chicaiza i in., 2006
<i>Yr5</i> , 2BL	<i>T. spelta</i> L.	Macer 1966, Law 1976, Stubbs 1985, Chen i in., 2002, Sun i in., 2002, Yan i in., 2003

Do genotypu pszenicy zwyczajnej przeniesiono 12 genów odporności na pryszczarkę heskiego (syn. muszka heska) *Mayetiola destructor* Say (syn. *Phytophaga destructor* Say) (*Diptera:Cecidomyiidae*) (tab. 5). Z gatunków diploidalnych i heksaploidalnych pszenicy nie ma żadnego genu, natomiast wszystkie pochodzą z gatunków tetraploidalnych, którymi były *T. turgidum* L., *T. tauschii* (Coss.) Schmal. (Hatchett i in., 1981; McIntosh, 1981; Gill i in., 1987; Obanni i in., 1989; Cox i Hatchett, 1994; Patterson i in., 1994; Ohm i in., 1995; Dweikat i in., 2002; Ratcliffe i in., 2002; Williams i in., 2003; Kong i in., 2005; Liu i in., 2005 a, b, c; Wang i in., 2006).

Geny te zlokalizowane zostały na chromosomach: genomu *A* — 5 genów, *1A* — 4 geny, *5A* — 1 gen; genomu *B* — 1 gen na chromosomie *5B*; genomu *D* — 2 geny, *4D* — 1 gen, *6D* — 1 gen. Geny *H3*, *H5*, *H6*, *H16* nie zostały zlokalizowane na chromosomach *T. aestivum* L.

Dokonano introgresji 3 genów odporności na uszkodzenia kłosów powodowane przez *Fusarium graminearum* Schwabe. (*Gibberella zeae* (Schw.) Petch) (tab. 5). Pochodzą one z dwóch gatunków tetraploidalnych, tj. *T. dicoccoides* Schweinf. i *T. macha* Dek. (Otto i in., 2002; Stack i in., 2002, 2003; Steed i in., 2005; Chen i in., 2007; Hartel i in., 2008; Kumar i in., 2007).

Table 5
Geny odporności na inne choroby pszenicy *T. aestivum* L. przeniesione z gatunków (2x, 4x, 6x) *Triticum* L.
Genes of the resistance to other diseases in wheat *T. aestivum* L. transferred from (2x, 4x, 6x) *Triticum*
species

Gen/lokalizacja Gene /location	Źródło genu Source of gene	Cytowanie References
Muszka heska — Hessian fly <i>Mayetiola destructor</i> Say (syn. <i>Phytophaga destructor</i> Say) (<i>Diptera:Cecidomyiidae</i>)		
<i>H13</i> , <i>6DS, (6DL)</i>	<i>T. tauschii</i> (Coss) Schmal.	Hatchett i in., 1981, Gill i in., 1987, Patterson i in., 1994, Liu i in., 2005 b, Wang i in., 2006
<i>H26</i> <i>4DS</i>		Cox and Hatchett 1994
<i>H3</i> , ?	<i>T. turgidum</i> L.	Obanni i in., 1989, Ratcliffe i in., 2002
<i>H5</i> ,		Obanni i in., 1989, Ratcliffe i in., 2002
<i>H6</i> ,		Obanni i in., 1989, Dweikat i in., 2002, Ratcliffe i in., 2002
<i>H9</i> ,	<i>(5A), 1AS</i>	Patterson i in., 1994, Ohm i in., 1995, Kong i in., 2005, Liu i in., 2005 a
<i>H10</i> ,	<i>1AS</i>	McIntosh 1981, Kong i in., 2005, Liu i in., 2005 a
<i>H11</i> ,	<i>1AS</i>	Kong i in., 2005, Liu i in., 2005 a
<i>H12</i> ,	<i>5A</i>	Ohm i in., 1995
<i>H16</i> ,	?	Obanni i in., 1989, Ratcliffe i in., 2002
<i>H31</i> ,	<i>5BS</i>	Williams i in., 2003
<i>Hdic 1AS (Hdicoccum)</i>		
<i>Fusarium graminearum</i> Schwabe (<i>Gibberellazeae</i> (Schw.) Petch)		
<i>Qfhs.ndsu-3AS</i>	<i>T. dicoccoides</i>	Otto i in., 2002, Stack i in., 2002, 2003, Chen i in., 2007, Hartel i in., 2008
<i>Qfhs.fcu-7AL</i>	Schweinf.	Kumar i in., 2007
<i>Fhb</i> ? <i>4AS</i>	<i>T. macha</i> Dek.	Steed i in., 2005

Wszystkie geny zlokalizowane w genomie *A* na 3 jego chromosomach: *3A*, *4A* i na chromosomie *7A*. Do odmian pszenicy *T. aestivum* L. przeniesiono 10 genów jakości ziarna, z których 7 genów wysokiej zawartości białka w ziarnie a dawcą był tylko jeden gatunek tetraploidalny pszenicy *T. dicoccoides* Schweinf. (tab. 6). Występują one na chromosomach genomu *A* — 2 geny, *2A* — 1 gen, *6A* — 1 gen; genomu *B* — 5 genów, *1B*

— 1 gen, 5B — 3 geny, 7B — 1 gen. Brak genów w genomie D. (Distelfeld i in., 2004, 2006; Gonzalez-Hernandez i in., 2004; Khan i in., 2000; Olmos i in., 2003, Blanco i in., 2006; Uauy i in., 2006). Dokonano także introgresji 3 genów wysokiej zawartości Zn, Fe, Mn w ziarnie (tab. 6). Dawcą był tylko jeden gatunek tetraploidalnej pszenicy *T. dicoccoides* Schweinf. Wszystkie geny zlokalizowano w genomie B na chromosomie 1B. (Cakmak i in., 2004; Uauy i in., 2006; Distelfeld i in., 2007).

