

JÓZEF PILCH

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż, Kraków

Efektywność introgresji genów *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin w zwiększaniu wartości wypiekowej ziarna zbóż — przegląd literatury

Effectiveness of HMW — glutenin gene *Glu-1* introgressions in bread-making quality improvement of cereals — a review

Wysokocząsteczkowe gluteniny kodowane przez kompleksowe loci *Glu-1* są obiektem zainteresowania w hodowli odmian jakościowych pszenicy ze względu na (1) związek z jakością ziarna (2) i możliwością introgresji. Praca stanowi przegląd literatury dotyczącej zarówno możliwości introgresji w zbożach, jak i efektów uzyskanych dotychczas w zakresie zwiększania wartości technologicznej ziarna poprzez introgresje alleli *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin. Wykazano, iż wśród roślin zbożowych, introgresje genów *Glu-1* uzyskano dotychczas w heksaploidalnej pszenicy *T. aestivum* L., diploidalnym życie (*S. cereale* L.), heksaploidalnym pszenżycie (x *Triticosecale* Witt.) i heksaploidalnym tritordeum. W introgresjach tych gatunki pszenicy (*AA*) diploidalnej *T. monococcum* L., *T. boeoticum* L. i (*AA BB*) tetraploidalnej jak *T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schubl., *T. turgidum* L., *T. dicoccoides* Schweinf. oraz diploidalne gatunki kozięńców (*D^s D^s*) *Ae. squarrosa* L., (*UU*) *Ae. umbellulata* Zhuk., (*MM*) *Ae. comosa* Sibth. et Sm., (*CC*) *Ae. markgrafii* L. były źródłami nowych homeologicznych genów *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin i efektywnie wykorzystywanymi dla podwyższenia jakości ziarna u roślin zbożowych. Geny te wprowadzono do odmian za pomocą międzygatunkowych i międzyrodzajowych generatywnych krzyżowań zwiększających homologiczną koniugację chromosomów a także za pomocą manipulacji chromosomowych, z których translokacje okazały się najefektywniejszym sposobem wprowadzania obcej chromatyny. Introgresje genów *Glu-1* wpływały jedynie na podwyższenie wskaźników technologicznych w sposób indywidualny jednak ich ekspresja technologiczna często była modyfikowana przez supresyjne loci systemu regulacyjnego, głównie genomu pszenicy.

Słowa kluczowe: introgresje, loci *Glu-1*, wartość wypiekowa, wysokocząsteczkowe gluteniny

The high molecular weight glutenins encoded by the complex loci *Glu-1* are the object of interest in breeding of quality varieties in wheat due to their associations with bread-making quality and the possibilities of introgressions. This paper presents the review on both the possibilities of introgressions and the effects obtained so far in improvements of bread making quality by the introgressions of high molecular weight glutenins in cereals. The review showed, that in the cereals the gene *Glu-1* introgressions were realized in hexaploid wheat *T. aestivum* L., diploid rye (*S. cereale* L.), secondary hexaploid triticale (X *Triticosecale* Witt.) and hexaploid *tritordeum*. Some species of diploid wheat

(*AA*) *T. monococcum* L., *T. boeoticum* L., and tetraploid (*AA BB*) *T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schubl., *T. turgidum* L., *T. dicoccoides* Schweinf. and diploid species of the genus *Aegilops* L., *Ae. squarrosa* L. (*D^s D^s*), *Ae. umbellulata* Zhuk. (*UU*), *Ae. comosa* Sibth. et Sm. (*MM*), *Ae. markgrafii* L. (*CC*) represented the sources of novel HMW-GS genes and were effectively used in bread making quality improvements in cereals. These genes were introduced effectively into wheat cultivars with the use of interspecific and intergeneric generative hybridization with promoted homoeologous chromosome pairing and by the chromosome manipulation that lead to translocations which proved to be the most effective approach. They improved the individual technological parameters but their expressions were modified by the suppression loci of the regulatory systems, mostly of the wheat genome.

Key words: bread making quality, HMW-glutenins, introgressions, loci *Glu-1*

WSTĘP

W hodowli odmian pszenicy *T. aestivum* L. o wysokiej jakości ziarna zwrócono uwagę na rolę wysokocząsteczkowej frakcji glutenin stanowiących białka zapasowe endospermu. Ich genetyczne uwarunkowanie obejmuje 20 alleli z trzech kompleksowych loci *Glu-1* położonych na długich ramionach chromosomów 1 grupy homeologicznej *1AL*, *1BL* i *1DL* (Payne i Lawrence, 1983). W locus *Glu-A1* występują 3 allele (*a-c*), w locus *Glu-B1* — 11 alleli (*a-k*) i w locus *Glu-D1* — 6 alleli (*a-f*). Tworzą one setki kombinacji rozmieszczonych w odmianach pszenicy zwyczajnej, które mają różny wpływ na wartość wypiekową tych odmian (Payne i in., 1981, 1983; Marchyło i in., 1992; Branlard i Dardevet, 1995; Nakamura, 2000 a, b, 2001; Wieser i Zimmermann, 2000; Branlard i in., 2001; Shevry i in., 2001; Gianibelli i in., 2002 a, b). Wynika on z dwóch niezależnych czynników, tj. z różnicy w liczbie allelicznych podjednostek 3, 4 lub 5 oraz z efektów jakościowych tych podjednostek. Przykładem może być para podjednostek 1Dx5 + 1Dy10, która związana jest z lepszą wartością wypiekową aniżeli pary 1Dx2 + 1Dy12, 1Dx3 + 1Dy12 i 1Dx4 + 1Dy12 (Payne i in., 1987). W odmianach włoskich podjednostki 1Dx5 + 1Dy10 wykazały istotny związek z elastycznością glutenu i właściwościami ciasta (Redaelli i in., 1997). Także w odmianach amerykańskich pszenicy para ta miała największy wpływ na właściwości miesienia ciasta (Dong i in., 1991). Z kolei większość odmian kanadyjskich o wysokiej jakości posiadała tę parę podjednostek (Bushuk, 1998). W grupie 11 odmian niemieckich o wysokiej jakości, 9 odmian wykazało obecność podjednostek 1Dx5 + 1Dy10 (wg Listy Odmianowej, 1999). Kombinacja tych podjednostek była skorelowana z wysokimi wskaźnikami technologicznymi ziarna w odmianach wyhodowanych w Niemczech (Wieser i Zimmermann, 2000), Wielkiej Brytanii (Payne i in., 1987), Norwegii (Uhlen, 1990), Syrii (MirAli i in., 1999) i USA (Dong i in., 1991).

Katalog genów MacIntosha (McIntosh i in., 2003) dotychczas zidentyfikowanych alleli u gatunków diploidalnych pszenicy (*AA*), tetraploidalnych (*AA BB*) i heksaploidalnych (*AA BB DD*) wykazuje, że w loci *Glu-1* występują 143 allele, tj. 22 allele w locus *Glu-A1*, 56 alleli w *Glu-B1* i 65 alleli w locus *Glu-D1*. Dowodzi to, iż w gatunkach spokrewnionych pszenicy obecnych jest 123 nowych alleli, które nie występują w odmianach pszenicy *T. aestivum* L. (McIntosh i in., 2003). Stanowią one bogate źródło nowej zmienności glutenin dla hodowli jakościowej pszenicy zwyczajnej.

Zatem, identyfikowanie tzw. "jakościowych podjednostek" zarówno w odmianach pszenicy zwyczajnej *T. aestivum* L., jak i wśród gatunków spokrewnionych rodziny *Poaceae* powinno prowadzić do utworzenia banku genów z korzystnymi podjednostkami wysokocząsteczkowych glutenin dla introgresji do *T. aestivum* L. w celu podwyższenia jakości technologicznej nowych odmian. W szczególności, że istnieje niewielka wiedza dotycząca wartości technologicznej podjednostek allelicznych loci *Glu-1* w gatunkach obcych. W jęczmieniu, D-hordeiny kodowane są przez locus *Hor 3* na chromosomie 5, który wykazuje homeologiczne strukturalne podobieństwo do podjednostek z pszenicy (Halford i in., 1992). W życie, locus *Glu-R1* wykazuje podobieństwo do *Glu-1* pod względem specyficzności podjednostek x, y wysokocząsteczkowych glutenin (De Bustos i in., 2001). Z kolei w gatunku *Elytrigia elongata* podjednostki wysokocząsteczkowych glutenin kodowane są przez chromosom *1E* (Dvorak i in., 1986); u *Dasyphyrum villosum* L. przez chromosom *IV* (Blanco i in., 1991, De Pace i in., 2001). W gatunkach kozińców *Aegilops* L. istnieje duża homeologia loci wysokocząsteczkowych glutenin do loci *Glu-1* *T. aestivum* L. (Williams i in., 1993; Pfluger i in., 2001; Rodriguez-Quijano i in., 2001; Wan i in., 2002; Yan i in., 2003).

Zatem gatunki obce, głównie (2x, 4x, 6x) z rodzaju *Triticum* L. i kozińców *Aegilops* L. mogą stanowić wartościowe źródła wysokocząsteczkowych glutenin dla zwiększania wartości wypiekowej odmian pszenicy zwyczajnej poprzez introgresje alleli homeologicznych do *Glu-1* (Flavell i Payne, 1987; Branlard i in., 1989; D'Ovidio i in., 1992 a, b; Ahmad i in., 1997; Ceoloni i in., 1998; Alvarez i in., 2000; Lukaszewski i in., 2000; Mesfin i in., 2000; De Pace i in., 2001; Lafferty i Lelley, 2001; Shevry i in., 2001; Ballesteros i in., 2003 a, b; Pilch i in., 1999; Pilch, 2002, 2005 a, b, 2006 b).

Niniejsza praca stanowi przegląd literatury dotyczącej zarówno możliwości jak też efektów dotychczas uzyskanych w zakresie zwiększania wartości technologicznej ziarna u zbóż poprzez introgresje alleli *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin. Introgresje takie uzyskano w heksaploidalnej pszenicy *T. aestivum* L., diploidalnym życie (*S. cereale* L.), heksaploidalnym pszenżycie (*X Triticosecale* Witt.) i heksaploidalnym *tritordeum*.

INTROGRESJE W HEKSAPLOIDALNEJ PSZENICY *T. AESTIVUM* L.

