

PAWEŁ CZ. CZEMBOR  
MAGDALENA RADECKA  
EDWARD ARSENIUK

Zakład Fitopatologii, Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie

## Mapowanie loci odporności pszenicy ozimej na septoriozę paskowaną powodowaną przez grzyba *Mycosphaerella graminicola*\*

### Mapping of resistance loci to septoria tritici blotch caused by fungus *Mycosphaerella graminicola* in wheat

W pracy przedstawiono wyniki analizy loci cech ilościowych (QTL) związanych z odpornością liści siewek pszenicy na septoriozę paskowaną powodowaną przez grzyba *Mycosphaerella graminicola* (anamorfa *Septoria tritici*). Badano linie podwojonych haploidów wyprowadzonych z kombinacji krzyżówkowej odmian Liwilla (odporna) i Begra (podatna). Reakcja odporności populacji była badana w warunkach kontrolowanych metodą odciętych liści siewek i na całych siewkach. Rośliny inokulowano mieszaniną izolatów *S. tritici*. W analizie QTL wykryto loci odporności ilościowej (QRL, quantitative resistance loci) na chromosomach: 3A, 7A, 2B, 5B i 3D. Pojedynczy QTL wyjaśniał zmienność fenotypową w zakresie od 8,3% (LOD = 2,70) do 30,0% (LOD = 8,71). W największym stopniu (30,0%) zmienność porażenia liści wyjaśniał locus *QStb.ihar-7A* zlokalizowany na chromosomie 7AS. Jest to pierwsze doniesienie o występowaniu loci odporności na STB na tym chromosomie. Podobnie, lokalizacja na chromosomie 3DL locus *QStb.ihar-3D*, który wyjaśnia 11,8% (LOD = 3,66) zmienności badanej cechy nie została dotąd opisana w literaturze w kontekście odporności na *S. tritici*. QRL wykryte na chromosomach 3A, 2B i 5B zlokalizowano w pobliżu opisanych w literaturze loci odporności na *S. tritici*, tj. *QStb.riso-3A.2*, *QStb.riso-2B* i *Stb1*. Ich wzajemne relacje na tym etapie badań są trudne do określenia. Przedstawione wyniki wskazują na złożony i wielogenowy charakter odporności na septoriozę paskowaną odmiany Liwilla.

**Słowa kluczowe:** mapowanie QTL, *Mycosphaerella graminicola*, odporność na choroby, stadium siewki, pszenica

We present results on analysis of quantitative trait loci (QTL) associated with resistance on seedlings leaves of wheat to septoria tritici blotch (STB) caused by fungus *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*). A population of doubled haploid (DH) lines derived from a cross between cultivars Liwilla (resistant) and Begra (susceptible) were investigated in the research. Resistance of the population was evaluated under controlled conditions using seedling detached leaves and whole

\* Praca została wykonana w ramach projektu badawczego 2 P06A 006 26, finansowanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego

seedlings methods. Individuals were inoculated with mixture of *S. tritici* isolates. QTL analysis revealed quantitative resistance loci (QRL) on chromosomes: 3A, 7A, 2B, 5B and 3D. The percentage of phenotypic variance explained by a single QRL ranged from 8.3% (LOD = 2.70) to 30.0% (LOD = 8.71). The highest phenotypic variance (30%) of the resistance reaction of leaves was explained by locus *QStb.ihar-7A* detected on chromosome 7AS. For the first time we report resistance locus on this chromosome. The same holds for chromosome 3DL on which locus *QStb.ihar-3D* explained 11.8% (LOD = 3.66) of the phenotypic variance and this region of wheat genome associated with resistance to STB was not reported previously. QRLs detected on chromosomes 3A, 2B and 5B were localized in vicinity to already described in literature resistance loci to *S. tritici*, namely *QStb.riso-3A.2*, *QStb.riso-2B* and *Stb1*. At this stage of the research we can not establish their relationships accurately. The results indicate on complex and polygenic nature of resistance to STB in cultivar Liwilla.

**Key words:** disease resistance, *Mycosphaerella graminicola*, QTL mapping, seedling stage, wheat

## WSTĘP

Septorioza paskowana (STB, septoria tritici blotch) powodowana przez grzyba *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) Shroeter (stadium niedoskonałe *Septoria tritici* Rob. ex Desm.) jest ważną chorobą we wszystkich rejonach uprawy pszenicy. W warunkach sprzyjających rozwojowi choroby, septorioza paskowana może powodować straty w plonie pszenicy sięgające 60% (Eyal, 1981; King i in., 1983; Eyal i in., 1985). *S. tritici* dominuje na obszarach o klimacie śródziemnomorskim, niemniej jednak zanotowano jej występowanie na prawie wszystkich kontynentach (Eyal i in., 1987). W ciągu ostatnich dwudziestu lat wzrosło nasilenie występowania *S. tritici* zwłaszcza w Europie zachodniej (Jones, 1985; Shaw, 1999) jak i w Polsce (Zamorski i Nowicki, 1996, 1998; Gazek i Sikora, 1998).