Tabela 6

Geny jakości ziarna pszenicy <i>T. aestivum</i> L. przeniesione z gatunków (2x, 4x, 6x) <i>Triticum</i> L. Genes of grain quality in wheat <i>T. aestivum</i> L. transferred from (2x, 4x, 6x) <i>Triticum</i> species		
Gen/lokalizacja Gene /location	Źródło genu Source of gene	Cytowanie References
Wysoka zawartość białka — High protein content		
<i>Gpc-B1</i> , <i>QGpc-ndsu-5B1</i> ,	<i>T. dicoccoides</i> Schweinf.	Distelfeld i in., 2004, 2006
<i>QGpc-ndsu-5B2</i> ,		Gonzalez-Hernandez i in., 2004
<i>QGpc-ndsu-5B3</i> ,		Gonzalez-Hernandez i in., 2004
<i>OTL-2AS</i> ,		Gonzalez-Hernandez i in., 2004
<i>OTL-6AS</i> ,		Khan i in., 2000, Olmos i in., 2003, Blanco i in., 2006
<i>OTL-7BL</i>		Olmos i in., 2003, Blanco i in., 2006
		Blanco i in., 2006, Uauy i in., 2006
Wysoka zawartość mikroelementów — High content of microelements:		
<i>Gpc-B1</i>	<i>T. dicoccoides</i> Schweinf.	Zn Cakmak i in., 2004, Uauy i in., 2006, Distelfeld i in., 2007
<i>Gpc-B1</i>		Fe Uauy i in., 2006, Distelfeld i in., 2007
<i>Gpc-B1</i>		Mn Cakmak i in., 2004, Distelfeld i in., 2007

PODSUMOWANIE

Z dokonanego przeglądu literatury wynika, że 15 gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych rodzaju *Triticum* L. było donorami 87 genów. Spowodowały one ulepszenie cech w odmianach pszenicy *T. aestivum* L., głównie odporności na patogeny zbożowe. Gatunkami tymi okazały się: *T. monococcum* L., *T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Tum, *T. tauschii* (Coss.) Schmal., *T. speltoides* Taush., *T. carthlicum* Nevski, *T. dicoccoides* Schweinf., *T. turgidum* L., *T. macha* Dek., *T. ventricosa* Taush., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. durum* Desf., *T. timopheevii* Zhuk, *T. comosa* Sibth et Sm., *T. spelta* L.

Oprócz wymienionych introgresji genów pojedynczych podjęto działania nad introgresją *loci* cech ilościowych (QTL) warunkujących złożone cechy u pszenicy. Huang i in. (2003) uzyskali introgresje QTL dla plonu ziarna i jego komponentów (liczba kłosów na pow. 1 m², masa 1000 ziaren) oraz wysokości roślin, do odmiany niemieckiej Prinz z tetraploidalnych gatunków *T. turgidum* L. i *T. tauschii* (Coss) Schmal. W 52 liniach introgresywnych z *T. tauschii* (Coss) Schmal. uzyskano polepszenie cech jak wysokość roślin, termin kwitnienia, długość kłosa, liczba kłosów, płodność kłosa i masa ziarna z kłosa (Pestsova i in., 2006). Zidentyfikowano 17 *loci* QTL dla tych cech. Gatunek *T. tauschii* (Coss) Schmal. wykorzystano do zwiększenia plonu ziarna w niskoplonujących odmianach pszenicy heksaploidalnej uprawianych w rejonach deficytu wody i wysokiej temperatury w południowej Australii i północno-wschodnich Meksyku (Gororo i in.,

2002). Efekt ten uzyskano na skutek zwiększenia wielkości ziarna, jego wypełnienia, a tym samym i masy ziarna w krzyżowaniach z tym gatunkiem (Gororo i in., 2002).

Literatura wskazuje, że wraz z rozwojem technik uzyskiwania i identyfikowania mieszańców międzygatunkowych i międzyrodzajowych oraz mapowania genów poszerza się zasięg zainteresowania szerszą grupą gatunków dzikich. Do znacznego postępu prac przyczyniło się rozwiązywanie 3 problemów. Pierwszym i największym problemem były biologiczne bariery krzyżowalności gatunków odległych taksonomicznie, które stanowiły największą przeszkodę w transferowaniu obcych genów do odmian pszenicy zwyczajnej. Kolejnym problemem było utrzymywanie się przez wiele generacji rozmnażania wielu niekorzystnych cech, jak tzw. „dzikość pokroju / fenotypu” oddziedziczonych po gatunkach dzikich. Kolejnym i trzecim problemem była niestabilność mitotyczna i meiotyczna mieszańców oraz ustawnicza rozszczepialność cech. Wprowadzana jest coraz częściej w hodowli mieszańców dihaploidyzacja przyspieszająca homozygotyzację cech i umożliwiająca szybką selekcję cech korzystnych w liniach DH oraz stabilność chromosomową.

LITERATURA

- Ahmad M., Arain M. A., Siddiqui K. A. 1997. Screening of *Aegilops*, *Triticum* and *Hordeum* species for grain weight, protein and lysine content. *Wheat Inf. Serv.* 85: 7 — 13.
- Allan R. E. 1997. Registration of 10 pairs of alloplasmic and euplasmic Stephens wheat germplasms . *Crop Sci.* 37 (3): 1033 — 1034.
- Asins M. J., Carbonell E. A. 1986. A comparative study on variability and philology of *Triticum* species. 2. Interspecific relationship. *Theor. Appl. Genet.* 72: 559 — 568.
- Autrique E., Singh R. P., Tanksley S. D., Sorrells M. E. 1995. Molecular markers for four leaf rust resistance genes introgressed into wheat from wild species. *Genome* 38: 75 — 83.
- Bariana H. S., McIntosh R. A. 1993. Cytogenetic studies in wheat. XV. Location of rust resistance genes in VPMI and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. *Genome* 36: 476 — 482.
- Barkworth M. E. 1992. Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective. *Hereditas* 11 6:1 — 14.
- Bhalla P. L., Ottenhof H. H., Singh M. B. 2006. Wheat transformation — an update of recent progress. *Euphytica* 149: 353 — 366.
- Blanco A., Simeone R., Gadaleta A. 2006. Detection of QTLs for grain protein content in durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* 112: 1195 — 1204.
- 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.
- Branlard G., Autran J. C., Monneveux P. 1989. High molecular weight glutenin subunits in durum wheat (*Triticum durum*). *Theor. Appl. Genet.* 78: 353 — 358.
- Brites C., Carrillo J. M. 2001. Influence of high molecular weight (HMW) and low molecular weight (LMW) glutenin subunits controlled by Glu-1 and Glu-3 loci on durum wheat quality. *Cereal. Chem.* 78 (1): 59 — 63.
- Brown-Guedira G., Cox T. S., Gill B. S., Sears R. G. 1999. Registration of KS96WGRC35 and KS96WGRC36 leaf rust-resistant hard red winter wheat germplasms. *Crop Sci.* 39: 595.