Introgresje międzyodmianowe

Z przeglądu literatury wynika, że introgresje międzyodmianowe korzystnych alleli *Glu-1* loci wysokocząsteczkowych glutenin lub eliminacje niekorzystnych alleli wykonywano w celu zwiększenia wartości wypiekowej u odmian pszenicy o wysokim plonowaniu, lecz słabej jakości ziarna. Możliwości przenoszenia alleli *Glu-1* za pomocą międzyodmianowej generatywnej hybrydyzacji udokumentowana była w wielu pracach zarówno krajowych jak i zagranicznych. Uzyskane jednak substytucje pojedynczych chromosomów wykazały genetyczną aktywność nie tylko alleli *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin na chromosomach z tymi allelami, ale także wpływ innych chromosomów na wartości wypiekowe ziarna u odmian pszenicy. Mansur i wsp. (1990) dokonali substytucji chromosomów *1A*, *1B*, *1D*, *3A*, *3B*, *7A* i *7B* odmiany Cheyenne o wysokiej jakości ziarna do odmiany Chinese Spring o jakości bardzo słabej. Chromosomy te spowodowały

zwiększenie objętości wypieczonego bochenka chleba u odmiany Chinese Spring. Podobny efekt zwiększenia objętości bochenka uzyskali Krattiger i wsp. (1987) u odmiany Cappelle Desprez po introgresji chromosomów *1A*, *1D*, *4D*, *4A*, *5D*, *6B* i *6D* z odmiany Bezostaya 1. Zemetra i wsp. (1987) badając wzajemne substytucje chromosomów u odmian Cheyenne i Wichita również wykazali efekty jakościowe nie tylko chromosomów grupy 1, ale i innych. Przy tej okazji udowodnili zachodzące interakcje genów występujących na chromosomach 1 grupy homeologicznej z genami różnych chromosomów, które miały wpływ na wskaźniki jakościowe.

Rousset i wsp. (2001) skoncentrowali się wyłącznie na wprowadzeniu chromosomów 1 grupy homeologicznej, tzw. chromosomów gluteninowych *1A*, *1B* i *1D* z odmiany Cheyenne do Chinese Spring, a wraz z nimi loci *Glu-1*. Okazało się, że introgresje alleli z loci *Glu-1* miały różny wpływ u Chinese Spring na poszczególne wskaźniki technologiczne ziarna. Duży wpływ na zwiększenie wskaźnika SDS-sedymentacji i objętość bochenka miały allele *b* i *c* locusa *Glu-A1*. Locus *Glu-B1* nie odgrywał istotnego wpływu na te wskaźniki. Największy efekt na czas miesienia ciasta miał allel *d* w locus *Glu-D1*. Również uzyskane wyniki wykazały istotny wpływ alleli gliadynowych w loci *Gli-1* na wskaźniki technologiczne ziarna.

Poprzez krzyżowania zwrotne Tanaka i wsp. (2003) dokonali introgresji allela *Glu-D1 d* kodującego parę podjednostek 5+10, której przypisuje się największy wpływ na wartość wypiekową, z odmiany o wysokiej wartości wypiekowej do czterech odmian japońskich o niskiej jakości ziarna. W otrzymanych bliskoizogenicznych odmianach wartość wypiekowa uległa wyraźnemu podwyższeniu, w porównaniu do odmian wyjściowych. Jednak, wartość wypiekowa nie osiągnęła poziomu odmiany jakościowej, z której pochodził allel *Glu-D1 d*.

Z kolei Rogers i wsp. (2001) wyeliminowali podjednostki 7 (*Glu-B1a*), 12 (*Glu-D1a*) i 2 (*Glu-D1a*) w odmianie Sicco dla zbadania efektywności delekcji na wskaźniki technologiczne. Nieobecność 7 (*Glu-B1a*) spowodowała obniżenie wskaźnika sedymentacji SDS wraz z siłą glutenu, niewielki wzrost objętości bochenka i ulepszenie jego charakterystyki. Nieobecność podjednostki 12 (*Glu-D1a*) dała znaczną redukcję wskaźnika sedymentacji SDS bez zmian objętości bochenka i jego charakterystyki. Nieobecność zarówno obu podjednostek 2+12 (*Glu-D1a*) jak i jednej podjednostki 2 spowodowała obniżenie wskaźnika sedymentacji SDS, objętość bochenka i pogorszenie jego charakterystyki.

Przytoczone wyniki wykazały, że wartość wypiekowa u odmian pszenicy zwyczajnej uzależniona jest od wielu czynników, w tym (1) od zróżnicowania allelicznego loci *Glu-1*, lecz (2) nie od pojedynczych alleli tych loci oraz (3) od kompleksowej kontroli systemu genetycznego odpowiedzialnego za wartość wypiekową ziarna, w której loci *Glu-1* są jednym z komponentów tego systemu, (4) supresji systemu regulującego aktywność loci *Glu-1* w odmianie.

Allele wysokocząsteczkowych glutenin wprowadzone do obcego genetycznie środowiska (do innej odmiany) mogą w nim redukować swoją technologiczną efektywność. A zatem międzyodmianowe introgresje alleli z loci *Glu-1* nie mogą być wyłącznym

i jedynie skutecznym działaniem w zwiększaniu wartości wypiekowej pomiędzy odmianami.

Wanous i wsp. (2003) zidentyfikowali u Chinese Spring loci, które regulują ekspresję alleli wysokocząsteczkowych glutenin i określili ich położenie na chromosomach. System ten obejmuje aż 15 ramion chromosomów, które mają istotny wpływ na *Glu-B1-1*: 8 ramion o pozytywnym działaniu *1AL, 2AS, 2BL, 2DS, 5DS, 6AL, 6DL, 7AL*; i 7 ramion o negatywnym: *1BS, 1DS, 1DL, 4DL, 6BS, 6DS, 7AS*. Z kolei, 19 ramion chromosomów ma wpływ na *Glu-B1-2*, z których 8 o pozytywnym działaniu *1AL, 2AS, 2BS, 3AL, 4BL, 6DS, 7BL, 7DS* i 11 o negatywnym: *1AS, 1BS, 1DS, 1DL, 2AL, 2BL, 3DS, 4BS, 4DL, 5BL, 6BS*.

Dwadzieścia ramion chromosomów miało wpływ na *Glu-D1-1*, z których 11 ramion o pozytywnym działaniu *1AL, 1BL, 2BS, 2DS, 5BS, 5DS, 6AL, 6DS, 6DL, 7AL, 7BL* i 9 o negatywnym *1AS, 1BS, 1DS, 2BL, 4DL, 5BL, 5DL, 6BL, 7DS*. Dwadzieścia pięć ramion chromosomów miało wpływ na *Glu-D1-2*, z których 17 ramion o pozytywnym działaniu *1BL, 2AS, 2BS, 2DS, 2DL, 3AS, 3AL, 3BS, 5AS, 5BS, 5DL, 6AL, 6DL, 7AL, 7BS, 7BL, 7DL* i 8 o negatywnym: *1DS, 4DL, 5AL, 5BL, 6BS, 6BL, 6DS, 7DS*.

Zeven i Waninge (1986) wskazywali wcześniej w krzyżowaniach odmian Manitou i Neepawa pszenicy zwyczajnej z *Ae. speltooides* Taush. na obecność genów inhibitorów hamujących nawet całkowicie ekspresję alleli *Glu-D1d, Glu-B1c* wysokocząsteczkowych glutenin.

Introgresje z gatunków obcych

Odmiany pszenicy zwyczajnej jako allopoliploidy o dużej liczbie chromosomów tolerują wszelkie zmiany chromosomowe, co umożliwia inżynierię chromosomową i włączanie obcej chromatyny z korzystnymi genami.

T. aestivum L. ma wiele spokrewnionych gatunków w obrębie rodziny *Poaceae* stanowiących bogactwo cech, które mogą być wykorzystane w ulepszeniach. Jednak w krzyżowaniach z nimi koniugowanie homeologicznych chromosomów jest pod dokładną kontrolą supresyjną dominujących genów *Ph* (*Ph1, Ph2*), które zabezpieczają diploidalną koniugację każdego genomu pszenicy. Uniemożliwia to wszelkie introgresje chromosomów z innych gatunków. Niehomologiczne chromosomy rzadko koniugują i rekombinują z chromosomami pszenicy w obecności genów systemu *Ph* (Pilch, 2005 c). Utrudnia to transfer pożądanego dla pszenicy genów z gatunków spokrewnionych. Jednak odpowiednie manipulowanie chromosomami daje możliwość ich wprowadzania z niehomologicznych genomów obcych gatunków (Pilch, 2006 a). Obca chromatyna może być transferowana poprzez (1) wytwarzanie amfiploidów pszenica-gatunek obcy, (2) tworzenie linii pszenicy z substytucjami chromosomów pszenicy z gatunkiem obcym, (3) tworzenie linii pszenicy z translokacjami chromosomów obcego gatunku (Pilch, 2005 a). Występująca w tych przypadkach niestabilność somatyczna i mejoetyczna chromosomów obcych w genie pszenicy z powodu braku koniugacji w obecności genów *Ph* ogranicza ich zastosowanie bezpośrednio w hodowli. Można spowodować ich koniugowanie poprzez wykorzystanie (1) mutacji *ph1* (Sears, 1977), (2) nullisomików *5B*-chromosomów, w których nie ma obu chromosomów *5B*, (3) monosomików *5B*, w których nie ma jednego chromosomu *5B* (Feldman, 1966) i (4) genu inhibitora *Ph^l* (Chen i in., 1994). Dla

hodowców bezpośrednio wykorzystanie tych możliwości w programach jest niezmiernie trudne, szczególnie w przypadkach występowania sprzężeń na obcych chromosomach. Można je zminimalizować indukując translokacje pomiędzy chromosomami pszenicy i homeologicznymi chromosomami obcymi.

Krzyżowanie pszenicy z gatunkami obcymi ułatwia (1) stosowanie kultur embrionów i (2) manipulowanie genetycznymi systemami u *T. aestivum* L., tj. systemem homeologicznej koniugacji — *Ph* i genami krzyżowalności - *Kr* (Pilch, 2005 a, b, c, 2006 a). Wprowadzenie obcej chromatyny połączone jest często z obniżeniem płodności kłosów, a tym samym i z dużym spadkiem plonu ziarna. Jednak poprzez genetyczne działania można przywrócić płodność kłosów do pierwotnego poziomu jak to miało miejsce w przypadku introgresji genu odporności na *Pseudocercospora herpotrichoides* Fron. z chromosomu *7D Ae. ventricosa* Tausch., gdzie Carillo i wsp. (1990) zredukowali wielkość wprowadzonego pierwotnie chromosomu *7D* do małego fragmentu. Autorzy ci zidentyfikowali u pszenicy sprzężenie pomiędzy loci *Glu-1* i plonem ziarna przewidując, że zerwanie tego sprzężenia poprzez eliminację fragmentu chromosomu może ulepszyć plon ziarna. Tak samo postąpili Rogers i wsp. (1997) w przypadku introgresji locusa *Glu-A1 r* z diploidalnego gatunku pszenicy *T. boeoticum* Boiss.

Z krzyżowań międzygatunkowych i międzyrodzajowych pszenicy zwyczajnej uzyskano szereg introgresji obcych genów. Najczęściej były to geny odporności na patogeny zbożowe (Rong i in., 2000; Ma i in., 2001; Aghaee-Sarbarzeh i in., 2002; Dhaliwal i in., 2002 b, Liu i in. 2002, Hsam i in. 2003, Leonova i in. 2004, Cai i in. 2005, Li i in. 2005, Marais i in., 2005; Mohler i in., 2005; Oliver i in., 2005; Schoenenberger i in., 2005; Jakobson i in., 2006; Pestsova i in., 2006). Niewiele introgresji dotyczyło cech kłosa i jakości ziarna (Pilch, 2005 a).