Hodowla odpornościowa jest powszechnie stosowaną metodą walki z chorobami liści pszenicy i STB nie należy do wyjątków. Uwarunkowana genetycznie odporność na STB wyraża się zmniejszoną powierzchnią nekrozy liścia i powierzchni liścia pokrytej piknidiami (owocnikami grzyba zawierającym zarodniki konidialne) lub tylko jednym z wymienionych elementów odporności. W literaturze są doniesienia o odporności rasowo-specyficznej lub ilościowej. Odporność rasowo-specyficzna jest zwykle prawie całkowita, warunkowana przez pojedyncze geny i zgodna z teorią gen-na-gen (Brading i in., 2002). W ostatnich latach opisano geny główne odporności na *S. tritici*, przyjmując oznaczenie od *Stb1* do *Stb12* oraz *Stb15* (Somasco i in., 1996; Arraiano i in., 2001 b, 2007; Brading i in., 2002; Adhikari i in., 2003; McCartney i in., 2003; Adhikari i in., 2004 a, b, c; Chartrain, 2004; Chartrain i in., 2005 a, b). W przypadku czterech rasowo-specyficznych genów odporności (*Stb10*, *Stb11*, *Stb12* i *Stb15*) do mapowania wykorzystano analizę loci ilościowych (QTL), ponieważ niektóre linie potomne nie mogły być jednoznacznie sklasyfikowane jako odporne lub podatne (Chartrain i in., 2005 a, b; Arraiano i in., 2007). W literaturze opisano również loci o charakterze ilościowym na chromosomach 2B, 3A, 6B i 7B (Eriksen i in., 2003); 1DS, 2DS, 6DS, 3DL i 7BL (Simón i in., 2004) oraz 7D (Arraiano i in., 2007). Większość z wymienionych loci odporności została zidentyfikowana przy użyciu pojedynczych izolatów. Wykorzystywano również obserwacje reakcji odporności w stosunku do naturalnie występującej populacji patogena (Wilson, 1985) jak i mieszaniny izolatów (Eriksen i in., 2003).

Podobnie jak w przypadku innych układów pasożytniczych, również *Septoria tritici* jest zdolna w stosunkowo krótkim czasie (5 lat) przełamać odporność warunkowaną przez geny główne (Ahmed i in., 1996; Mundt i in., 1999). Co więcej, z danych doświadczeń przeprowadzonych przez Mundt i wsp. (1999) wynika, że nawet odporność ilościowa na STB może ulec załamaniu, ale jest znacznie dłużej efektywna w porównaniu do odporności monogenicznej. W Polsce stwierdzono występowanie stadium doskonałego *M. graminicola* (Zamorski i Nowicki, 1996), co może się przyczynić w krótkim czasie do znacznego obniżenia poziomu odporności uprawianych odmian pszenicy na skutek rekombinacji genów wirulencji i agresywności grzyba (Ahmed i in., 1996; Cowger i in., 2000).

W celu większego zróżnicowania wykorzystywanych w hodowli źródeł odporności podjęto badania nad określeniem markerów molekularnych sprzężonych z loci odporności na porażenie przez *S. tritici* w odmianie pszenicy ozimej Liwilla w stadium siewki.

#### MATERIAŁ I METODY

Do doświadczeń wykorzystano populację mieszańcową wyprowadzoną z kombinacji krzyżówkowej odmian pszenicy ozimej Liwilla i Begra otrzymanej w ramach wcześniejszych prac badawczych (Czembor i in., 2003). Liwilla charakteryzuje się wysokim poziomem odporności na septoriozy zbóż, a Begra podatnością (Arseniuk i in., 1995). Z kombinacji krzyżówkowej odmian Liwilla i Begra uzyskano pokolenie F<sub>1</sub>, z którego drogą androgenezы w kulturach *in vitro* wyprowadzono podwojone haploidy (DH).

W badaniach nad reakcją populacji mapującej na porażenie przez patogena wykorzystano mieszaninę 4 izolatów *Septoria tritici* z kolekcji Zakładu Fitopatologii (IHAR, Radzików), pochodzące z różnych regionów Polski: St1-2, St9-1, St10-1 i St13-1. Izolaty namnażano na pożywcę stałej (ekstrakt drożdżowy i maltoza) przez 5–8 dni w ciemności (Eyal i in., 1987), po czym zebrane zarodniki konidialne przechowywano w porcjach w temp. -80°C.