- Brown-Guedira G., Singh S., Fritz A. K. 2003. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *Armeniacum*. *Phytopathology* 93: 784 — 789.
- Caballero L., Martin L. M., Alvarez J. B. 2001. Allelic variation of the HMW glutenin subunits in Spanish accessions of spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L. em. Thell). *Theor. Appl. Genet.* 103: 124 — 128.
- Cakmak I., Torun A., Millet E., Feldman M., Fahima T., Korol A. B., Nevo E., Braun H. J., Ozkan H. 2004. *Triticum dicoccoides*: an important genetic resources for increasing zinc and iron concentration in modern cultivated wheat. *Soil Sci. Plant Nutr.* 50: 1047 — 1054.
- Chantret N., Sourdille P., Roder M., Tavaud M., Bernard M., Doussinault G. 2000. Location and mapping of the powdery mildew resistance gene *MIRE* and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 100: 1217 — 1224.
- Chicaiza O., Khan I. A., Zhang X., Brevis J. C., Jackson L., Chen X., Dubcovsky J. 2006. Registration of five wheat isogenic lines for leaf rust and stripe rust resistance genes. *Crop Sci.* 46: 485 — 487.
- Chen X. M., Moore M., Milus E. A., Long D., Marshall D., Line R. F., Jackson L. 2002. Wheat rust epidemics and races of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in the United States in 2000. *Plant Dis.* 86: 39 — 46.
- 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 (3): 225 — 228.
- Chen X., Faris J. D., Hu J., Stack R. W., Adhikari T., Elias E. M., Kianian S. F., Cai X. 2007. Saturation and comparative mapping of a major *Fusarium* head blight resistance QTL in tetraploid wheat. *Mol. Breeding* 19: 113 — 124.
- Ciaffi M., Lee Y. K., Tamas L., Gupta R., Skerritt J., Appels R. 1999. The low- molecular-weight glutenin subunit proteins of primitive wheats. III. The genes from D-genome species. *Theor. Appl. Genet.* 98: 135 — 148.
- Cox T. S., Hatchett J. H. 1994. Hessian fly resistance gene *H26* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Sci.* 34: 958 — 960.
- Cox T. S., Raupp W. J., Gill B. S. 1994 a. Leaf rust resistance genes *Lr41*, *Lr42* and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Sci.* 34: 339 — 343.
- Cox T. S., Sears R. G., Gill B. S., Jellen R. N. 1994 b. Registration of KS91WGRC11, KS92WGRC15 and KS92WGRC23 leaf rust resistant hard red winter wheat germplasms. *Crop Sci.* 34: 546.
- Cox T. S., Hussien T., Sears R. G., Gill B. S. 1997. Registration of KS92WGRC16 winter wheat germplasm resistant to leaf rust. *Crop Sci.* 37: 634.
- De Vita P., Riefolo C., Codianni P., Cattivelli L., Fares C. 2006. Agronomic and qualitative traits of *T. turgidum* ssp. *dicoccum* genotypes cultivated in Italy. *Euphytica* 150: 195 — 205.
- Dessalegn T., Van Deventer C. S., Labuschagne M. T., Maartens H. 2003. B-LMW glutenin and y-gliadin of Ethiopian durum wheat genotypes and their association with some quality traits. *Cereal Res. Comm.* Vol. 31, 3—4: 453 — 457.
- Distelfeld A., Uauy C., Olmos S., Schlatter A.R., Dubcovsky J., Fahima T. 2004. Microcolinearity between a 2-cM region encompassing the grain protein content locus *Gpc-B1* on wheat chromosome 6B and a 350 — kb region on rice chromosome 2. *Funct. Integr. Genomics* 4: 59 — 66.
- Distelfeld A., Uauy C., Fahima T., Dubcovsky J. 2006. Physical map of the wheat high-protein content gene *Gpc-B1* and development of a high-throughput molecular marker. *New Phytol.* 169: 753 — 763.
- Distelfeld A., Cakmak I., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A. M., Budak H., Saranga Y., Fahima T. 2007. Multiple QTL-effects of wheat *Gpc-B1* locus on grain protein and micronutrient concentrations. *Physiol. Plant* 129: 635 — 643.
- Dvorak J. 1980. Homoeology between *Agropyron elongatum* chromosomes and *Triticum aestivum* chromosomes. *Can. J. Genet. Cytol.* 22: 237 — 259.

- Dvorak J., Knott D. R. 1990. Location of a *Triticum speltoides* chromosome segment conferring resistance to leaf rust in *Triticum aestivum*. *Genome* 33: 892 — 897.
- Dweikat I., Zhang W., Ohm H. 2002. Development of STS markers linked to Hessian fly resistance gene *H6* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 105: 766 — 770.
- Dubcovsky J., Echaide M., Antonelli E. F., Lukaszewski A. L. 1998. Molecular characterization of two *Triticum speltoides* interstitial translocations carrying leaf rust and green bug resistance genes. *Crop Sci.* 38: 1655 — 1660.
- Dyck P.L. 1992. Transfer of gene for stem rust resistance from *Triticum araraticum* to hexaploid wheat. *Genome* 35: 788 — 792.
- Dyck P. L., Kerber E. R. 1970. Inheritance in hexaploid wheat of adult-plant leaf rust resistance derived from *Aegilops squarrosa*. *Can. J. Genetics Cytol.* 12: 175 — 180.
- Ekiz H., Kiral A. S., Akcin A., Simsek L. 1998. Cytoplasmic effects on quality traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 100: 189 — 196.
- Elia M., Moralejo M., Rodriguez-Quijano M., Molina-Cano J. L. 2004. Spanish spelt: a separate gene pool within the spelt germplasm. *Plant Breed.* 123, 3: 297 — 299.
- Frederiksen S., Seberg O. 1992. Phylogenetic analysis of the *Triticeae* (*Poaceae*). *Hereditas* 116: 15 — 19.
- Friebe B., Mukai Y., Dhaliwal H. S., Martin T. J. Gill B. S. 1991. Identification of alien chromatin specifying resistance to wheat streak mosaic virus and greenbug in wheat germplasm by C-banding and in situ hybridization. *Theor. Appl. Genetic.* 81: 381 — 389.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W. J., McIntosh R. A., Gill B. S. 1996. Characterization of wheat- alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica* 91: 59 — 87.
- Friesen T. L., Xu S. S., Harris M. O. 2008. Stem rust, tan spot, stagonospora nodorum blotch, and hessian fly resistance in Langdon durum — *Aegilops tauschii* synthetic hexaploid wheat lines *Crop Sci.* 48: 1062 — 1070.
- Gerechter-Amitai Z. K., Silfhout C. H., Grama A., Kleitman F. 1989. *Yr15* a new gene for resistance to *Puccinia striiformis* in *Triticum dicoccoides* se. G-25. *Euphytica* 43: 187 — 190.
- Gianibelli M. C., Lagudah E. S., Wrigley C. W., MacRitchie F. 2002. Biochemical and genetic characterization of a monomeric storage protein (T1) with an unusually high molecular weight in *Triticum tauschii*. *Theor. Appl. Genet.* 104 (2-3): 497 — 504.
- Gill B. S., Dhaliwal H. S., Multani D. S., Singh P. J. 1989. Evaluation and utilization of wild germplasm of wheat. Review of advances in plant biotechnology 1985–1988: 2nd International Symposium on Genetic Manipulation in Crops. Mexico, D. F. and Manila, Philippines: CIMMYT and IRRI (Eds. Mujeeb-Kazi A., Sitch L. A. 1989), CIMMYT: 165 — 177.
- Gill B. S., Hatchett J. H., Raupp W. J. 1987. Chromosomal mapping of Hessian fly-resistance gene *H13* in the D genome of wheat. *J. Heredity* 78: 97 — 100.
- Gill B. S., Raupp W. J., Browder L. E., Cox T. S., Sears R. G. 1991. Registration of KS89WGRC7 leaf rust-resistance hard red winter wheat germplasm. *Crop Sci.* 31: 246.
- Gonzalez-Hernandez J. L., Elias E. M., Kianian S. F. 2004. Mapping genes for grain protection concentration and grain yield on chromosome 5B of *Triticum turgidum* (L.) var. *dicoccoides*. *Euphytica* 139: 217 — 225.
- Gororo N. N., Eagles H. A., Eastwood R. F., Nicolas M. E., Flood R. G. 2002. Use of *Triticum tauschii* to improve yield of wheat in low-yielding environments. *Euphytica* 123: 241 — 254.
- Grama A., Gerechter-Amitai Z. K. 1974. Inheritance of resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis*) in crosses between wild emmer (*Triticum dicoccoides*) and cultivated tetraploid and hexaploid wheat. II. *Triticum aestivum*. *Euphytica* 23: 393 — 398.
- Grądziewska A. 2006. The genus *Dasypyrum* — part 2. *Dasypyrum villosum* — a wild species used in wheat improvement. *Euphytica* 152: 441 — 454.