Obszerna literatura wykazała, że wśród gatunków spokrewnionych pszenicy *T. aestivum* L. głównym źródłem jakości ziarna okazały się gatunki tetraploidalnej pszenicy o składzie genomowym *AA BB*. Były to głównie *T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schubl., *T. turgidum* L. i *T. dicoccoides* Schweinf. Dlatego też gatunki te najczęściej wykorzystano w introgresji alleli *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin.

Wartość makaronowa ciasta i przydatność wypiekowa pszenic tetraploidalnych znane są od dawna. Właściwości te są związane z wysokocząsteczkowymi gluteninami kodowanymi przez geny *Glu-A1* i *Glu-B1*, które mają istotny wpływ również na wypiekowość odmian pszenicy zwyczajnej (Payne i in., 1981, 1987). Odmiany jakościowe *T. aestivum* L. mają zwykle od 3 do 5 podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin, w tym dwie lub jedną podjednostkę locusa *Glu-B1* i jedną lub żadną locusa *Glu-A1*. Pomimo, że główną rolę w jakości ziarna u *T. aestivum* L. przypisuje się genomowi *D*, to jednak genomy *A* i *B* mają nie mniejszy istotny wpływ. Uzyskane wyniki dotyczące roli genów *Glu-A1* wykazały, że *Glu-A1b* kodujący podjednostkę 2* związany był z silnym glutenem bardziej niż allel *Glu-A1c* podjednostki null (Payne i in., 1981, 1987). Wyraźne zmniejszenie właściwości reologicznych ciasta obserwowano w genotypach z allelem *Glu-A1c* podjednostki null (Lawrence i in., 1988). Z kolei Johansson i Svensson (1995) stwierdzili, że obca podjednostka 2.1* obecna w szwedzkich odmianach związana była z lepszą wartością wypiekową aniżeli podjednostki 1 (*Glu-A1a*) i 2* (*Glu-A1b*) z *T. aestivum* L.

Można zatem oczekiwać, że introgresja obcych alleli wysokocząsteczkowych glutenin do odmian pszenicy zwyczajnej zwiększy jakość tych odmian.

W liniach introgresywnych pszenicy ozimej *T. aestivum* L. / *T. durum* Desf. v. Mirable, Khapli, Fuensemiduro uzyskano bardzo wysoką (poziom klas E i A) zawartość białka ogółem w ziarnie, wskaźnika sedymentacji Zeleny'ego i liczby opadania (Pilch, i in. 1999; Pilch, 2002). Analiza SDS-PAGE wykazała zmiany w częstotliwości poszczególnych podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin, jak też kompozycji podjednostek i składu ich par kodowanych przez loci *Glu-1* (Pilch, 2006 b). Pod tym względem różniły się one od odmian jakościowych pszenicy zwyczajnej. W pięciu liniach nie zidentyfikowano podjednostek typowych dla alleli loci *Glu-A1*, *Glu-B1* *T. aestivum* L. Pomimo tego linie te miały bardzo wysokie wskaźniki technologiczne ziarna. Sugerowało to, że "modyfikacje alleli" były wynikiem introgresji z odmian tetraploidalnej pszenicy *durum* Mirable, Khapli i Fuensemiduro, które spowodowały korzystne efekty technologiczne. Takie modyfikowanie alleli loci *Glu-1* jest znane w literaturze. W dwóch odmianach *T. aestivum* L. Chinese Spring i Cheyenne, w odmianie Bidi należącej do *T. durum* Desf. oraz w gatunku *T. turgidum* ssp. *dicoccoides*, Anderson i wsp. (1998) zidentyfikowali mutację allelela, a (*Glu-B1*) kodującego podjednostkę 7. Polegała ona na duplikacji odcinka 54-bp lub insercji 185-bp w sekwencji promotora Bx "cereal box". Z kolei w odmianie Cheyenne, Forde i wsp. (1985) zidentyfikowali inny rodzaj mutacji polegający na delecji odcinka 85-bp w sekwencji allelela *b* (*Glu-A1*) kodującego podjednostkę 2*. W znanej z wysokiej jakości odmianie węgierskiej Bankuti-1201. Juhasz i wsp. (2001, 2003) zidentyfikowali mutację allelela *b* (*Glu-A1*) podjednostki 2* obejmującej substytucję seryny na cysteinę (TCT-TGT) w odległości 1181-bp. Również u ryżu *Oryza sativa* L., Qu i wsp. (2003) rozpoznali mutację allelela *glu 4* (*Glu-A1*) podjednostki *a-2*, która dała nowy allel *glu 4a* kodujący nowy łańcuch polipeptydu *p16.50 / a-1*.

Z kolei cztery uzyskane introgresywne linie *T. aestivum* L./*T. durum* Desf. o wysokich wskaźnikach technologicznych ziarna miały nową kombinację podjednostek locusa *Glu-D1* obejmującą 5+12, która powstała w efekcie rozbitcia alleliczności w locus *Glu-D1* *T. aestivum* L. prawdopodobnie pod wpływem chromosomów odmiany Mirable *T. durum* Desf. (Pilch, 2006 b). Taka para nie występuje w odmianach pszenicy zwyczajnej (Payne i in., 1981; Payne i Lawrence, 1983; Pilch, 2006 b).

Literatura wykazała również, że zwiększenie liczby podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin w odmianach pszenicy zwyczajnej wpływa na charakterystykę ciasta (Payne i in., 1984; Rogers i in., 1997). Wykazano, że allel jednej podjednostki miał z reguły gorszy efekt na energię ciasta aniżeli allel dwóch podjednostek. Przykładem może być efekt allelela *Glu-B1 a* kodującego podjednostkę 7, który zawsze miał gorszy efekt od allelela *Glu-B1 b* dwóch podjednostek 7+8, czy allelela *Glu-B1 c* podjednostek 7+9 oraz allelela *Glu-B1 i* podjednostek 17+18 (Payne i in., 1984). Również efekt allelela *Glu-B1 a j* podjednostki 8 był gorszy od allelela *Glu-B1 c* podjednostek 7+9 (Rogers i in., 1991).

Występuje także różna efektywność alleli kodujących pojedyncze podjednostki zarówno w locus *Glu-A1*, jak i loci *Glu-B1*, *Glu-D1*. Rogers i wsp. (1991) wykazali, że efekty jakościowe allelela *Glu-D1 k* podjednostki 2 i *Glu-D1 p* podjednostki 36 były gorsze od allelela *Glu-D1 d* kodującego podjednostki 5+10. W przypadku, gdy allel nie kodował

żadnej podjednostki, był on gorszy od alleli kodujących pojedyncze podjednostki, tak jak w przypadku allelela *Glu-A1 c* i *Glu-A1 a* podjednostki 1 lub allelela *Glu-A1 b* podjednostki 2* (Payne i in., 1984).

Także allele w loci *Glu-B1* i *Glu-D1*, które nie kodują podjednostek miały gorsze efekty od alleli kodujących dwie podjednostki, jak *Glu-B1 a h* bez podjednostki i *Glu-B1* i kodującego 17+18 (Lawrence i in. 1988). Tak samo jest w przypadku allelela *Glu-D1 i* bez podjednostki i allelela *Glu-D1 d* z podjednostkami 5+10 (Payne i in., 1987; Lawrence i in., 1988).

Nie tylko jest ważna liczba podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin w introgresjach jakościowych. Istnieje w literaturze wiele przykładów alleli z taką samą liczbą podjednostek, które jednak w różnym stopniu wpływają na właściwości jakościowe ziarna (Payne i in., 1984). Jak chociażby dobrze udokumentowana dominująca rola pary podjednostek 5+10 allelela *Glu-D1 d* nad parą 2+12 allelela *Glu-D1 a.* Badania z deficycjami lub duplikacjami odcinków chromosomowych, gdzie położone były loci kodujące białka zapasowe endospermu wykazały, że także określony segment chromosomu miał udział w zwiększaniu jakości lub też kierunku zmian tej jakości (Rogers i in., 1990).

W przypadku introgresji obcych chromosomów liczne wyniki wykazały, że ulepszenia mogą wynikać z wprowadzania alleli kodujących większą liczbę podjednostek, jak wprowadzenie do chromosomu *1A T. aestivum* L. locusa *Glu-U1* z kozińca *Ae. umbellulata* Zhuk., które spowodowało wzrost wskaźnika sedymentacji-SDS w porównaniu do linii z allelelem *Glu-A1 c* podjednostki null lub też *Glu-A1 a* podjednostki 1.

Podobnie Ciaffi i wsp. (1990, 1995) wykazali u odmian pszenicy *durum*, gdzie introgresja allelela *Glu-A1* dwóch podjednostek z *T. dicoccoides* Schweinf. do gatunku *T. durum* Desf. mającego allelel *Glu-A1 c* bez podjednostki spowodowała zwiększenie jakości glutenu. Jak widać wprowadzony allelel dwóch podjednostek miał silniejsze działanie od allelela jednej podjednostki u odmian jakościowych pochodzących z krzyżowania *T. durum* Desf. × *T. aestivum* L. W tym względzie Margiotta i wsp. (1995) podali przykłady dwóch odmian szwedzkich pszenicy zwyczajnej uzyskanych z międzygatunkowego krzyżowania z gatunkami dzikimi pszenicy, w których dwie podjednostki typu -x, -y kodowane były przez locus *Glu-A1*, tj. 39+40, 41+42. Źródłem ich była pszenica diploidalna *T. monococcum* L., pomimo że gatunek ten nie ma zadawalającego wskaźnika SDS-sedymentacji (Saponaro i in. 1995).

Rogers i wsp. (1997) wprowadzili do odmiany Sicco *T. aestivum* L. o wysokiej jakości dwa allelele, tj. *Glu-A1 r* kodującego podjednostki 39+40 i allelel *Glu-A1 s* podjednostek 41+42 z innej diploidalnej pszenicy *T. boeoticum* Boiss. Introgresja tych alleli spowodowała niewielki wzrost w energii ciasta i siły glutenu, obniżenie lepkości ciasta i ulepszenie objętości bochenka i jego ocenę. Efekty te mogą wydawać się niewielkie lecz należy uwzględnić iż allelele *Glu-A1 s* i *Glu-A1 r* wprowadzono do genotypu Sicco o wysokiej jakości stąd zarejestrowanie większych efektów mogło być przysłonięte. Oprócz rodzaju podjednostek introgresja ta jednocześnie zwiększyła liczbę podjednostek

u odmiany Sicco z 5 u odmiany wyjściowej do 6 podjednostek u odmiany introgresywnej. Autorzy sugerowali wykorzystanie tych alleli w programach hodowli odmian jakościowych w połączeniu z selekcją alleli innych loci kontrolujących białka zapasowe endospermu, jak również wpływających na jakość ziarna.

W potomstwie syntetycznej heksaploidalnej pszenicy, w której odmiana Altar 84 *T. turgidum* L. była jednym z dwóch komponentów nastąpił wzrost właściwości ciasta spowodowany obecnością alleli tak gluteninowych jak i gliadynowych na chromosomach 1AS, 5AL, 7AS i 1BS *T. turgidum* L. (Nelson i in., 2006).