Dwie odmiany rodzicielskie i 154 linie DH badano pod kątem ich reakcji na inokulację *S. tritici*. Doświadczenia przeprowadzono w warunkach kontrolowanych dwiema metodami: na całych siewkach oraz na odciętych liściach siewek w oparciu o metodę opisaną przez Arraiano i wsp. (2001 a). W pierwszej metodzie siewki (osiem dla każdego obiektu) rosły w paletach ogrodniczych w temp. 22°C i fotoperiodzie 16 godz. światła: 8 godz. ciemności. Każda paleta mieściła 108 siewek. Z chwilą osiągnięcia przez siewki stadium drugiego liścia wykonano inokulację zawiesiną zarodników o stężeniu 10 × 10<sup>6</sup>/ml (100 ml zawiesiny na paletę ogrodniczą). Następnie, rośliny umieszczano w namiotach inkubacyjnych wyłożonych bibułą nasiąkniętą wodą w celu utrzymania wilgotności około 90%. Przez pierwsze 48 godzin po inokulacji nie używano światła, utrzymywano temperaturę 22°C. Po tym okresie przywrócono fotoperiod 16 godz. światła: 8 godz. ciemności wciąż utrzymując rośliny w namiocie inkubacyjnym i wysokiej wilgotności powietrza. Po 21 dniach od inokulacji oceniano procent powierzchni liści pokrytej nekrozą. W tym celu osiem liści danego obiektu fotografowano aparatem cyfrowym (Canon EOS 10D, obiektyw makro 50 mm/f2,5). Obraz cyfrowy porażonych liści analizowano przy

pomocy oprogramowania komputerowego WinCam wersja 2004a (Regent Instruments Inc., 2672, Chemin Sainte-Foy, Quebec, Qc G1V 1V4, Kanada).

W metodzie odciętych liści, siewki inokulowano w sposób jak opisano powyżej, a następnie odcinano 4 segmenty liści o długości 3 cm dla każdego obiektu. Segmenty liści umieszczano w pojemnikach pomiędzy dwiema warstwami agaru zawierającego benzimidazol (przeciwdziała starzeniu się tkanki roślinnej) w taki sposób, że pośrodku ułożonego liścia była pusta przestrzeń. Przez pierwsze 48 godzin po inokulacji, pojemniki utrzymywano w ciemności i temp. 22°C, a następnie ustalono fotoperiod 16 godz. światła: 8 godz. ciemności. Po 19 dniach inkubacji, oceniano stopień porażenia segmentów liści. Każdy pojemnik z wyłożonymi segmentami liści fotografowano, a otrzymany obraz analizowano przy pomocy oprogramowania komputerowego WinCam.

W przypadku testu na siewkach doświadczenie przeprowadzono w trzech powtórzeniach metodą losowanych bloków, natomiast dla odciętych liści zastosowano układ bloków niekompletnych również w trzech powtórzeniach. Wszystkie powtórzenia wykonywano w różnym czasie ze względu na ograniczenia dostępnej przestrzeni w komorze fitotronowej. Analizę wariancji, test Dunetta i korelację Pearsona wykonano przy użyciu pakietu statystycznego SAS 9.0 (SAS Institute, 2004).

Otrzymana wcześniej mapa molekularna pszenicy Liwilla × Begra (Czembor i in., 2007) wraz z danymi fenotypowymi (z doświadczeń przeprowadzonych na całej siewce i na odciętym liściu) zostały poddane analizie loci cech ilościowych (QTL) metodą MQM (Multiple QTL Mapping) w pakiecie MapQTL 5.0 (Van Ooijen, 2004). Ponieważ dane molekularne zostały opracowane dla wybranych 74 linii DH (Czembor i in., 2007), w analizie QTL wykorzystano tylko dane fenotypowe dla tych obiektów. Wartość krytyczną LOD (Logarithmic Odds) dla statystycznie istotnych loci QTL dla danego doświadczenia określono testem permutacji (MapQTL 5).

## WYNIKI I DYSKUSJA

### **Ocena reakcji populacji mapującej na zakażenie mieszaniną izolatów *S. tritici***

Ocena stopnia porażenia liści przez zastosowanie komputerowej analizy obrazu pozwoliła na uzyskanie bardzo precyzyjnych i miarodajnych wyników, bliższych rzeczywistego oszacowania efektu danego loci cechy ilościowej. Dotychczasowe metody oceny wizualnej stopnia porażenia liścia zazwyczaj dokonywano w skali 0–9 (Eyal i in., 1987), co wiązało się z obniżeniem stopnia zróżnicowania między obiektami i obciążone było błędem subiektywnej oceny oceniającego.