- Gupta R. B., Shepherd K. W. 1990. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. 2. Genetic control of the subunits in species related to wheat. *Theor. Appl. Genet.* 80: 183 — 187.
- Hajjar R., Hodgkin T. 2007. The use of wild relatives in crop improvement: a survey of development over the last 20 years. *Euphytica* 156: 1 — 13.
- Hartel K. D., Berzonsky W., A., Kianian S. F., Ali S. 2008. Expression of a *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* source of *Fusarium* head blight resistance transferred to synthetic hexaploid wheat. *Plant Breed.* 123, 6: 516 — 519.
- Hayden M. J., Kuchel H., Chalmers K. J. 2004. Sequence tagged microsatellites for the *Xgwm533* locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 100: 1641 — 1647.
- Hatchett J. H., Martin T. J., Livers R. V. 1981. Expression and inheritance of resistance to Hessian fly in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum tauschii* (Coss.) Schal. *Crop Sci.* 21: 731 — 734.
- He X. Y., He Z. H., Morris C. F., Xia X. C. 2009. Cloning and phylogenetic analysis of polyphenol oxidase genes in common wheat and related species. *Genet. Resour. Crop Evol.* 56: 311 — 321.
- Hegde S. G., Valkoun J., Waines J. G. 2002. Genetic diversity in wild and weedy *Aegilops*, *Amblyopyrum*, and *Secale* species — a preliminary survey. *Crop Sci.* 42: 608 — 614.
- Helguera M., Khan I. A., Dubcovsky J. 2000. Development of PCR markers for wheat leaf resistance gene *Lr47*. *Theor. Appl. Genet.* 100: 1137 — 1143.
- Herrera-Foessel S. A., Singh R. P., Huerta-Espino J., Crossa J., Djurle A., Yuen J. 2007. Evaluation of slow rusting resistance components to leaf rust in CIMMYT durum wheats. *Euphytica* 155: 361 — 369.
- Heun M., Friebel B. 1990. Introgression of powdery mildew resistance from rye into wheat. *Phytopathology* 80: 242 — 245.
- Hiebert C. W., Thomas J. B., Somers D. J., McCallum B. D., Fox S. L. 2007. Microsatellite mapping of adult-plant leaf resistance gene *Lr22a* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 115: 877 — 884.
- 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.
- Hovmoller M. S. 2007. Sources of seedling and adult plant resistance to *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in European wheats. *Plant Breeding* 126: 225 — 233.
- Hsam S. L. K., Huang X. Q., Ernst F. 1998. Chromosome location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. Em.Thell.). 5. Alleles at the *Pm1* locus. *Theor. Appl. Genet.* 96: 1129 — 1134.
- Hsam S. L. K., Huang X. Q., Zeller F. J. 2001. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 6. Alleles at the *Pm5* locus. *Theor. Appl. Genet.* 102: 127 — 133.
- Huang L., Gill B. S. 2001. An RGA — like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. *Theor. Appl. Genet.* 103: 1007 — 1013.
- 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.
- Kaur M., Saini R. G., Preet K. 2000. Adult plant leaf rust resistance from 111 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Euphytica* 113: 235 — 243.
- Kerber E. R. 1987. Resistance to leaf rust in hexaploid wheat *Lr32* a third gene derived from *Triticum tauschii*. *Crop Sci.* 27: 204 — 206.
- Kerber E. R., Dyck P. L. 1979. Resistance to stem rust and leaf rust of wheat in *Aegilops squarrosa* and transfer of a gene for stem rust resistance to hexaploid wheat . In: Ramanujam S. (ed.) Proc. 5th Int. Wheat Genet. Sym., Indian Society of Genetics and Plant Breeding , IARI, New Delhi, India: 358 — 364.