Również efektywność jakościowa wysokocząsteczkowych alleli locusa Glu-A1 została potwierdzona w introgresjach z diploidalnej pszenicy *T. urartu* L. i *T. boeoticum* Boiss., tetraploidalnej *T. dicoccoides* Schweinf. i *T. araraticum* L., oraz kozięńca *Ae. speltoides* Taush. do odmian pszenicy *durum* *T. durum* Desf. i *T. aestivum* L. (Zeven i Waninge, 1986; Rogers i in., 1997; Dhaliwal i in., 2002 a). Wyniki te wykazały wzrost siły glutenu, sedymentacji - SDS i zawartości białka ogółem. Efekt introgresji alleli locusa Glu-A1 może być wzmocniony przez sprzężenie z genem PPO (polyphenol oxidase activity) tlenku polifenolu, który jest położony u *T. durum* Desf na długim ramieniu chromosomu 2A (Jimenez i Dubcovsky, 1999). Watanabei i wsp. (2006) zidentyfikował SSR- marker Xgwm31a 2A, który ułatwia selekcję genotypów pszenicy z niską aktywnością genu PPO. Stosując ten marker, wyselekcjonowali wśród odmian Jennah, Khetifa i Cham 1 linie niskoaktywne -PPO.

Efektywność introgresji alleli locusa Glu-B1 przedstawiono w wielu pracach tetraploidalnej pszenicy. Uzyskane wyniki wykazały, że stanowią one źródło ulepszenia glutenu w odmianach pszenicy zwyczajnej (Turchetta i in., 1995; Liu i Shepherd, 1996; Brites i Carrillo, 2001). Allel b locusa *Glu-B1* kodującego podjednostki 14+15 *T. durum* Desf. zwiększa bardziej wartości sedymentacji - SDS i właściwości miesienia ciasta aniżeli podjednostki 7+8 i 20 alleli b, e. Cztery allele Glu-A1 a, b, c, III i 8 alleli *Glu-B1* b, c, d, e, f, h, i, XII determinowały jakość 202 odmian pszenicy *durum* o wysokiej wartości sedymentacji - SDS pochodzących z Turcji i Włoch (Turchetta i in., 1995). Wśród alleli Glu-A1, allel a związany był z większą wartością sedymentacji — SDS w przeciwieństwie do allele c. Z kolei allele b i d locusa Glu-B1 miały większy wpływ na sedymentację aniżeli allel e. Korzystne efekty powodował allel XII kodujący podjednostki 7+15.

W innych 30 genotypach pszenicy *durum* pochodzących z Etiopii, zidentyfikowano dwa allele c i b locusa Glu-A1 i 6 alleli b, d, e, h, i, f locusa Glu-B1 (Dessalegn i in., 2003). Wśród nich najwyższe wartości sedymentacji — SDS i objętości bochenka miała kompozycja alleli wysokocząsteczkowych glutenin: N (Glu-A1 c) + 7+8 (Glu-A1 b). W locus Glu-A1, 98% miało allel c, w locus Glu-B1 allel b dominował nad allelami e i d. Oprócz nich wysoce istotna korelacja między specyficznymi y-gliadynami kodowanymi przez loci *Gli-1* i elastycznością glutenu u tetraploidalnych gatunków pszenicy z dobrymi wskaźnikami technologicznymi mogłaby być wprowadzona do odmian *T. aestivum* L. (D'Ovidio i in., 1992 b). Podjednostki h1Bx i h1By gatunku *Agropyron elongatum* (Host) Nivski, które mają mobilność podobną do podjednostek 1Bx13 i 1By16 wprowadzono do odmian pszenicy zwyczajnej. Uzyskano korzystny efekt introgresji w postaci lepszej wartości mąki u tych odmian (Feng i in., 2004).

W pracach jakościowych pszenicy *T. aestivum* L. źródłem genów wysokocząsteczkowych glutenin *Glu-D1* okazały się gatunki diploidalne kozińców, szczególnie te, które mają genom homeologiczny do genomu *D*-pszenicy, jak *Ae. squarrosa* L. ($D^S D^S$), *Ae. umbellulata* Zhuk. (*UU*), *Ae. comosa* Sibth. et Sm. (*MM*) i *Ae. markgrafii* L. (*CC*). Wśród nich najczęściej wykorzystywano w introgresjach *Ae. squarrosa* L., albowiem był on donorem genomu *D* dla pszenicy zwyczajnej *AA BB DD* w filogenezie tego gatunku (Dvorak i in., 1998).

Kozińce *Aegilops* L. są blisko spokrewnione z pszenicą *T. aestivum* L. albowiem wykazują wysoką homeologię chromosomów co ułatwia introgresję genów poprzez generatywną hybrydyzację. Tym sposobem wprowadzono już wiele genów do odmian pszenicy zwyczajnej. Najwięcej było genów odporności na choroby, jak mączniaka prawdziwego czy rdze. Z *Ae. squarrosa* L. wprowadzono 11 genów: *Pm2* (*5DS*), *Pm19* (*7D*), *Lr 21* (*1DL*), *Lr22a* (*2DS*), *Lr24* (*3DL*), *Lr32* (*3D*), *Lr39* (*2DS*), *Lr40* (*1D*), *Lr41* (*1D*), *Lr42* (*1D*), *Sr 33* (*1DL*); z *Ae. umbellulata* Zhuk — 1 gen *Lr9* (*6DL*); i z *Ae. comosa* Sibth. et Sm. — 1 gen *Yr* (*2D*), które funkcjonują od kilkudziesięciu lat i stanowią podstawę odporności pszenicy.

Gatunki *Ae. squarrosa* L. ($D^S D^S$), *Ae. umbellulata* Zhuk. (*UU*), *Ae. comosa* Sibth. et Sm. (*MM*) i *Ae. markgrafii* L. (*CC*) posiadają geny kodujące wysokocząsteczkowe gluteniny, które są strukturalnie homeologiczne do genów locusa *Glu-D1* pszenicy *T. aestivum* L. (Liu i in., 2003; Rodriguez i in., 2001). Wśród 65 alleli (*a-bn*) tego locusa *Glu-D1* zidentyfikowanych u pszenicy heksaploidalnej (*AA BB DD*) nie wszystkie z nich występują w wymienionych gatunkach *Aegilops* L. (McIntosh i in., 2003). Wykazują one duże zróżnicowanie alleli pod tym względem, ponadto posiadają nowe allele w loci *Glu-D^S1*, *Glu-U1*, *Glu-M1* *Glu-C1*, których nie ma w genomie *D* pszenicy *T. aestivum* L.

Locus *Glu-D^S1* (*Ae. squarrosa* L.) koduje 42 pary podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin, z których 37 par nie występuje w genomie *D* pszenicy zwyczajnej (MacIntosh i in., 2003; Yan i in., 2003, 2004; Yueming i in., 2003).

Locus *Glu-U1* (*Ae. umbellulata* Zhuk.) zawiera 11 podjednostek gluteninowych, z których 6 podjednostek nie występuje u *T. aestivum* L. (Rodriguez-Quijano i in., 2001). Znana z efektywności u pszenicy zwyczajnej para podjednostek 5+10 kodowana jest u tego kozińca przez inny allel, tj. *e* a nie przez *d*.

W locus *Glu-M1* (*Ae. comosa* Sibth. et Sm.) zidentyfikowano 11 podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin kontrolowanych przez 11 alleli (*a-k*), z których 6 podjednostek nie występuje u *T. aestivum* L. (Rodriguez-Quijano i in., 2001).

Locus *Glu-C1* (*Ae. markgrafii* L.) posiada 6 podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin, z których dwie podjednostki nie występują u *T. aestivum* L. (Rodriguez-Quijano i in., 2001).

Elektroforetyczny obraz genów *Glu-I* kozińców *Ae. squarrosa* L. ($D^S D^S$), *Ae. umbellulata* Zhuk. (*UU*), *Ae. comosa* Sibth. et Sm. (*MM*) i *Ae. markgrafii* L. (*CC*) wykazuje obecność podjednostek typu -x, -y, kompozycje podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin a także obecność i nieobecność alleli w pszenicy zwyczajnej. Wszystkie x-podjednostki gatunku *Ae. umbellulata* Zhuk. mają bardzo wysoki ciężar cząsteczkowy (około 130 kDa), a jedynie dwa allele *Ae. comosa* Sibth. et Sm. mają x-podjednostki

o podobnej, jak u *T. aestivum* L. mobilności. Obecność podjednostek o bardzo wysokim ciężarze cząsteczkowym w odmianach pszenicy zwyczajnej jest bardzo rzadka, jedynie jedną taką podjednostkę (2.2) kodowaną przez locus *Glu-D1f* zidentyfikowano w niektórych odmianach japońskich (Nakamura i in. 1999). Inne x-podjednostki *Ae. comosa* Sibth. et Sm. i *Ae. markgrafii* L. miały mobilność podobną do podjednostki 1 kodowanej przez allel *Glu-A1a* pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. Oba gatunki miały dwie różne podjednostki, tj. podjednostka 3 u *Ae. comosa* Sibth. et Sm. i 2 u *Ae. markgrafii* L., ale o identycznej mobilności. Z kolei podjednostki typu y *Ae. umbellulata* Zhuk. miały wyższy ciężar cząsteczkowy aniżeli u gatunków *Ae. comosa* Sibth. et Sm. i *Ae. markgrafii* L.

Porównanie sekwencji aminokwasów podjednostek *IUx* i *IUy* gatunku *Ae. umbellulata* Zhuk z *T. aestivum* L. wykazało modyfikacje obejmujące substytucje, insercje i delecje pojedynczego lub kilku aminokwasów. Przedstawione warianty mogą powodować zmiany i wносить specyficzność białek wysokocząsteczkowych glutenin *Glu-D1*.

Nowa zmienność genetyczna, którą wnoszą powyższe gatunki rodzaju *Aegilops* L. powoduje, że stały się one pożądanym źródłem zwiększania wartości wypiekowej w odmianach pszenicy poprzez wprowadzanie nowych podjednostek lub zwiększanie ich liczby w krzyżowaniu generatywnym. Wan i wsp. (2005) rekomendowali do introgresji dwie podjednostki 1Dx2.1 i 1Dx2 z kociońca *Ae. squarrosa* L. ze względu na duże podobieństwo w sekwencji aminokwasów do podjednostki 1Dx2 pszenicy zwyczajnej. Podjednostka 1Dx2 z *Ae. squarrosa* L. różni się od podjednostki 2.2 *T. aestivum* L. brakiem dwóch zduplikowanych, interstycjalnych regionów (132 i 186 aminokwasów) w ich repetytywnym łańcuchu. Hsam i wsp. (2001) i Nelson i wsp. (2006) zbadali przydatność *Ae. squarrosa* L. dla wartości wypiekowej wykorzystując syntetyczne, heksaploidalne (*AA BB DD*) linie pszenicy otrzymane z krzyżowania *T. turgidum* L. (*AA BB*) z trzema biotypami *Ae. squarrosa* L. Objętość bochenka z mikrowypieku i wskaźniki reologiczne jak: gluten indeks, sedymentacja –SDS, rezystencja i wygląd ciasta, jak również pozostałe charakterystyki wyraźnie wskazywały na wpływ genów gluteninowych genomu D^S *Ae. squarrosa* L. (Hsam i in., 2001).