W doświadczeniach nad oceną stopnia porażenia obiektów przez mieszaninę izolatów *S. tritici* zastosowano dwie metody. W pierwszym doświadczeniu metoda odciętych liści pozwalała przetestować stosunkowo dużą liczbę obiektów jednocześnie, ale była zdecydowanie bardziej pracochłonna (wykładanie liści na agar). Z analizy wariancji dla doświadczenia wykonanego tą metodą (tab. 1) wynika, że linie DH istotnie różnią się reakcją na inokulację mieszaniną izolatów *S. tritici*. Dużą część zmienności w układzie doświadczenia należy przypisać zmiennej „pojemnik”, która jest znacznie wyższa w porównaniu do zmienności wygenerowanej przez zmienną „odmiana/linia” (średni kwadrat odchyłek,

tab. 1). Obydwie odmiany rodzicielskie wykazywały skrajnie odmienną reakcję na inokulację *S. tritici*. Liście odmiany Liwilla (odporna) były pokryte średnio nekrozą w 7,2%, natomiast odmiany Begra (podatna) w 36,6%. Zanotowano występowanie linii DH o większej i mniejszej powierzchni nekrotycznej w porównaniu do odmian rodzicielskich (tab. 1), ale nie różniły się one istotnie statystycznie (test obustronny Dunnetta, wartość krytyczna 3,59).

Tabela 1

**Analiza wariancji powierzchni pokrycia nekrozą liści (%) populacji potomnej i odmian rodzicielskich po inokulacji mieszaniną izolatów *S. tritici* (test na odciętych liściach siewki)**  
**Analysis of variance for percentage leaf area covered by necrosis in seedling detached leaf experiment for offspring population and parental cultivars after inoculation with mixture of *Septoria tritici* isolates**

Źródła zmienności Source	Stopnie swobody Degrees of freedom	Suma kwadratów odchyleń Sum of squares	Średni kwadrat odchyleń Mean square	Wartość F F value
Odmiany/linie DH Cultivars/DH lines	153	154166,60	1007,62	3,68**
Pojemnik Box	24	92535,90	3855,66	14,08**
Błąd Error	1646	549563,55	903,04	
Razem Total	1823	796266,06		
Wybrane wartości z analizy wariancji From ANOVA				
Rodzice — Parents		Populacja potomna — Offspring population		
Liwilla	Begra	Min.	Średnia – Mean	Max.
7,2	36,6	1,2	13,2	44,2

\*\* Istotność na poziomie  $\alpha = 0,01$ ; Significant at the  $\alpha = 0.01$

W drugim doświadczeniu ocenę stopnia porażenia obiektów patogenem wykonano na siewkach w stadium drugiego liścia. Z analizy wariancji (tab. 2) wynika, że linie DH istotnie różniły się reakcją na inokulację mieszaniną izolatów *S. tritici*. Odmiany rodzicielskie wykazały skrajnie odmienną reakcję na inokulację. Odmiana Liwilla wykazała pokrycie liścia nekrozą w 9,5% a odmiana Begra w 66,9% (tab. 2). Odmiana Liwilla wyróżniała się najniższym stopniem porażenia wśród badanych obiektów. Tylko jeden obiekt był w większym stopniu porażony niż odmiana Begra.

Zakres zmienności badanych obiektów w reakcji na inokulację patogenem był prawie dwukrotnie wyższy w doświadczeniu na siewkach w porównaniu do doświadczenia wykonanego na odciętych liściach (tab. 1 i 2). Wydaje się, że układ doświadczalny wykorzystujący segmenty liści wykładane na agar w pojemnikach jest bardziej wrażliwy na zmiany w warunkach środowiska w porównaniu do doświadczeń prowadzonych na siewkach. Arraiano i wsp. (2001 b) wykorzystując dwa izolaty *S. tritici* IPO323 i IPO94269 wykazali wpływ światła, temperatury i stężenia benzimidazolu na stopień porażenia patogenem w testach na odciętym liściu. Niemniej jednak, w przypadku obu izolatów uzyskano wysokie współczynniki korelacji z testami wykonanymi na siewkach i roślinach dorosłych (Arraiano i in., 2001 a). W przypadku doświadczeń przeprowa-

dzonych w naszych warunkach, uzyskano istotny ( $P = 0,0072$ ), ale niski współczynnik korelacji Pearsona (0,2145) między testem wykonanym na odciętych liściach i siewkach. Z naszych obserwacji wynika, że bliższe naturalnym i bardziej stabilne są warunki doświadczenia wykonanego na siewkach niż na odciętych liściach. Co więcej, w przypadku odpowiedzi odpornościowej roślin o charakterze ilościowym, większa powierzchnia liścia (testy na całych siewkach) pozwala na dokładniejszą ocenę zróżnicowania badanych obiektów.

Tabela 2

**Analiza wariancji powierzchni pokrycia nekrozą liści (%) populacji potomnej i odmian rodzicielskich po inokulacji mieszaniną izolatów *S. tritici* (test na całej siewce)**

**Analysis of variance for percentage leaf area covered by necrosis in whole seedling experiment for offspring population and parental cultivars after inoculation with mixture of *Septoria tritici* isolates**

Źródła zmienności Source	Stopnie swobody Degrees of freedom	Suma kwadratów odchyleń Sum of squares	Średni kwadrat odchyleń Mean square	Wartość F F value
Odmiany/linie DH Cultivars/DH lines	155	56646,51	365,46	2,00**
Błąd Error	312	56898,24	182,37	
Razem Total	467	113544,74		
Wybrane wartości z analizy wariancji From ANOVA				
Rodzice — Parents		Populacja potomna — Offspring population		
Liwilla	Begra	Min.	Średnia — Mean	Max.
9,5	66,9	11,2	28,5	71,0