- Kerber E. R., Dyck P. L. 1990. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum*. *Genome* 33: 530 — 537.
- Khan I. A., Procurier J. D., Humphreys D. G., Tranquilli G., Schlatter A. R., Marcucci-Poltri S., Frohberg R., Dubcovsky J. 2000. Development of PCR — based markers for a high grain protein content gene from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* transferred to bread wheat. *Crop Sci.* 40: 518 — 524.
- Kimber G., Feldman M. 1987. Wild wheat. An introduction. Special report 353, College of Agriculture, Univ. of Missouri, Columbia, USA.
- Kong L., Ohm H. W., Cambron S. E., Williams C. E. 2005. Molecular mapping determines that Hessian fly resistance gene *H9* is located on chromosome 1A of wheat. *Plant Breed.*, 124, 6: 525 — 531.
- Kumar S., Stack R. W., Friesen T. L., Faris J. D. 2007. Identification of a novel *Fusarium* head blight resistance quantitative trait locus on chromosome 7A in tetraploid wheat. *Phytopathology* 97: 592 — 597.
- Labuschagne M. T., Pretorius Z. A., Grobbelaar B. 2002. The influence of leaf rust resistance genes *Lr29*, *Lr34*, *Lr35* and *Lr37* on breadmaking quality in wheat. *Euphytica* 124: 65 — 70.
- Law C. N. 1976. Genetic control of yellow rust resistance in *T. spelta album*. Ann. Report (Plant Breeding Institute, Cambridge) 1975: 108 — 109.
- Lee Y. K., Bekes F., Gupta R., Apples R., Morrell M. K. 1999 a. The low-molecular-weight glutenin subunit proteins of primitive wheats. I. Variation in A-genome species. *Theor. Appl. Genet.* 98: 119 — 125.
- Lee Y. K., Bekes F., Gras P., Ciaffai M., Morrell M. K., Apples R. 1999 b. The low-molecular-weight glutenin subunit proteins of primitive wheats. IV. Functional properties of products from individual genes. *Theor. Appl. Genet.* 98: 149 — 155.
- Leonova I., Borner A., Budashkina E., Kalinina N., Unger O., Roder M., Salina E. 2004. Identification of microsatellite markers for a leaf rust resistance gene introgressed into common wheat from *Triticum timopheevii*. *Plant Breeding* 123: 93.
- Levy A. A., Feldman M. 1987. Increase in grain protein percentage in high-yielding common wheat breeding lines by genes from wild tetraploid wheat. *Euphytica* 36: 353 — 359.
- Li G. Q., Li Z. F., Yang W. Y., Zhang Y., He Z. H., Xu S. C., Singh R. P., Qu Y. Y., Xia X. C. 2006. Molecular mapping of stripe rust resistance gene *YrCH42* in Chinese wheat cultivar Chuanmai 42 and its allelism with *Yr24* and *Yr26*. *Theor. Appl. Genet.* 112: 1434 — 1440.
- Lillemo M., Simeone M. C., Morris C. F. 2002. Analysis of puroindoline a and b sequences from *Triticum aestivum* cv. "Penawawa" and related diploid taxa. *Euphytica* 126: 321 — 331.
- 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.
- Liu C. Y., Rathjen A. J., Shepherd K. W., Gras P. W., Giles L. C. 1995. Grain quality and field characteristics of D-genome disomic substitution lines in „Langdon” (*Triticum turgidum* var. *durum*). *Plant Breed.* 114: 34 — 39.
- Liu C. Y., Shepherd K. W. 1996. Variation of B subunits of glutenin in durum, wild and less widely cultivated tetraploid wheats. *Plant Breed.* 115: 172 — 178.
- Liu X. M., Fritz A. K., Reese J. C., Wilde G. E., Gill B. S., Chen M. S. 2005 a. *H9*, *H10*, and *H11* compose a cluster of Hessian fly-resistance genes in the distal gene-rich region of wheat chromosome 1AS. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1473 — 1480.
- Liu X. M., Gill B. S., Chen M. S. 2005 b. Hessian fly resistance gene *H13* is mapped to a distal cluster of resistance genes in chromosome 6DS of wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 111: 243 — 249.
- Liu X. M., Brown-Guedira G. L., Hatchett J. H., Owuocche J. O., Chen M. S. 2005 c. Genetic characterization and molecular mapping of a Hessian fly-resistance gene transferred from *T. turgidum* ssp. *dicoccum* to common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 111: 1308 — 1315.
- Luig N. H. 1985. Epidemiology in Australia and New Zealand. Diseases, distribution, epidemiology, and control. (Eds A. P. Roelfs, W. R. Bushnell, Orlando) *Cereal Rusts Vol. II*: 301 — 328.

- Lukaszewski A. J. 1995. Physical distribution of translocation breakpoints in homoeologous recombinants induced by the absence of the *Ph1* gene in wheat and triticale. *Theor. Appl. Genet.* 90: 714 — 719.
- Lukaszewski A. J., Porter D. R., Antonelli E. F., Dubcovsky J. 2000. Registration of UCRBW98-1 and UCRBW98-2 wheat germplasms with leaf rust and greenbug resistance genes. *Crop Sci.* 40: 590.
- Ma Z. Q., Sorrells M. E., Tanksley S. D. 1994. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, and *Pm4* in wheat. *Genome* 37: 871 — 875.
- Ma J., Zhou R., Dong Y., Wang L., Wang X., Jia J. 2001. Molecular mapping and detection of the yellow rust resistance gene *Yr26* in wheat transferred from *Triticum turgidum* L. using microsatellite markers. *Euphytica* 120: 219 — 226.
- Maccaferri M., Mantovani P., Tuberosa R., DeAmbriogio E., Giulani S., Demontis A., Massi A., Sanguineti M. C. 2008. A major QTL for durable leaf rust resistance widely exploited in durum wheat breeding programs maps on the distal region of chromosome arm 7BL. *Theor. Appl. Genet.* 117: 1225 — 1240.
- Macer R. C. F. 1966. The formal monosomic genetic analysis of stripe rust (*Puccinia striiformis*) resistance in wheat. *Proc. 2nd Int. Wheat Genet. Symp. Hereditas Suppl.* 2: 127 — 142.
- Mallard S., Gaudet D., Aldeia A., Abelard C., Besnard A., L., Sourdille P., Dedyryver F. 2005. Genetic analysis of durable resistance to yellow rust in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1401 — 1409.
- Marais G. F., McCallum B., Snyman J. E., Pretorius Z. A., Marais A. S. 2005. Leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr54* and *Yr37* transferred to wheat from *Aegilops kotschy*. *Plant Breeding* 124: 538 — 541.
- Marais G. F., Pretorius Z. A., Wellings C. R., McCallum B., Marais A. S. 2005 b. Leaf rust and stripe rust resistance genes transferred to common wheat from *Triticum dicoccoides*. *Euphytica* 143: 115 — 123.
- Marone D., Del Olmo A. I., Laido G., Sillero J. C., Emeran A. A., Russo M. A., Ferragonio P., Giovanniello V., Mazzucotelli E., De Leonardis A. M., De Vita P., Blanco A., Cattivelli L., Rubiales D., Mastrangelo A. M. 2009. Genetic analysis of durable resistance against leaf rust in durum wheat. *Mol. Breeding* 19: 113 — 124.
- Martin J. N., Carver B. F., Hunger R. M., Cox T. S. 2003. Contributions of leaf rust resistance and awns to agronomic and grain quality performance in winter wheat. *Crop Sci.* 43: 1712 — 1717.
- Massa A. N., Beecher B., Morris C. F. 2007. Polyphenol oxidase (PPO) in wheat and wild relatives: molecular evidence for a multigene family. *Theor. Appl. Genet.* 114: 1239 — 1247.
- McFadden E. S. 1930. A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat. *Agronomy Journal* 22: 1020 — 1034.
- McIntosh R. A. 1981. Catalogue of gene symbols for wheat. *Wheat Newsletter* 27: 10 — 11.
- McIntosh R. A. 1983. Genetic and cytogenetic studies involving *Lr18* resistance to *Puccinia recondita*. In: S. Sakamoto (ed.). *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.*, Kyoto, Japan: 777 — 783.
- McIntosh R. A. 1988 a. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Koebner R., Miller T.E. (Eds.) *Proc. 7th Int. Wheat Genet. Symp. Inst. Of Plant Sci. Res.*, Cambridge, UK: 1225 — 1324.
- McIntosh R. A. 1988 b. The role of specific genes in breeding for durable stem rust resistance in wheat and triticale. *Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat* (Eds. Hettel G., Simmonds N. W., Rajaram S., CIMMYT — Mexico): 1 — 9.
- McIntosh R. A., Dyck P. L., The T. T., Cusick J. E., Milne D. L. 1984. Cytogenetical studies of wheat. XIII. *Sr35*- a third gene from *Triticum monococcum* for resistance to *Puccinia graminis tritici*. *Z. Pflanzenzüchtg.* 92: 1 — 14.
- McIntosh R. A., Friebel B., Jiang J., The D., Gill B. S. 1995. Cytogenetical studies in wheat XVI. Chromosome location of a new gene for resistance to leaf rust in a Japanese wheat-rye translocation line. *Euphytica* 82: 141 — 147.
- McIntosh R. A., Friebel B., Jiang J., The D., Gill B. S. 1995 a. Cytogenetical studies in wheat XVI. Chromosome location of a new gene for resistance to leaf rust in a Japanese wheat-rye translocation line. *Euphytica* 82: 141 — 147.