Bezpośrednie krzyżowanie pszenicy *T. aestivum* L. z D-genomowymi gatunkami *Aegilops* L. zwiększało twardość ziarna poprzez introgresję genu twardości *Ha* obejmującego dwa silnie sprzężone allele puroindoliny *PinA* i *PinB* położone na chromosomie 5DS (Martin i in., 2001). Allel *PinB* chociaż nie dający takiej twardości ziarna jak allel *PinA*, jednak wyraźnie zwiększał wydajność mąki. Zasadniczym efektem twardości ziarna na wartość wypiekową jest lepsze rozbitcie ziaren skrobi w czasie wymiału. Takie rozbitcie zwiększa zarówno absorpcję wody jak i hydrolizę skrobi do cukrów fermentacyjnych, zwiększając objętość bochenka chleba (Pomeranz i Williams, 1990). Analiza QTL cech jakościowych u pszenicy zwyczajnej wykazała, że locus *Ha* zwiększał wymiałość i wodochłonność mąki, rozbitcie skrobi, wskaźniki wypieku i poprawiał alweogram (Perretant i in., 2000). W potomstwie syntetycznej heksaploidalnej pszenicy WPI 219 (*T. turgidum* L. v. Altar 84 × *Ae. tauschii* Coss.) z odmianą Opata *T. aestivum* L., Nelson i wsp. (2006) również wykazali powiązanie locusa *Ha* z twardością ziarna, jego strukturą

budowy, wydajnością mąki, destrukcją skrobi, zdolnością utrzymania wody alkalicznej i innymi cechami mechanicznymi związanymi z przemiałem ziarna. Locus ten zwiększał energię ciasta i właściwości jego miesienia. W syntetycznej pszenicy, twardość ziarna była pozytywnie skorelowana z zawartością białka ogółem, jakością glutenu, wskaźnikiem sedymentacji Zeleny'ego i SDS, Pelshenke test i wartościami utrzymania kwasu mlekowego. Wskaźnik L rozpiętości alweogramu był ujemnie skorelowany z twardością ziarna.

Jak wynika z powyższych prac, zwiększając w odmianach pszenicy zwyczajnej twardość ziarna, tym samym uzyskuje się lepszą wymiałowość, wydajność mąki i lepsze odsiewanie mąki w czasie przemiału (Pomeranz i Williams, 1990). Również w krzyżowaniach z *Ae. squarrosa* L. poprzez introgresje alleli gliadyn w locus *Gli-D2* i blisko locusa *Gli-D2* na chromosomie *6DS* zwiększono zawartość białka ogółem w ziarnie do 20%, kleistość, ulepszono wierzchołek i prawą stronę miksogramu (Nelson i in., 2006). W odmianach meksykańskich pszenicy największy efekt na białka zapasowe ziarna i mąki wystąpił w efekcie introgresji alleli z chromosomu *2DS* kozieńca *Ae. squarrosa* L. (Nelson i in., 2006).

Zwiększenie wartości powyższych cech w efekcie introgresji genów z gatunku *Ae. squarrosa* L. wskazywało, że pozostałe gatunki kozieńców przedstawiają genetyczne możliwości ulepszenia jakości ziarna. Nelson i wsp. (2006) uzyskali z nimi szereg rekombinacyjnych linii pszenicy ozimej.

Efektywność alleli *Glu-D 1* na wskaźniki jakościowe ziarna zbadano także w przeciwnych introgresjach skierowanych z pszenicy zwyczajnej *T. aestivum* L. do spokrewnionych gatunków. Vitellozzi i wsp. (1997) otrzymali linie pszenicy durum *T. durum* Desf. z introgresją długiego ramienia chromosomu *1DL* (translokacja *1AL-1DL*) z udokumentowaną obecnością allela *Glu-D1 d* pochodzącego z pszenicy *T. aestivum* L. W liniach tych nie nastąpiła redukcja płodności kłosów, zwiększyła się jakość ciasta. Z kolei, Sangtong i wsp. (2002) wprowadzili allel *Glu-1Dx5* do kukurydzy ulepszając jakość białka w ziarnie.

INTROGRESJE W DIPLOIDALNYM ŻYCIU *S. CEREALE* L.

Międzygatunkowe i międzyrodzajowe introgresje obcej chromatyny do diploidów są bardziej utrudnione aniżeli do poliploidów albowiem diploidy nie tolerują obecności obcego DNA. Jednak wprowadzanie chromatyny z pszenicy *T. aestivum* L. do żyta *S. cereale* L. staje się możliwe i łatwiejsze aniżeli z oddalonych taksonomicznie gatunków do pszenicy, gdyż nie wymaga stosowania genetycznego systemu homologicznej / homeologicznej koniugacji chromosomów warunkowanego grupą genów *Ph/ph* pszenicy.

Wartość wypiekowa odmian żyta *S. cereale* L. jest ciągle niska w porównaniu do pszenicy zwyczajnej w związku z czym podejmowano wiele działań hodowlanych w celu jej podwyższenia. W ostatnich latach zwrócono uwagę na możliwość introgresji chromosomów genomu *D* pszenicy *T. aestivum* L., jak też innych spokrewnionych gatunków. Łukaszewski i wsp. (2000) wprowadzili z pszenicy *T. aestivum* L. locus *Glu-D1* kodujący parę podjednostek 5+10 (allel *d*) do trzech odmian żyta Dańkowskie Złote,

Motto i Amilo. Wykorzystano w tym celu translokowany chromosom *1RL / 1DL*, w którym locus *Glu-D1* zastąpił w chromosomie żyta locus *Sec-3* kodujący sekaliny. Uzyskano tę translokację w pszenżycie heksaploidalnym Rhino (Lukaszewski i Curtis, 1992). Jednak sam locus *Glu-D1* wysokocząsteczkowych glutenin okazał się niewystarczający, aby uzyskać ziarno o właściwościach wypiekowych podobnych do pszenicy. Jednak w porównaniu do kontroli, nastąpiło podwyższenie o 75% wartości SDS-sedymentacji, zwiększenie objętości bochenka wypieczonego metodą dla mieszanin pszenno-żytnich. Natomiast objętość bochenka wypieczonego metodą żytnią nie była zmieniona.

Z kolei Sekiguchi i wsp. (1993) wprowadzili locus *Glu-1D* z diploidalnego kozieńca *Ae. squarrosa* L., którego genom D^S jest homeologiczny do genomu *D* pszenicy *T. aestivum* L. Wykorzystano w tym celu syntetycznego amfidiploida *DD RR* wytworzonego z krzyżowania *Ae. squarrosa* L. z żytem *S. cereale* L. cv. Prolific (Kawakubo i Taira, 1992). Efektem było zwiększenie wartości wypiekowej ziarna w porównaniu do żyta. Objętość bochenka była mniejsza od bochenka pszenicy zwyczajnej o 49%, lecz większa o 29% od bochenka żyta.

INTROGRESJE W HEKSAPLOIDALNYM PSZENZYCIE (X *TRITICOSECALE* WITT.)

Pszenżyto (X *Triticosecale* Witt.) jako nowe zboże przeznaczone na konsumpcję dla człowieka wymaga ciągle zwiększenia jakości ziarna. W szczególności, że europejskie odmiany ozime nie mają genomu *D* pszenicy i utrzymują kompletny genom żyta w swoim składzie chromosomowym (Pilch, 1987). Zatem wykazują one obecność jedynie 6 loci wysokocząsteczkowych i niskocząsteczkowych glutenin rozmieszczonych na chromosomach genomów pszenicy *A* i *B*, tj. *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-R1*, *Glu-A3*, *Glu-B2*, *Glu-B3*. Loci te determinują możliwości wypiekowe ziarna u tych odmian (Amiour i in., 2002; De Bustos i Jouve, 2003). Wśród nich najczęściej występowały w odmianach allele *b*, *c*, *a* locusa *Glu-A1* i allele *r*, *s* locusa *Glu-B1* (Amiour i in., 2002).

Licznie wykonywane przez hodowców krzyżowania pszenżyta z pszenicą miały na celu introgresje chromosomów genomu *D* w miejsce chromosomów *R*-żyta, aby wprowadzić pozostałe loci wysoko- i niskocząsteczkowych glutenin. Efektem tych prac w programie meksykańskim hodowli pszenżyta (CIMMYT Triticale Programme — Centro de Mejoramiento de Maiz y Trigo) było wytworzenie setek odmian jarego pszenżyta z substytucjami chromosomów *D/R* (Pilch, 1981 a, b). Wykazywały one (odmiany substytucyjne *R/D*, niekompletne) lepsze wypełnienie ziarna aniżeli odmiany tzw. kompletne (pełny genom *R*-żyta), wyższy wskaźnik sedymentacji Zeleny'ego i objętość bochenka, jak u pszenicy zwyczajnej. Jednak odmiany te były gorsze w zimowych warunkach klimatyczno-glebowych Europy od odmian kompletnych (Pilch, 1981 a, b).

Lukaszewski i wsp. (1987), Lukaszewski i Curtis (1992, 1994), Kazman i Lelley (1994), Hohmann i Kazman (1998), Lafferty i Lelley (2001), Budak i wsp. (2004) zastosowali inny sposób podwyższenia jakości ziarna pszenżyta kompletnego, tj. przez introgresję chromosomu *ID* lub jego długiego ramienia *IDL* obejmującego locus *Glu-D1* pszenicy *T. aestivum* L. Wykorzystali translokacje chromosomów typu pszenica-pszenica

1DL/1AS, pszenica-żyto 1DL/1RS i substytucje chromosomów typu pszenica-pszenica 1D-1A, 1D-1B, oraz pszenica-żyto 1D-1R. We wszystkich otrzymanych liniach zidentyfikowano parę podjednostek 5 + 10 kodowanych allelem *Glu D1 d*.

W efekcie tych prac, uzyskano u odmiany Presto istotnie wysoki wskaźnik sedymentacji Zeleny'ego i poprawioną wartość wypiekową ziarna. Różnice jakościowe pomiędzy efektem allele *Glu D1 a* kodującego parę podjednostek 2+12 i allele *Glu D1 d* kodującego 5 + 10 nie uwidoczniły się tak jak u odmian pszenicy *T. aestivum* L.

Uzyskane wyniki jakościowe z pszenżytem substytucyjnym R/D i z introgresją alleli *Glu-D1* wskazywały, że w rezultacie introgresji loci wysokocząsteczkowych glutenin genomu D pszenicy można uzyskać korzystne efekty jedynie pod względem niektórych cech wskaźników technologicznych ziarna, natomiast nie będzie można uzyskać znaczącej poprawy wartości wypiekowej u odmian heksaploidalnego pszenżyta, szczególnie u ozimych form.