\*\* Istotność na poziomie  $\alpha = 0,01$ ; Significant at the  $\alpha = 0.01$

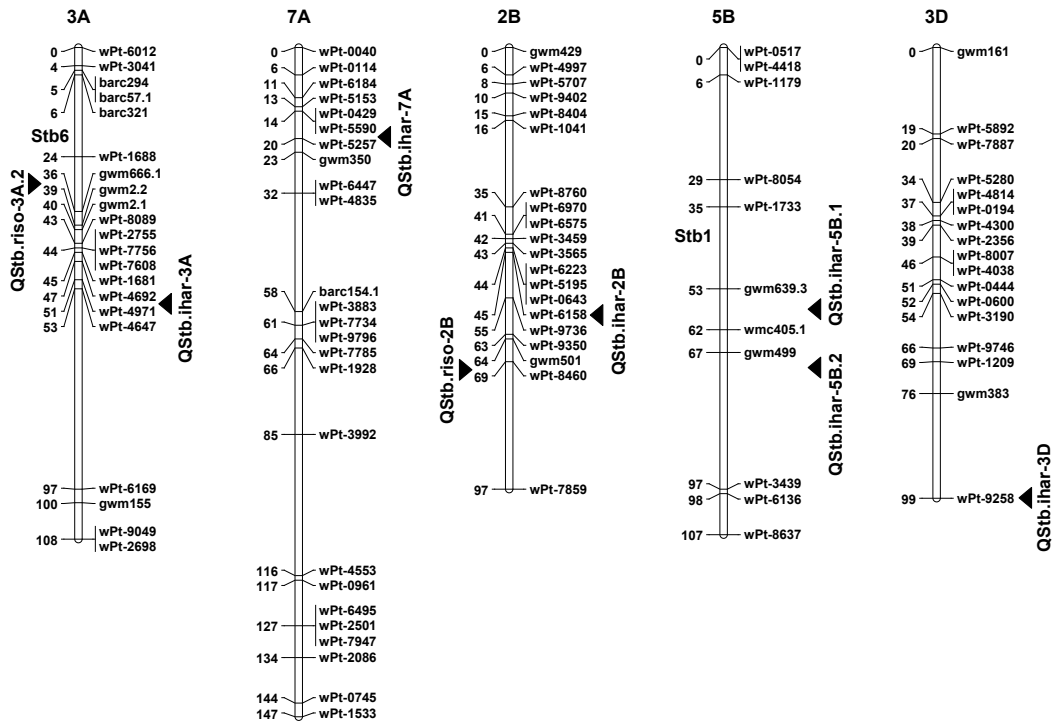
### Mapowanie loci odporności

Mapa molekularna Liwilla  $\times$  Begra (Czembor i in., 2007) wraz z danymi fenotypowymi z testów fitopatologicznych zostały poddane analizie loci cech ilościowych (QTL) metodą MQM. Wartość krytyczna, dla statystycznie istotnych loci QTL dla danego doświadczenia określono testem permutacji. Wynosił on odpowiednio 2,75 i 2,76 dla testu na odciętych liściach i na całych siewkach. Rzeczywista wartość krytyczna LOD wyliczona dla danych warunków analizy jest nieznacznie niższa od zwykle przyjmowanej wartości LOD = 3,0, co pozwoliło na wykrycie większej liczby istotnych statystycznie QTL (tab. 3). Wykryto QTL związane z odpornością (QRL, Quantitative Resistance Loci) na porażenie liści przez *S. tritici* na chromosomach: 3A, 7A, 2B, 5B, 3D (rys. 1). Zidentyfikowane QRL wyjaśniają reakcję odpornościową roślin w stadium siewki. W dalszych badaniach należy potwierdzić ich efektywność w stadium rośliny dorosłej. W literaturze opisywane są przypadki reakcji odpornościowej na te same izolaty *S. tritici* zarówno w stadium siewki jak i rośliny dorosłej, jak również występowania odporności tylko na siewkach (Kema i Van Silfhout, 1997). Podobnie Eriksen i wsp. (2003) zidentyfikował cztery QTL odporności na porażenie liści przez *S. tritici* w warunkach polowych na chromosomach: 2B, 7B, 3A i 6B, z których dwa ostatnie również były efektywne w stadium siewki.