- McIntosh R. A., Gyarfas J. 1971. *Triticum timopheevii* as a source of resistance to wheat stem rust. Z. Pflanzenzüchtg. 66: 240 — 248.
- McIntosh R. A., Miller T. E., Chapman V. 1982. Cytogenetical studies in wheat. XII. *Lr28* for resistance to *Puccinia recondita* and *Sr34* for resistance to *P. graminis tritici*. Z. Pflanzenzüchtg. 92: 1 — 14.
- McIntosh R. A., Wellings C. R., Park R. F. 1995 b. Wheat rusts: an atlas of resistance genes. CSIRO, Australia.
- McNeil M. D., Kota R., Paux E., Dunn D., McLean R., Feuillet C., Li D., Kong X., Lagudah E., Zhang J. C., Jia J. Z., Spielmeyer W., Bellgard M., Appels R. 2008. BAC-derived markers for assaying the stem rust resistance gene, *Sr2* in wheat breeding programs. Mol. Breeding 22: 15 — 24.
- Mesfin A., Frohberg R. C., Khan K., Olson T. C. 2000. Increased grain protein content and its association with agronomic and end-use quality in two hard red spring wheat populations derived from *Triticum turgidum* L. var. *dicoccoides*. Euphytica 116: 237 — 242.
- Miller T. E. 1984. The homoeologous relationships between the chromosomes of rye and wheat. Current status. Can. J. Genet. Cytol. 26: 578 — 589.
- Miranda M. L., Perugini L., Srníć G., Brown-Guedira G., Marshall D., Leath S., Murphy J. P. 2007 b. Genetic mapping of a *Triticum monococcum* — derived powdery mildew resistance gene in common wheat. Crop Sci. 47: 2323 — 2329.
- Mishra A. N., Kaushal K., Yadoav S. R., Shrsekar G., S., Pandey H., N. 2005. The linkage between the stem rust resistance gene *Sr2* and pseudo-black chaff in wheat can be broken. Plant Breeding 124 (5): 520 — 522.
- Mohler V., Zeller F. J., Wenzel G., Hsam S. L. K. 2005. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). 9. Gene *MIZec1* from the *Triticum dicoccoides*-derived wheat line Zeco-1. Euphytica vol. 142, No.1 - 2: 161 — 167.
- Murashige T. 1974. Plant propagation through tissue culture. Ann. Rev. Pl. Physiol. 25: 35 — 166.
- Nocente F., Gazza L., Pasquini M. 2007. Evaluation of leaf rust resistance genes *Lr1*, *Lr9*, *Lr24*, *Lr47* and their introgression into common wheat cultivars by marker-assisted selection. Euphytica 155: 329 — 336.
- Obanni M., Ohm H. W., Foster J. F., Patterson F. L. 1989. Reactions of eleven tetraploid and hexaploid wheat introductions to Hessian fly. Crop Sci. 29: 267 — 269.
- Ohm H. W., Sharma H. C., Patterson F. L., Ratcliffe R. H., Obanni M. 1995. Linkage relationships among genes on wheat chromosome 5A that condition resistance to Hessian fly. Crop Sci. 35, 6: 603 — 1607.
- Olmos S., Distelfeld A., Chicaiza O., Schlatter A. R., Fahima T., Echenique V., Dubcovsky J. 2003. Precise mapping of a locus affecting grain protein content in durum wheat . Theor. Appl. Genet. 107: 1243 — 1251.
- Ostergard H. 1998. European cooperation in the field of scientific and technical research, COST817, population studded of air borne pathogens on cereals as a means of improving strategies for disease control. Annual report 1997. EUR18422 EN: 58 — 230.
- Otto C. D., Kianian S. F., Elias E. M., Stack R.W., Joppa L. R. 2002. Genetic dissection of a major *Fusarium* head blight QTL in tetraploid wheat. Plant. Mol. Biol. 48: 625 — 632.
- Pathan A. K., Park R. F. 2007. Evaluation of seedling and adult plant resistance to stem rust in European wheat cultivars. Euphytica 155: 87 — 105.
- Patterson F. L., Mass F. B., Foster J. E., Ratcliffe R. H., Cambron S., Safanski G., Taylor P. L., Ohm H. W. 1994. Registration of eight Hessian fly resistant common winter wheat germplasm lines (Carol, Erin, Flynn, Iris, Joy, Karen, Lola, and Molly). Crop Sci. 34: 315 — 316.
- Payne P. I., Lawrence G. J. 1983. Catalogue of alleles for the complex gene loci *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. Cereal Res. Comm. 11: 29 — 36.
- Peng J. H., Fahima T., Roder M. S., Huang Q.Y., Dahan A., Li Y. C., Grama A., Nevo E. 2000. High-density molecular map of chromosome region harboring stripe-rust resistance genes *YrH52* and *Yr15* derived from wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. Genetica 109: 199 — 210.