INTROGRESJE W HEKSAPLOIDALNYM TRITORDEUM

Tritordeum jest amfiploidem międzygatunkowym ($H^{ch}H^{ch} AA BB$) otrzymanym z krzyżowania dzikiego gatunku jęczmienia *H. chilense* Roem. et Schult. (*HH*) z tetraploidalną pszenicą *T. durum* Desf. (*AA BB*). Cechy rolnicze takie jak plon biomasy, liczba kłosek w kłosie, wielkość ziarna, zawartość białka ogółem, plon ziarna i pokrój morfologiczny podobny do pszenicy chlebowej wskazują na przyszłościowy duży potencjał produkcyjny i nadzieje nowego heksaploidalnego zboża (Martin i Cubero, 1981; Martin i in., 1999). Akceptacja tego amfiploida jako zboża z przeznaczeniem na konsumpcję dla człowieka zależeć będzie jednak nie tylko od plonowania i dobrych wartości cech rolniczych, ale od jakości ziarna. Obecnie uprawiane linie mają wartość wypiekową podobną do pszenicy chlebowej a niektóre wskaźniki technologiczne na poziomie pszenicy *durum*. Brak genomu D pszenicy *T. aestivum* L. daje duże możliwości podwyższania wartości wypiekowej ziarna poprzez introgresje niektórych jego chromosomów bądź fragmentów w miejsce chromosomów jęczmienia *H*.

Ballesteros i wsp. (2003 a, b) wprowadzili allel *Glu-D1 d* kodujący parę podjednostek 5 + 10 wysokocząsteczkowych glutenin z pszenicy *T. aestivum* L. poprzez substytucję chromosomów *1H* (*H. chilense* Roem. et Schult.) i *1D* (*T. aestivum* L.), oraz translokację *1HS* (*H. chilense* Roem. et Schult.) / *1DL* (*T. aestivum* L.). Efektem jakościowym było tylko zwiększenie objętości bochenka i poprawienie właściwości glutenu, które przypisano allelowi *Glu-D1 d*.

WNIOSKI

1. Z przeglądu literatury wynika, że niektóre gatunki pszenicy diploidalnej (*AA*) *T. monococcum* L., *T. boeoticum* L. i tetraploidalnej (*AA BB*) *T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schubl., *T. turgidum* L., *T. dicoccoides* Schweinf. oraz diploidalne gatunki kozińców ($D^S D^S$) *Ae. squarrosa* L., (UU^U) *Ae. umbellulata* Zhuk., (MM^M) *Ae. comosa* Sibth. et Sm., (CC) *Ae. markgrafii* L. są efektywnie wykorzystywanymi źródłami homeologicznych

- loci *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin dla podwyższenia jakości ziarna u roślin zbożowych.
2. Dotychczas przeprowadzone introgresje obcych genów wysokocząsteczkowych glutenin *Glu-1* pochodzących z gatunków oddalonych taksonomicznie do pszenicy, żyta i pszenżyta wpływały jedynie na podwyższenie pojedynczych wskaźników technologicznych ziarna, nie zaś kompleksowo zwiększając wypiekowość chleba.
 3. W introgresjach loci *Glu-1* należy uwzględnić działania supresyjne systemu regulacyjnego, głównie genomu pszenicy, które mogą osłabiać ich ekspresję technologiczną.
 4. W pszenżycie heksaploidalnym, za pomocą introgresji loci *Glu-1* wysokocząsteczkowych glutenin genomu D-pszenicy można uzyskać jedynie podwyższenie niektórych wskaźników technologicznych ziarna zaś uzyskanie wypieku chleba na poziomie pszenicy zwyczajnej wydaje się być nieosiągalne. W odmianach pszenicy *T. aestivum* L. wysokie efekty jakościowe niektórych podjednostek wysokocząsteczkowych glutenin determinowanych przez loci *Glu-1*, jak np. 5+10, 2+12 i inne były zmodyfikowane w pszenżycie heksaploidalnym. Prawdopodobnie wynikało to z obecności i współdziałania z homeologicznymi loci genomu żyta.
 5. Z uzyskanych w zbożach introgresjach wysokocząsteczkowych glutenin *Glu-1* pochodzących z obcych gatunków wynika, że loci te mogą być efektywnie wprowadzane do odmian za pomocą międzygatunkowych i międzyrodzajowych generatywnych krzyżowań zwiększających homologiczną koniugację chromosomów lub za pomocą manipulacji chromosomowych, z których translokacje okazały się najefektywniejszym sposobem wprowadzania obcej chromatyny.

LITERATURA

- Aghaee-Sarbarzeh M., Ferrahi M., Singh S., Singh H., Friebe B., Gill B. S., Dhaliwal H. S. 2002. *PH*-induced transfer of leaf and stripe rust-resistance genes from *Aegilops triuncialis* and *Ae. geniculata* to bread wheat. *Euphytica* 127: 377 — 382.
- 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. Service* 85: 7 — 13.
- Alvarez M. L., Guelman S., Halford N. G., Lustig S., Reggiardo M. I., Ryabushkina N., Shewry P., Stin J., Vallejos R. H. 2000. Silencing of HMW glutenins in transgenic wheat expressing extra HMW subunits. *Theor. Appl. Genet.* 100: 82 — 88.
- Amiour N., Bouguennec A., Marcoz C., Sourdille P., Bourgoïn M., Khelifi D., Branlard G. 2002. Diversity of seven glutenin and secalin loci within triticale cultivars grown in Europe. *Euphytica* 123: 295 — 305.
- Anderson O. D., Abraham-Pierce F. A., Tam A. 1998. Conservation in wheat high-molecular-weight glutenin gene promotor sequences: comparisons among loci and among alleles of the *Glu-B1-1* locus. *Theor. Appl. Genet.* 96: 568 — 576.
- Ballesteros J., Alvarez J. B., Gimenez M. J., Ramirez M. C., Cabrera A., Martin A. 2003 a. Introgression of *ID5* + *IDy10* into *Tritordeum*. *Theor. Appl. Genet.* 106: 644 — 648.
- Ballesteros J., Ramirez M. C., Martinez C., Barro F., Martin A. 2003 b. Bread-making quality in hexaploid tritordeum with substitutions involving chromosome *ID*. *Plant Breed.* 122: 89 — 97.
- Blanco A., Resta P., Simeone R., Parmar S., Shewry P. R., Sabelli P. W., Lafandra D. 1991. Chromosomal location of seed storage protein genes in the genome of *Dasyphyrum villosum* L. *Candargy. Theor. Appl. Genet.* 82: 358 — 362.

- Branlard G., Autran J.C., Monneveux P. 1989. High molecular weight glutenin subunits in durum wheat (*Triticum durum*). *Theor. Appl. Genet.* 78: 353 — 358.
- Branlard G., Dardevet M. 1995. Diversity of grain protein and bread wheat quality. II. Correlation between high molecular weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *J. Cereal Sci.* 3: 345 — 355.
- Branlard G., Dardevet M., Saccomano R., Lagoutte F., Gourdon J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica* 119: 59 — 67.
- 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.
- Budak H., Baenziger P. S., Beecher B. S., Graybosch R. A., Campbell B. T., Shipman M. J., Erayman M., Eskridge K. M. 2004. The effect of introgressions of wheat D-genome chromosomes into „Presto” triticale. *Euphytica* 137, 2: 261 — 270.
- Bushuk W. 1998. Wheat breeding for end-product use. *Euphytica* 100: 137 — 145.
- Cai X., Chen P.D., Xu S. S., Oliver R. E., Chen X. 2005. Utilization of alien genes to enhance *Fusarium* head blight resistance in wheat-A review. *Euphytica* 142, 3: 309 — 318.
- Carrillo J. M., Rousset M., Qualset C. O., Karsarda D. D. 1990. Use of recombinant inbred lines of wheat for study of associations of high-molecular weight glutenin subunit alleles to quantitative traits. I. Grain yield and quality prediction tests. *Theor. Appl. Genet.* 73: 321 — 330.
- Ceoloni C., Basili F., Biagetti M., Bitti A., Ciaffi M., Delre V., Pagnotta M.A., Vitellozzi F., Zhang X.Y. 1998. Progress report of wheat chromosome engineering with special reference to isolation and characterization of durum wheat transfer lines of potential breeding value. Proc.of the 10th EWAC Meeting, Viterbo (Italy) (Ed. C. Ceoloni, Worland A. J.): 99 — 103.
- Chen P. D., Tsujimoto H., Gill B. S. 1994. Transfer of Ph I genes promoting homoeologous pairing from *Triticum speltoides* to common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 88: 97 — 101.
- Ciaffi M., Tomassini C., Porceddu E., Benedettelli S. 1990. Utilization of *Triticum turgidum* spp. *dicoccoides* for the improvement of the grain quality in durum wheat. In: W.Bushuk and R. Tkachuk (Eds.). Proc. 4th Int. Workshop Gluten Proteins(AACC, St.Paul, Minnesota): 672 — 687.
- Ciaffi M., Lafiandra M., Turchetta T., Ravaglia S., Bariana H., Gupta R., MacRitchie F. 1995. Breadmaking potential of durum wheat lines expressing both X- and Y-type subunits at the *Glu-A1* locus. *Cereal Chem.* 72: 465 — 469.
- De Bustos A., Jouve N. 2003. Characterisation and analysis of new HMW-glutenin alleles encoded by the *Glu-R1* locus of *Secale cereale*. *Theor. Appl. Genetics* 107, 1: 74 — 83.
- De Bustos A., Rubio P., Jouve N. 2001. Characterisation of two gene subunits on the 1R chromosome of rye as orthologous of each of the *Glu-1* genes of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 103: 733 — 742.
- De Pace C., Snidaro D., Ciaffi M., Vittori D., Ciofo A., Cenci A., Tanzarella O.A., Qualset C.O., Scarascia Mugnozza G.T. 2001. Introgression of *Dasyphyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality. *Euphytica* 117: 67 — 75.
- Dessalegn T., Van Deventer C. S., Labuschagne M. T., Maartens H. 2003. B-LMW glutenin and y-gliadin composition of Ethiopian durum wheat genotypes and their association with some quality trait. *Cereal. Res. Commun.* 31, 3-4: 453 — 457.
- Dhaliwal H. S., Garg M., Singh H., Chhuneja P., Kaur H. 2002 a. Transfer of HMW-glutenin subunits from wild wheat's into *Triticum durum* and improvement of quality. *Cereal Res. Commun.* 30, 1-2: 173 — 180.
- Dhaliwal H. S., Harjit S., William M. 2002 b. Transfer of rust resistance from *Aegilops ovata* into bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and molecular characterization of resistant derivatives. *Euphytica* 126: 153 — 159.
- Dong H., Cox T. S., Sears R. G., Lockhard G. L. 1991. High molecular weight glutenin genes: Effects on quality in wheat. *Crop Sci.* 31: 971 — 979.
- D'Ovidio R., Tanzarella O.A., Masci S., Lafiandra D., Porceddu E. 1992 a. RFLP and PCR analyses at *Gli-1*, *Gli-2*, *Glu-1* and *Glu-3* loci in cultivated and wild wheats. *Hereditas* 116: 79 — 85.
- D'Ovidio R., Tanzarella O .A., Porceddu E. 1992 b. Molecular analysis of gliadin and glutenin genes in *T. durum* cv. Lira. A model system to analyse the molecular bases of quality differences in durum wheat cultivars. *J. Cer. Sci.* 16: 165 — 172.