**Wykryte QTL odporności na septoriozę paskowaną w populacji Liwilla × Begra**  
**QTLs detected for septoria tritici blotch in a Liwilla × Begra population**

Marker lub przedział na chromosomie istotnie sprzężony z QTL; wartość LOD i procent zmienności wyjaśniany przez dany QTL Marker or interval significantly associated with QTL; LOD value and percentage of phenotypic variance explained by a QTL	Doświadczenie: odcięty liść siewki (Wartość progowa LOD = 2,75) Experiment: seedling detached leaf (LOD threshold = 2.75)	Doświadczenie: całe siewki (Wartość progowa LOD = 2,76) Experiment: whole seedlings (LOD threshold = 2.76)
<i>QStb.ihar-3A</i> (wPt-4692÷wPt-4971)	LOD %expl	4,27 16,27
<i>QStb.ihar-7A</i> (wPt-5590÷wPt-5257)	LOD %expl	8,71 30,0
<i>QStb.ihar-2B</i> (wPt-6158)	LOD %expl	2,70 8,3
<i>QStb.ihar-5B.1</i> (wms639.3÷wmc405.1)	LOD %expl	3,04 20,6
<i>QStb.ihar-5B.2</i> (wms499÷wPt-3439)	LOD %expl	2,84 13,0
<i>QStb.ihar-3D</i> (wPt-9258)	LOD %expl	3,66 11,8

Poszczególne QTL wyjaśniały zmienność w stopniu porażenia liści w zakresie od 8,3% (LOD = 2,7) do 30,0% (LOD = 8,71) (tab. 3). Największy zakres zmienności (30,0%) w porażeniu liści wyjaśniał *QStb.ihar-7A* zlokalizowany na chromosomie 7AS. Jest to pierwsze doniesienie o występowaniu loci odporności na STB na tym chromosomie. Podobnie, zlokalizowany na chromosomie 3DL locus *QStb.ihar-3D*, który wyjaśnia 11,8% zmienności badanej cechy nie został dotąd opisany w literaturze w kontekście odporności na *S. tritici*. *QStb.ihar-3A* zidentyfikowany na chromosomie 3A został zmapowany około 10cM od loci odporności na STB warunkowanym przez QTL wykryty przez Eriksen i wsp. (2003) *QStb.riso-3A.2* oraz gen rasowo-specyficzny *Stb6* (Brading i in., 2002) (rys. 1). Wzajemne relacje opisanych loci odporności na chromosomie 3A na tym etapie badań trudno określić. Można jedynie przypuszczać, że mamy do czynienia z różnymi loci blisko sprzężonymi lub różnymi allelami tego samego locus (Eriksen i in., 2003). Na chromosomie 5B zlokalizowano dwa loci QTL, tj. *QStb.ihar-5B.1* i *QStb.ihar-5B.2* (rys. 1), które prawdopodobnie dotyczą tego samego locus odporności. Jest to tym bardziej prawdopodobne, że obydwie QTL zostały wykryte na podstawie danych fenotypowych z dwóch różnych doświadczeń (na odciętym liściu i na całych siewkach). Dodatkowo w pobliżu tych loci zmapowano gen rasowo-specyficzny *Stb1* (Adhikari i in., 2004 c) i ponownie nie można wykluczyć allelizmu między tymi genami. Podobnie sytuacja wygląda na chromosomie 2B (rys. 1), gdzie *QStb.ihar-2B* sąsiaduje z *QStb.riso-2B* (Eriksen i in., 2003).



Rys. 1. Loci QTL sprzężone z odpornością na septoriozę paskowaną na całych siewkach i odciętych liściach w populacji Liwilla × Begra (wskazano po prawej stronie chromosomu) oraz znanych loci odporności na STB w pszenicy (wskazano po lewej stronie chromosomu). Mapy sprzężeniowe chromosomów pochodzą z publikacji Czembor i wsp. (2007)

Fig. 1. QTLs associated with resistance to septoria tritici blotch on whole seedlings and detached leaves in population Liwilla × Begra (indicated on the left side of the chromosome) and position of already know resistance loci to STB in wheat (indicated on the right side of the chromosome). Linkage maps of chromosomes are adapted from map published by Czembor *et al.* (2007)

Niemniej jednak, prawdopodobieństwo występowania QRL na chromosomie 2B jest mniejsze w porównaniu do pozostałych QRL, ponieważ wartość  $LOD = 2,7$  była nieznacznie poniżej przyjętego poziomu krytycznego  $LOD = 2,76$  (tab. 3). W rejonie lokalizacji *QStb.ihar-2B* oraz *QStb.ihar-5B.2* zostały wcześniej na tej samej populacji zmapowane QTL odporności na *Stagonospora nodorum* (Czembor i in., 2003). Być może obydwa loci odporności na STB należą do bloku genów odporności na różne choroby, podobnie jak to ma miejsce w przypadku genu *Stb2* (Adhikari i in., 2004 b) zmapowanym na chromosomie 3BS w rejonie występowania licznych genów odporności na patogeny: *S. nodorum* (Czembor i in., 2003; Schnurbush i in., 2003), *Puccinia graminis* (Spielmeyer i in., 2003), *Fusarium graminearum* (Buerstmayr i in., 2003), *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* (Faris i in., 1999) i *Puccinia striiformis* (Manilal i in., 2003).