- Pestsova E. G., Borner A., Roder M. S. 2006. Development and QTL assessment of *Triticum aestivum* — *Aegilops tauschii* introgression lines. *Theor. Appl. Genet.* 112: 634 — 647.
- Pilch J., Głowacz E., Kubara-Szpunar Ł. 1993. Usefulness of some interspecific and intergeneric hybrids *T.aestivum* L. in breeding for resistance of hexaploid winter wheat. *Biul. IHAR.* 187: 7 — 12.
- Pilch J., Głowacz E., Kubara-Szpunar Ł., Gajda Z. 1995. Mieszańce oddalone *Triticum aestivum* L. jako źródła odporności na choroby kłosa. *Biul. IHAR* 194: 159 — 167.
- Pilch J., Głowacz E. 1997. Miedzygatunkowe i międzyrodzajowe krzyżowania jako sposób ulepszania cech kłosa i ziarna w hodowli pszenicy heksaploidalnej *Triticum aestivum* L. *Biul. IHAR* 204: 15 — 31.
- Pilch J. 2005 a. Możliwości wykorzystania krzyżowania introgresywnego w hodowli pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Część I. Zastosowanie systemów genetycznych pszenicy *T.aestivum* L. do otrzymania mieszańców pomostowych F₁. *Biul. IHAR* 235: 31 — 41.
- Pilch J. 2005 b. Możliwości wykorzystania krzyżowania introgresywnego w hodowli pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Część II. Efektywność w ulepszaniu cech kłosa i jakości ziarna. *Biul. IHAR* 235: 43 — 55.
- Qi L., Chen P. D., Liu D. J., Gill B.S. 1999. Homoeologous relationships of *Haynaldia villosa* chromosomes with those of *Triticum aestivum* as revealed by RFLP analysis. *Genes Genet. Syst.* 74: 77 — 82.
- Qiu Y. C., Zhou R. H., Kong X.Y., Zhang S. S., Jia J. Z. 2005. Microsatellite mapping of a *Triticum urartum* Tum. derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 111: 1524 — 1531.
- Rabinowich S. V. 1998. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica* 100: 323 — 340.
- Rajaram S., Singh R. P., Torres E. 1988. Current CIMMYT approaches in breeding wheat for rust resistance. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat (Eds. Hettel G., Simmonds N. W., Rajaram S. CIMMYT — Mexico): 101 — 118.
- Ratcliffe R. H., Patterson F. L., Cambron S. E., Ohm H. W. 2002. Resistance in durum wheat sources to Hessian fly (*Diptera: Cecidomyiidae*) populations in eastern USA. *Crop Sci.* 42: 1350 — 1356.
- Raupp W. J., Singh S., Brown-Guedira G. L., Gill B. S. 2001. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr39* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 102: 347 — 352.
- Reader S. M., Miller T. E. 1991. The introduction into bread wheat of a major gene for resistance to powdery mildew from wild emmer wheat. *Euphytica* 53: 57 — 60.
- Rimpau W. 1891. Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Landwirts Jahrb.* 20: 335 — 371.
- Robe P., Doussinault G. 1995. Genetic analysis of powdery mildew resistance of a winter wheat line, RE714, and identification of a new specific-resistance gene. *Plant Breeding* 114: 387 — 391.
- Robert O., Dedryver F., Leconte M., Rolland B., De Vellavieille-Pope C. 2000. Combination of resistance tests and molecular tests to postulate the yellow rust resistance gene *Yr17* in bread wheat lines. *Plant Breed.* 119, 6: 467 — 472.
- Roelfs A. P. 1988. Resistance to leaf and stem rusts in wheat. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat (Eds. Hettel G., Simmonds N.W., Rajaram S. CIMMYT — Mexico): 10 — 22.
- Roelfs P., Singh R. P., Saari E. E. 1992. Rust Diseases of Wheat. Concepts and methods of disease Management. (Ed. G. P. Hettel, CIMMYT Mexico): 7 — 14.
- Rong J. K., Millet E., Manisterski J., Feldman M. 2000. A new powdery mildew resistance gene: Introgression from emmer into common wheat and RFLP-based mapping. *Euphytica* 115: 121 — 126.
- Rowell J. B. 1982. Control of wheat stem rust by low receptivity to infection conditioned by a single dominant gene. *Phytopathology* 72: 297 — 299.
- Valkoun J. J. 2001. Wheat pre-breeding using wild progenitors . *Euphytica* 119: 17 — 23.
- Vallega V., Mello-Sampayo T. 1987. Variation of high-molecular weight glutenin subunits amongst cultivars of *T. turgidum* L. from Portugal. *Euphytica* 3: 755 — 762.