- Dvorak J., Kasarda D. D., Dietler M. D., Lew E. J. L., Anderson O. D., Litts J. C., Shewry P. R. 1986. Chromosomal location of seed storage protein genes in the genome of *Elytrigia elongata*. *Can. J. Genet. Cytol.* 28: 818 — 830.
- Dvorak J., Luo M. C., Yang Z. L., Zhang H. B. 1998. The structure of the *Aegilops tauschii* gene pool and the evolution of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 97: 657 — 670.
- Feldman M. 1966. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. *Proc. Nat. Acad. Sci. US* 55: 1447 — 1453.
- Feng D., Xia G., Zhao S., Chen F. 2004. Two quality-associated HMW glutenin subunits in a somatic hybrid line between *Triticum aestivum* and *Agropyron elongatum*. *Theor. Appl. Genet.* 110, 1: 136 — 144.
- Flavell R., Payne P. 1987. Introducing molecular biology into wheat breeding for better breadmaking quality. *Biotechnology in Agriculture*: 14 — 15.
- Forde J., Malpica J. M., Halford N. G., Shevry P. R., Anderson O. D., Green F. C. 1985. The nucleotide sequence of a HMW glutenin subunit gene located on chromosome 1A of wheat (*Triticum aestivum* L.) *Nucleic Acids Res.* 13: 6817 — 6832.
- Gianibelli M. C., Echaide M., Larroque O. R., Carrillo J. M., Dubcovsky J. 2002 a. Biochemical and molecular characterisation of Glu-1 loci in Argentinean wheat cultivars. *Euphytica* 128: 61 — 73.
- Gianibelli M. C., Lagudah E. S., Wrigley C. W. 2002 b. Biochemical and genetic characterization of a monomeric storage protein (T1) with an unusually high molecular weight in *Triticum tauschii*. *Theor. Appl. Genet.* 104: 497 — 504.
- Halford N. G., Tatham A. S., Sui E., Daroda L., Dreyer T., Shewry P. R. 1992. Identification of a novel beta-turkey repeat motif in the D hordeins of barley. *Biochim. Biophys. Acta* 1122: 118 — 122.
- Hohmann U., Kazman M. E. 1998. Molecular, cytogenetical and biochemical characterisation of synthetic hexaploid triticale involving chromosome 1D. In: *Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement*. (Ed. T. Lelley, V-Universitäts Verlag Vienna, Austria): 364 — 370.
- Hsam S. L. K., Kieffer R., Zeller F. J. 2001. Significance of *Aegilops tauschii* glutenin genes on breadmaking properties of wheat. *Cereal Chem.* 78(5): 521 — 525.
- 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, 3: 367 — 370.
- Jakobson I., Peusha H., Timofejeva L., Jarve K. 2006. Adult plant and seedling resistance to powdery mildew in a *Triticum aestivum* × *Triticum militinae* hybrid line. *Theor. Appl. Genet.* 112, 4: 760 — 769.
- Jimenez M., Dubcovsky J. 1999. Chromosome location of genes affecting polyphenol oxidase activity in common and durum wheat seeds. *Plant Breeding* 118: 395 — 398.
- Johansson E., Svensson G. 1995. Contribution of the high molecular weight subunit 21* to breadmaking quality of Swedish wheat's. *Cereal Chem.* 72: 287 — 290.
- Juhasz A., Larroque O. R., Tamas L., Hsam S. L. K., Zeller F. J., Bekes F., Bedo Z. 2003. Bankuti 1201- an old Hungarian wheat variety with special storage protein composition. *Theor. Appl. Genet.* 107: 697 — 704.
- Juhasz A., Tamas L., Karsai I., Vida G., Lang L., Bedo Z. 2001. Identification, cloning and characterisation of a HMW-glutenin gene from an old Hungarian wheat variety, Bankuti 1201. *Euphytica* 119 (1-2): 75 — 79.
- Kawakubo J., Taira T. 1992. Intergeneric hybrids between *Aegilops squarrosa* and *Secale cereale* and their meiotic chromosome behaviour. *Plant Breed.* 109: 108 — 115.
- Kazman E., Lelley T. 1994. Rapid incorporation of D-genome chromosomes into A and/or B genomes of hexaploid triticale. *Plant Breed.* 113: 89 — 98.
- Krattiger A. F., Payne P. I., Law C. N. 1987. The relative contribution of proteins and their components to breadmaking quality of varieties determined using chromosome substitution lines. In: Laszity R., Belas F. (eds). *Proc. 3rd Int. Workshop gluten proteins*. Budapest (Hungary): 254 — 265.
- Lafferty J., Lelley T. 2001. Introduction of high molecular weight glutenin subunits 5+10 for the improvement of the bread-making quality of hexaploid triticale. *Plant Breed.* 120 (1): 33 — 37.
- Lawrence G. J., Mac Ritchie F., Wrigley C. W. 1988. Dough and baking quality of wheat lines deficient in glutenin subunits controlled by the *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* loci. *J. Cereal Sci.* 7: 109 — 112.

- Leonova I., Borner A., Budashkina E., Kalinina N., Unger O., Roder M., Salina F. 2004. Identification of microsatellite markers for a leaf rust resistance gene introgressed into common wheat from *Triticum timopheevii*. *Plant Breeding* 123, 1: 93 — 103.
- Li H. J., Arterburn M., Jones S. S., Murray T. D. 2005. Resistance to eyespot of wheat caused by *Tapesia yallundae* derived from *Thinopyrum intermedium* homoeologous group 4 chromosome. *Theor. Appl. Genet.* 111, 5: 932 — 940.
- 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 Z., Sun Q., Ni Z., Nevo E., Yang T. 2002. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm 30* in wheat originating from wild emmer. *Euphytica* 123: 21 — 29.
- Liu Z., Yan Z., Wan Y., Liu K., Zheng Y., Wang D. 2003. Analysis of HMW glutenin subunits and their coding sequences in two diploid *Aegilops* species. *Theor. Appl. Genet.* 106:1368 — 1378.
- Lukaszewski A. J., Apolinarska B., Gustafson J. P. 1987. Introduction of the D-genome chromosomes from a bread wheat into hexaploid triticales with complete rye genome. *Genome* 29: 425 — 430.
- Lukaszewski A. J., Brzezinski W., Klockiewicz-Kaminska E. 2000. Transfer of the *Glu-D1* locus encoding high molecular weight glutenin subunits 5+10 from breadwheat to diploid rye. *Euphytica* 115: 49 — 57.
- Lukaszewski A. J., Curtis C. A. 1992. Transfer of the *Glu-D1* gene from chromosome 1D of breadwheat to chromosome 1R in hexaploid triticales. *Plant Breed.* 109: 203 — 210.
- Lukaszewski A. J., Curtis C. A. 1994. Transfer of the *Glu-D1* gene from chromosome 1D to chromosome 1A in hexaploid triticales. *Plant Breeding* 112: 117 — 182.
- Ma J., 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.
- Mansur L. M., Qualset C. O., Kasarde D. D., Morris R. 1990. Effects of “Cheyenne” chromosomes on milling and baking quality of “Chinese Spring” wheat in relation to glutenin and gliadin storage proteins. *Crop Sci.* 30: 35 — 47.
- 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.
- Marchylo B. A., Lukow O. M., Kruger J. E. 1992. Quantitative variation in high molecular weight glutenin subunit 7 in some Canadian wheats. *J. Cereal Sci.* 15: 29 — 37.
- Margiotta B., Urbano M., Colaprico G., Johansson E., Buonocore F., D’Ovidio R. D., Lafiandra D. 1995. Bread wheat lines with both x- and y-type subunits at the *Glu-A1* locus. *Proc. of the Workshop Wheat Kernel Proteins. Molecular and functional aspects*, S. Marino al Cimino, 1994: 135 — 138.
- Martin A., Alvarez J. B., Martin L. M., Barro F., Ballesteros J. 1999. The development of *tritordeum*: a novel cereal for food processing. *J. Cereal Sci.* 30: 85 — 95.
- Martin A., Cubero J. I. 1981. The use of *Hordeum chilense* in cereal breeding. *Cereal Res. Commun.* 9: 317 — 323.
- Martin J. M., Frohberg R. C., Morris C. F., Talbert L. E., Giroux M. J. 2001. Milling and bread baking traits associated with puroindoline sequence type in hard red spring wheat. *Crop Sci.* 41: 228 — 234.
- McIntosh R. A., Yamazaki Y., Devos K. M., Dubcovsky J., Rogers W. J., Appels R. 2003. Catalogue of gene symbols for wheat (MacGene 2003, CD-ROM). In: Pogna N.E., Romano M., Pogna E.A., Galterio G. (eds) *Proceedings of the 10th International Wheat Genetics Symposium, vol.4 SIMI, Rome, Italy.*
- 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.
- Mir-Ali N., Arabi M. I. E., Al-Safadi B. 1999. High molecular weight glutenin subunits composition of Syrian grown bread wheat and its relationships with gluten strength. *J. Genet. Breed.* 53: 237 — 245.
- Mohler V., Zeller F. J., Wenzel G., Hsam S.L. 2005. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) 9. Gene *MIZe1* from the *Triticum dicoccoides*-derived wheat line Zecoi-1. *Euphytica*, 142, 1-2: 161 — 167.
- Nakamura H. 2000 a. Allelic variation at high-molecular-weight glutenin subunit loci, *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1*, in Japanese and Chinese hexaploid wheats. *Euphytica* 112: 187 — 193.