Wyniki przeprowadzonych badań potwierdzają złożoność genetyki odporności na STB w odmianie Liwilla, jednocześnie zidentyfikowane QTL odporności o dużych efektach jak *QStb.iHar-7A* mogą posłużyć jako źródło odporności na septoriozę paskowaną w programach hodowlanych pszenicy.

#### WNIOSKI

1. Uzyskano dokładniejszą ocenę zróżnicowania obiektów w reakcji na porażenie przez patogena w doświadczeniach przeprowadzonych na całych siewkach niż na odciętych liściach.
2. Odporność odmiany Liwilla w stadium siewki na porażenie przez *S. tritici* może być warunkowana przez pięć loci cech ilościowych.
3. Locus *QStb.iHar-7A* zlokalizowany na chromosomie 7AS wyjaśniający zmienność porażenia liści w 30,0% może być wykorzystany w hodowli pszenicy o podwyższonej odporności na *S. tritici*.

#### LITERATURA

- Adhikari T. B., Anderson J. M., Goodwin S. B. 2003. Identification and molecular mapping of a gene in wheat conferring resistance to *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology* 93: 1158 — 1164.
- Adhikari T. B., Cavaletto J. R., Dubcovsky J., Giéco J. O., Schlatter A. R., Goodwin S. B. 2004 a. Molecular mapping of the *Stb4* gene for resistance to septoria tritici blotch in wheat. *Phytopathology* 94: 1198 — 206.
- Adhikari T. B., Wallwork H., Goodwin S. B. 2004 b. Microsatellite markers linked to the *Stb2* and *Stb3* genes for resistance to septoria tritici blotch in wheat. *Crop Science* 44: 1403 — 1411.
- Adhikari T. B., Yang X., Cavaletto J. R., Hu X., Buechley G., Ohm H. W., Shaner G., Goodwin S. B., 2004 c. Molecular mapping of *Stb1*, a potentially durable gene for resistance to septoria tritici blotch in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 109: 944 — 953.
- Ahmed H. U., Mundt C. C., Hoffer M. E., Coakly S. M. 1996. Selective influence of wheat cultivars on pathogenicity of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*). *Phytopathology* 86: 454 — 458.
- Arraiano L. S., Chartrain L., Bossolini E., Slatter H. N., Keller B., Brown J. K. M. 2007. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola*. *Plant Pathology* 56: 73 — 78.
- Arraiano L. S., Brading P. A., Brown J. K. M. 2001 a. A detached leaf technique to study resistance to *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*) in wheat. *Plant Pathology* 50: 339 — 346.
- Arraiano L. S., Worland A. J., Brown J. K. M. 2001 b. Chromosomal location of a gene for resistance to septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat Synthetic 6x. *Theor. Appl. Genet.* 103: 758 — 764.
- Arzeniuk E., Czembor H. J., Sowa W., Krysiak H., Zimny J. 1995. Genotypic reaction of triticale, wheat and rye to inoculation with *Stagonospora* (= *Septoria*) *nodorum* under field conditions and *S. nodorum* and *S. tritici* under controlled environment. *Biul. IHAR* 195/196: 209 — 246.
- Brading P. A., Verstappen E. C. P., Kema G. H. J., Brown J. K. M. 2002. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the septoria tritici blotch pathogen. *Phytopathology* 92: 439 — 445.
- Buerstmayr H., Steiner B., Hartl L., Griesser M., Angerer N., Lengauer D., Miedaner T., Schneider B., Lemmens M. 2003. Molecular mapping of QTLs for Fusarium head blight resistance in spring wheat. II. Resistance to fungal penetration and spread. *Theor. Appl. Genet.* 107: 503 — 508.
- Chartrain L. 2004. Genes for isolate-specific and partial resistance to septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in wheat. Norwich, UK: University of East England, PhD thesis.