- Wan Y., Wang D., Shewry P. R., Halford N. G. 2002. Isolation and characterization of five novel high molecular weight subunit of glutenin genes from *Triticum timopheevii* and *Aegilops cylindrica*. *Theor. Appl. Genet.* 104: 828 — 839.
- Wang Ch., Zhang Y., Han D., Kang Z., Li G., Cao A., Chen P. 2008. SSR and STS markers for wheat stripe rust resistance gene *Yr26*. *Euphytica* 159: 359 — 366.
- Sasanuma T., Chabane K., Endo T. R., Valkoun J. 2002. Genetic diversity of wheat wild relatives in the Near East detected by AFLP. *Euphytica* 127: 81 — 93.
- Shewry P. R., Tatham A. S., Fido R., Jones H., Barcelo P., Lazzeri P. A. 2001. Improving the end use properties of wheat by manipulating the grain protein composition. *Euphytica* 119: 45 — 48.
- Shi A. N., Leath S., Murphy J. P. 1998. A major gene for powdery mildew resistance transferred to common wheat from wild einkorn wheat. *Phytopathology* 88: 144 — 147.
- Singh R. P., Huerta-Espino J. 2003 a. Effect of leaf rust resistance gene *Lr34* on components of slow rusting at seven growth stages in wheat. *Euphytica* 129: 371 — 376.
- Sing S., Franks C. D., Huang L., Brown-Guedira G. L., Marshall D. S., Gill B. S., Fritz A. 2003 b. *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.
- Stack R. W., Elias E. M., Mitchell F. J., Miller J. D., Joppa L. R. 2002. *Fusarium* head blight reaction of Langdon durum-*Triticum dicoccoides* chromosome substitution lines. *Crop Sci.* 42: 637 — 642.
- Stack R. W., Frohberg R. C., Hansen J. M., Mergoum M. 2003. Transfer and expression of resistance to *Fusarium* head blight from wild emmer chromosome 3A to bread wheat. *Proc. of National Fusarium Head Blight Forum*, USA, (Eds. Canty S. C., Lewis J., Ward R. W.), Wheat and Barley Scab Initiative: 232.
- Steed A., Chandler E., Thomsett M., Gosman N., Faure S., Nicholson P. 2005. Identification of type I resistance to fusarium head blight controlled by a major gene located on chromosome 4A of *Triticum macha*. *Theor. Appl. Genet.* 111: 521 — 529.
- Stubbs R. W. 1985. Strip rust. The cereal rusts vol. II: Diseases, distribution, epidemiology, and control (Eds. Roelfs A. P., Bushnell W. R.): 61 — 101.
- Sun G. L., Fahima T., Korol A. B., Turpeinen T., Grama A., Ronin Y. I., Nevo E. 1997. Identification of molecular markers linked to the *Yr15* stripe rust resistance gene of wheat originated in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. *Theor. Appl. Genet.* 95: 622 — 628.
- Sun Q., Wei Y., Ni Z., Xie C., Yang T. 2002. Microsatellite marker for yellow rust resistance gene *Yr5* in wheat introgressed from spelt wheat. *Plant Breed.* 121, 6: 539 — 541.
- Sybenga J. 1983. Rye chromosomes nomenclature and homoeology relationships. Workshop report. *Z. Pflanzenzüchtg.* 90: 297 — 304.
- Szunics L., Szunics L., Vida G., Bedo Z., Svec M. 2001. Dynamics of changes in the races and virulence of wheat powdery mildew in Hungary between 1971 and 1999. *Euphytica* 119: 143 — 147.
- Tao W., Liu D., Liu J., Feng Y., Chen P. 2000. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat by RFLP analysis. *Theor. Appl. Genet.* 100: 564 — 568.
- The T. T. 1973. Chromosome location of genes conditioning stem rust resistance transferred from diploid to hexaploid wheat. *Nature New Biology* 241: 256 — 262.
- Uauy C., Brevis J. C., Chen X., Khan I., Jackson L., Chicaiza O., Distelfeld A., Fahima T., Dubcovsky J. 2005. High temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene *Yr36* from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* is closely linked to the grain protein content locus *Gpc-B1*. *Theor. Appl. Genet.* 122: 97 — 105.
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. 2006. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science* 314: 1298 — 1301.

- Wang T., Xiu S. S., Harris M. O., Hu J., Liu L., Cai X. 2006. Genetic characterization and molecular mapping of Hessian fly resistance genes derived from *Aegilops tauschii* in synthetic wheat. *Theor. Appl. Genet.* 113: 611 — 618.
- Wells D. G., Kota R. S., Sandhu H. S., Gardner W. A. S., Finney K. F. 1982. Registration of one disomic substitution line and five translocation lines of winter wheat germplasm resistant to wheat strain mosaic virus. *Crop Sci.* 22: 1277 — 1278.
- Williams C. E., Collier N., Sardesai C. C., Ohm H. W, Cambron S. E. 2003. Phenotypic assessment and mapped markers for *H31*, a new wheat gene conferring resistance to Hessian fly (*Diptera: Cecidomyiidae*). *Theor. Appl. Genet.* 107: 1516 — 1523.
- Wilson A. S. 1876. On wheat and rye hybrids. *Trans. Proc. Bot. Soc., Edinburgh*, 12: 286 — 288.
- Xie Ch., 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.
- Xie Ch., Sun Q., Ni Z., Yang T., Nevo E., Fahima T. 2004. Identification of resistance gene analogue markers closely linked to wheat powdery mildew resistance gene *Pm31*. *Plant Breeding* 123: 198 — 200.
- Xie W. L. 2006. Identification and molecular mapping of powdery mildew resistance genes derived from wild relatives of wheat . Ph D. Thesis, Univ. of Haifa , Israel.
- Xu H., Yao G., Xiong L., Yang L., Jiang Y., Fu B., Zhao W., Zhang Z., Zhang C., Ma Z. 2008. Identification and mapping of *pm2026*: a recessive powdery mildew resistance gene in an einkorn (*Triticum monococcum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 117: 471 — 477.
- Xu S. S., Khan K., Klindworth D. L., Faris J. D., Nygard G. 2004. Chromosomal location of genes for novel glutenin subunits and gliadins in wild emmer wheat (*Triticum turgidum* L. var. *dicoccoides*). *Theor. Appl. Genet.* 108: 1221 — 1228.
- Xueli A., Qiaoyun L., Yueming Y., Yinghua X., Hsam S. L. K., Zeller F. J. 2005. Genetic diversity of European spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L. em. Thell) revealed by glutenin subunit variations at the *Glu-1* and *Glu-3* loci. *Euphytica* 146: 193 — 201.
- Yao G., Zhang J., Yang L., Xu H., Jiang Y., Xiong L., Zhang C., Zhang Z., Ma Z., Sorrells M. E. 2007. Genetic mapping of two powdery mildew resistance genes in einkorn (*Triticum monococcum* L.) accessions. *Theor. Appl. Genet* 114: 351 — 358.
- Yan G. P., Chen X. M., Line R. F., Wellings C. R. 2003. Resistance gene-analog polymorphism markers co-segregating with the *Yr5* gene for resistance to wheat stripe rust. *Theor. Appl. Genet.* 106: 636 — 643.
- Yi Y. J., Liu H. Y., Huang X. Q., An L. Z., Wang F., Wang X. L. 2007. Development of molecular markers linked to the wheat powdery mildew resistance gene *Pm4b* and marker validation for molecular breeding. *Plant Breeding* 127 (2): 116 — 120.
- Zhang W., Qu L. J., Gu H., Gao W., Liu M. 2002. Studies on the origin and evolution of tetraploid wheats based on the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA. *Theor. Appl. Genet.* 104: 1099 — 1106.
- Zhang H. Q., Fan X., Sha L. N., Zhang C., Yang R. W., Zhou Y. H. 2008. Phylogeny of *Hystrix* and related genera (*Poaceae: Triticeae*) based on nuclear rDNA ITS sequences. *Plant Biology* 10, 5: 635 — 642.
- Zhu Z. D., Zhou R. G., Kong X.Y., Dong Y. C. Jia J. Z. 2005. Microsatellite markers linked to powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. *Genome* 48: 585 — 590.