- Nakamura H. 2000 b. The relationship between high-weight-molecular glutenin subunit composition and the quality of Japanese hexaploid wheat lines. *J. Agric. Food Chem.* 48: 2648 — 2652.
- Nakamura H. 2001. Genetic diversity of high-molecular-weight glutenin subunit compositions in landraces of hexaploid wheat from Japan. *Euphytica* 120: 227 — 234.
- Nakamura H., Inazu A., Hirano H. 1999. Allelic variation in high-molecular-weight glutenin subunit loci of *Glu-1* in Japanese common wheats. *Euphytica* 106: 131 — 138.
- Nelson J.C., Andrescu C., Breseghello F., Finney P. L., Gualberto D. G., Bergman C. J., Pena R. J., Perretant M. R., Leroy P., Qualset C., Sorrells M. E. 2006. Quantitative trait locus analysis of wheat quality traits. *Euphytica* 149: 145 — 159.
- Oliver R. E., Cai X., Xu S. S., Chen X., Stack R. W. 2005. Wheat-alien species derivatives: a novel source of resistance to fusarium head blight in wheat. *Crop Sci.* 45: 1353 — 1360.
- Payne P. I., Holt L. M., Jackson E. A., Law C. N. 1984. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 304: 359 — 371.
- Payne P. I., Holt L. M., Law C. N. 1981. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin. Part I. Allelic variation in subunits among varieties of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 60: 229 — 236.
- 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. Commun.* 11: 29 — 36.
- Payne P.I., Nightingale M. A., Krattiger A. F., Holt L. M. 1987. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food. Agric.* 40: 51 — 65.
- Perretant M. R., Cadalen T., Charmet G., Sourdille P., Nicolas P., Boeuf C., Tixier M. H., Branlard G., Bernard S., Bernard M. 2000. QTL analysis of bread-making quality in wheat using a doubled haploid population. *Theor. Appl. Genet.* 100: 1167 — 1175.
- Pestsova E. G., Borner A., Roder M. S. 2006. Development and QTL assessment of *Triticum aestivum*-*Aegilops tauschii* introgression lines. *Theor. Appl. Genet.* 112, 4: 634 — 647.
- Pfluger L. A., D'Ovidio R. D., Margiotta B., Pena R. 2001. Characterisation of high- and low-molecular weight glutenin subunits associated to the D-genome of *Aegilops tauschii* in a collection of synthetic hexaploid wheats. *Theor. Appl. Genet.* 103: 1293 — 1301.
- Pilch J. 1981 a. Rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin of the widely and narrowly adapted CIMMYT hexaploid triticales. *Z. Pflanzzüchtg.* 87: 58 — 68.
- Pilch J. 1981 b. Analysis of the rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin in the widely and narrowly adapted hexaploid triticales. *Theor. Appl. Genet.* 69: 145 — 149.
- Pilch J. 1987. Substytucje i delecje heterochromatynowe chromosomów żyta (*Secale cereale* L.) oraz ich związek z niektórymi cechami użytkowymi pszenżyta heksaploidalnego. *Hod. Roślin Aklim.* 30, z. 3/4: 1 — 52.
- Pilch J. 2002. Wartość technologiczna introgressywnych form pszenicy ozimej (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 223/224: 95 — 109.
- Pilch J. 2005 a. Możliwości wykorzystania krzyżowania introgressywnego w hodowli pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Cz. II. Efektywność w ulepszaniu cech kłosa i jakości ziarna. *Biul. IHAR* 235: 43 — 55.
- Pilch J. 2005 b. Genetyczne możliwości ulepszenia jakości ziarna pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. w efekcie hybrydyzacji introgressywniej z *Triticum durum* Desf. *Biul. IHAR* 236: 5 — 15
- Pilch J. 2005 c. Możliwości wykorzystania krzyżowania introgressywnego w hodowli pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Cz. I. Zastosowanie systemów genetycznych pszenicy *T. aestivum* L. dla otrzymania mieszańców pomostowych F₁. *Biul. IHAR* 235: 31 — 41.
- Pilch J. 2006 a. Effect of homoeologous pairing *Ph 1*-locus of *Triticum aestivum* L. on its F₁ — bridge hybrids with the species (2x, 4x, 6x) *Triticum* L., (2x, 4x) *Aegilops* L., and (2x, 4x) *Lolium* L. genera. *Plant Breed. Seed Sci.* 54: 53 — 63.
- Pilch J. 2006 b. Allelic variation at HMW — glutenin loci *Glu-1* related to high bread-making quality in hexaploid introgressives *Triticum aestivum* L./ *Triticum durum* Desf. *Plant Breed. Seed Sci.* 54: 39 — 52.

- Pilch J., Głowacz E., Cygankiewicz A. 1999. Wartość wypiekowa ziarna mieszańców pszenicy pochodzących z krzyżowań międzygatunkowych i międzyrodzajowych. *Biul. IHAR* 210: 71 — 83.
- Pomeranz Y., Williams P. C. 1990. Wheat hardness: its genetic, structural and biochemical background, measurements and significance. In: Y. Pomeranz (Ed.). *Advances in Cereal Science and Technology* (AACC, St. Paul, USA) 10: 471 — 544.
- Qu Q. L., Wei X. L., Satoh H., Kumamaru T. 2003. Biochemical and molecular characterization of a rice glutelin allele for the *Glu A-1* gene. *Theor. Appl. Genet.* 107: 20 — 25.
- Redaelli R., Pogna N.E., Ng P.K., 1997. Effects of prolamins encoded by chromosomes *1B* and *1D* on the rheological properties of dough in near-isogenic lines of bread wheat. *Cer. Chem.* 74: 102 — 107.
- Rodriguez-Quijano M., Nieto-Taladriz M. T., Carrillo J. M. 2001. Polymorphism of high molecular weight glutenin subunits in three species of *Aegilops*. *Genetic Resources and Crop Evolution* 48: 599 — 607.
- Rogers W. J., Miller T. E., Payne P. I., Seekings J. A., Sayers E. J., Holt L. M., Law C. N. 1997. Introduction to bread wheat (*Triticum aestivum* L. and assessment for bread-making quality of alleles from *T. boeoticum* Boiss ssp. *Thaouadar* at *Glu-A1* encoding two high-molecular-weight subunits of glutenin. *Euphytica* 93: 19 — 29.
- Rogers W. J., Payne P. I., Seekings J. A., Sayers E. J. 1991. Effect of bread-making quality of x-type and y-type high molecular weight subunits of glutenin. *J. Cereal Sci.* 14: 209 — 221.
- Rogers W.J., Rickatson J. M., Sayers E. J., Low C. N. 1990. Dosage effects of chromosomes of homoeologous groups 1 and 6 upon bread-making quality in hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 80: 281 — 287.
- Rogers W. J., Sayers E. J., Ru K. L. 2001. Deficiency of individual high molecular weight glutenin subunits affords flexibility in breeding strategies for bread-making quality in wheat *Triticum aestivum* L. *Euphytica* 117: 99 — 109.
- Rong J. K., Millet B., Manisterski J., Feldman M. 2000. A new powdery mildew resistance gene: Introgression from wild emmer into common wheat and RFLP-based mapping. *Euphytica* 115: 121 — 126.
- Rousset M., Brabant P., Kota R. S., Dubcovsky J., Dvorak J. 2001. Use of recombinant substitution lines for gene mapping and QTL analysis of bread making quality in wheat. *Euphytica* 119: 81 — 87.
- Sangtong V., Moran D., Chikwamba R., Wang K., Woodman-Clikeman W., Long M., Lee M., Scott M. 2002. Expression and inheritance of the wheat *Glu-1Dx5* gene in transgenic maize. *Theor. Appl. Genet.* 105, 6-7: 937 — 945.
- Saponaro C., Pogna N. E., Castagna R., Pasquini M., Cacciatori P., Redaelli R. 1995. Allelic variation at the *Gli-A1^m*, *Gli-A2^m* and *Glu-A1^m* loci and breadmaking quality in diploid wheat *Triticum monococcum*. *Genet. Res. Camb.* 66: 127 — 137.
- Schoenenberger N., Felber F., Savova-Bianchi D., Guadagnuolo R. 2005. Introgression of wheat DANN markers from A, B and D genomes in early generation progeny of *Aegilops cylindrica* Host × *Triticum aestivum* L. hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 111, 7: 1338 — 1346.
- Sears E. R. 1977. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 19: 585 — 593.
- Sekiguchi S., Ono J., Taira T. 1993. Detection of HMW glutenin genes by DNA hybridization and bread baking quality of amphidiploid synthesized between *Aegilops squarrosa* and *Secale cereale*. *Wheat Inf. Serv.* 76: 77 — 79.
- 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.
- Tanaka H., Nakata N., Osawa M., Tomita M., Tsujimoto H., Yasumuro Y. 2003. Positive effect of the high-molecular-weight glutenin allele, *Glu-D1d*, on the bread-making quality of common wheat. *Plant Breed.* 122, 3: 279 — 286.
- Turchetta T., Ciaffi M., Porceddu E., Lafiandra D. 1995. Relationship between electrophoretic pattern of storage proteins and gluten strength in durum wheat landraces from Turkey. *Plant Breed.* 114: 406 — 412.
- Uhlen A. K., 1990. The composition of high molecular weight glutenin subunits in Norwegian wheats and their relation to bread-making quality. *Norweg. J. Agric. Sci.* 4: 1 — 17.
- Vitelozzi F., Ciaffi M., Dominici L., Ceoloni C. 1997. Isolation of a chromosomally engineered durum wheat line carrying the common wheat *Glu-D1 d* allele. *Agronomie* 17: 413 — 419.

- Wan Y., Wang D., Shewry P. R., Halford N. G. 2002. Isolation and characterization of five novel high-molecular-weight subunit genes from *Triticum timopheevi* and *Aegilops cylindrica*. *Theor. Appl. Genet.* 104: 828 — 839.
- Wan G., Yan Z., Liu K., Zheng Y., D'Ovidio R., Shewry P.R., Halford N.G., Wang D. 2005. Comparative analysis of the D genome-encoded high-molecular weight subunits of glutenin. *Theor. Appl. Genet.* 111, 6: 1183 — 1190.
- Wanous M., Munkvold J., Kruse J., Brachman E., Klawiter M., Fuehrer K. 2003. Identification of chromosome arms influencing expression of the HMW glutenins in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 106, 2: 213 — 220.
- Watanabe N., Maum Akond A. S. M. G., Nachit M. M. 2006. Genetic mapping of the gene affecting polyphenol oxidase activity in tetraploid durum wheat. *J. Appl. Genet.* 47 (3): 201 — 205.
- Wieser H., Zimmermann G. 2000. Importance of amounts and proportions of high molecular weight subunits of glutenin for wheat quality. *Eur. Food Res. Technol.* 210: 324 — 330.
- Williams M. D. H., Pena R. J., Mujeeb-Kazi A. 1993. Seed protein and isozyme variations in *Triticum tauschii* (*Aegilops squarrosa*). *Theor. Appl. Genet.* 87: 257 — 263.
- Yan Y., Hsam S. L. K., Yu J., Jiang Y., Zeller F. J. 2003. Allelic variation of the HMW glutenin subunits in *Aegilops tauschii* accessions detected by sodium dodecyl sulphate (SDS-PAGE), acid polyacrylamide gel (A-PAGE) and capillary electrophoresis. *Euphytica* 130: 377 — 385.
- Yan Y., Zheng J., Xiao Y., Yu J., Hu Y., Cai M., Li Y., Hsam S. L. K., Zeller F. J. 2004. Identification and molecular characterization of a novel y-type *Glu-D' 1* glutenin gene of *Aegilops tauschii*. *Theor. Appl. Genet.* 108: 1349 — 1358.
- Yueming Y., Hsam S. L. K., Jiang Y., Zeller F. J. 2003. Allelic variation of the HMW glutenin subunits in *Aegilops tauschii* accessions detected by sodium dodecyl sulphate (SDS-PAGE), acid polyacrylamide gel (A-PAGE) and capillary electrophoresis. *Euphytica* 130: 377 — 385.
- Zemetra R. S., Morris R., Mattern P. J., Seip L. 1987. Gene locations for flour quality in winter wheat using reciprocal chromosome substitutions. *Crop Sci.* 27: 677 — 681.
- Zeven A. C., Waning J. 1986. The degree of similarity of backcross lines of *Triticumaestivum* cultivars Manitou and Neepawa with *Aegilops speltoides* accessions as donors. *Euphytica* 35: 677 — 685.