- Chartrain L., Berry S. T., Brown J. K. M. 2005 a. Resistance of wheat line Kavkaz-K4500 L.6.A.4 to septoria tritici blotch controlled by isolate-specific resistance genes. *Phytopathology* 95: 664 — 71.
- Chartrain L., Joaquim P., Berry S. T., Arraiano L. S., Azanza F., Brown J. K. M. 2005 b. Genetics of resistance to septoria tritici blotch in the Portuguese wheat breeding line TE 9111. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1138 — 44.
- Czembor P. C., Arseniuk E., Czaplicki A., Song Q. J., Cregan P. B., Ueng P. P. 2003. QTL mapping of partial resistance in winter wheat to *Stagonospora nodorum* blotch. *Genome* 46 (4): 546 — 554.
- Czembor P. Cz., Radecka M., Arseniuk E. 2007. Mapa molekularna pszenicy (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 243: 279 — 288.
- Cowger C., Hoffer M. E., Mundt C. C. 2000. Specific adaptation by *Mycosphaerella graminicola* to a resistant wheat cultivar. *Plant Pathol.* 49: 445 — 451.
- Eriksen L., Borum F., Jahoor A. 2003. Inheritance and localisation of resistance to *Mycosphaerella graminicola* causing septoria tritici blotch and plant height in the wheat (*Triticum aestivum* L.) genome with DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* 107: 515 — 527.
- Eyal Z. 1981. Integrated control of Septoria diseases of wheat. *Plant Dis.* 65: 763 — 768.
- Eyal Z., Scharen A. L., Huffman M. D., Prescott J. M. 1985. Global insights into virulence frequencies of *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology* 75: 1456 — 1462.
- Eyal Z., Scharen A. L., Prescott J. M., van Ginkel M. 1987. The Septoria diseases of wheat: concepts and methods of disease management. Mexico, D.F.:CIMMYT: 46 pp.
- Faris J. D., Li W. L., Liu D. J., Chen P. D., Gill B. S. 1999. Candidate gene analysis of quantitative disease resistance in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 98: 219 — 225.
- Gazek M., Sikora H. 1998. The occurrence of *Septoria tritici* and its teleomorph *Mycosphaerella graminicola* in the region of Upper Silesia in 1996. *Journal of Plant Protection Research* 38: 23 — 29.
- Jones D. G. 1985. Partial resistance, cultivar mixture and epidemic development in the *Septoria nodorum*-wheat association. In: Scharen A.L. (ed.) *Proceedings 2<sup>nd</sup> International Septoria of Cereals Workshop*. Montana State University, Bozeman, USA: 1 — 8.
- Kema G. H. J., Van Silfhout C. H. 1997. Genetic variation for virulence and resistance in the wheat *Mycosphaerella graminicola* pathosystem III. Comparative seedling and adult plant experiments. *Phytopathology* 87: 266 — 272.
- King J. E., Cook R. J., Melville S. C. 1983. A review of Septoria diseases of wheat and barley. *Ann. Appl. Biol.* 102: 345 — 373.
- Manilal H. W., Singh R. P., Huerta-Espino J., Palacios G., Rajaram S., Hoisington D. H. 2003. Characterization of genes for durable resistance to leaf rust and yellow rust in CIMMYT spring wheats. *Plant & Animal Genomes XI Conference*, abstract P383.
- McCartney C. A., Brule-Babel A. L., Lamari L., Somers D. J. 2003. Chromosomal location of a race-specific resistance gene to *Mycosphaerella graminicola* in the spring wheat ST6. *Theor. Appl. Genet.* 107: 1181 — 6.
- Mundt C. C., Hoffer M. E., Ahmed H. U., Coakley S. M., Dileone J. A., Cowger C. 1999. Population genetics and host resistance. In: Lucas J. A., Bowyer P., Anderson H. M. (eds.) *Septoria on cereals: a study of pathosystems*. CABI Publishing, Oxon, UK, pp. 115 — 130.
- SAS Institute. 2004. *The SAS system for Windows*. Release 9.1.3. SAS Inst., Cary, NC, USA.
- Schnurbusch T., Paillard S., Fossati D., Messmer M., Schachermayr G., Winzeler M., Keller B. 2003. Dissecting quantitative and durable *Stagonospora glume* blotch resistance in Swiss winter wheat. *Theor. Appl. Genet.* 107: 1226 — 1234.
- Shaw M. W. 1999. Population dynamics of Septoria in the crop ecosystem. In: Lucas J. A., Bowyer P. and Anderson H. M. (eds.) *Septoria on cereals: a study of pathosystems*. CABI Publishing, Oxon, UK: 82 — 95.
- Simón M. R., Ayala F. M., Cordo C. A., Röder M. S., Börner A. 2004. Molecular mapping of quantitative trait loci determining resistance to septoria tritici blotch caused by *Mycosphaerella graminicola* in wheat. *Euphytica* 138: 41 — 48.
- Somasco O. A., Qualset C. O., Gilchrist D. G. 1996. Single-gene resistance to septoria tritici blotch in the spring wheat cultivar Tadinia. *Plant Breeding* 115: 261 — 7.

- Spielmeier W., Sharp P. J., Lagudah E. S. 2003. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Sci.* 43: 333 — 336.
- Van Ooijen J. W. 2004. MapQTL 5, Software for mapping of quantitative loci in experimental populations. Kyazma B. V., Wageningen, Netherlands.
- Wilson R. E. 1985. Inheritance of resistance to *Septoria tritici* in wheat. *Septoria of Cereals: Proceedings of the Workshop*. A. L. Scharen (ed.), Montana State University, Bozeman, USA: 33 — 35.
- Zamorski C., Nowicki B. 1998. Remarks on the occurrence of septoria leaf blotch (*Mycosphaerella graminicola*) on winter wheat in Poland. *Biul. IHAR* 204: 267 — 275.
- Zamorski Cz., Nowicki B. 1996. Teleomorph of *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) Schroeter in Poland. *Choroby Roślin a Środowisko*: 233 — 237.