

JÓZEF PILCH

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — PIB
Zakład Roślin Zbożowych, Kraków

Introgresje genów z gatunków spokrewnionych taksonomicznie w ulepszeniach pszenicy *Triticum aestivum* L. i innych roślin uprawnych*

Introgressions of genes from taxonomically related species in improvement of wheat *Triticum aestivum* L. and other cultivated plants

Praca przedstawia dotychczasowy stan osiągnięć w wykorzystaniu gatunków dzikich spokrewnionych taksonomicznie w hodowli najważniejszych roślin uprawnych na świecie z wykorzystaniem hybrydyzacji generatywnej międzygatunkowej i międzyrodzajowej ze szczególnym wyróżnieniem roślin zbożowych. Uwzględnia zmienność genową gatunków, stosowane techniki w wytwarzaniu mieszańców pomostowych F₁, identyfikowania mieszańców, stabilności, transferowania genów, jak i efekty końcowe tych prac. Przedstawia dotychczasowy postęp jaki został uzyskany w ulepszeniach roślin uprawnych poprzez introgresje genów z gatunków dzikich/spokrewnionych w zakresie stresów biotycznych i abiotycznych, poziomu plonowania i jego jakości, wykorzystaniu heterozji w produkcji roślinnej. Wskazuje dalsze działania w nowoczesnej hodowli nowych odmian. W pracy posługiwano się oryginalną nomenklaturą taksonomiczną gatunków roślin, genów, patogenów występującą w pracach autorskich.

Słowa kluczowe: bioróżnorodność, gatunki dzikie, introgresje, krzyżowania oddalone, obce geny, ulepszanie, *Poaceae* (*Triticeae*)

The paper presents achievements in use of wild/related species in breeding of plants with application of generative interspecific and intergeneric hybridization, particularly focused on cereals. Biodiversity of species, methodology of production of F₁ — bridge hybrids and identification of the hybrids, their stability, transfer of the genes and the end-effects are presented. The recent progress is outlined in improvement of cultivated plants with the use of introgressions of alien genes influencing response to biotic and abiotic stress, yield level and its quality, use of heterosis in plant production. Further directions in modern breeding of new cultivars are postulated. Original taxonomic nomenclature, applied in the original publications, has been used for the plant species, genes, diseases and pathogens.

Key words: alien genes, biodiversity, improvement, introgression, *Poaceae* (*Triticeae*), wide crosses, wild/related species

* Prace realizowano w ramach Programu Wieloletniego IHAR-PIB Nr 2.1. zad.3-2-00-0-01

WSTEP

Od dawna gatunki dzikie/spokrewnione taksonomicznie stanowiły niezaprzeczną korzyść dla odmian uprawianych przez człowieka modernizując rolnictwo i stanowiąc potencjalne źródło nowych genów. Ich wykorzystanie w hodowli roślin zaznacza się już w latach 1940–1950 z nasileniem w okresie 1970–1980 (Plucknett i in., 1987). Istotne wykorzystanie dla hodowli nastąpiło po 1980 roku, kiedy udoskonalono techniki krzyżowania, kultury tkankowe, podwajanie liczby chromosomów, mapowanie genów i techniki molekularne. Tunksley i McCouch (1997) wykazali dużą rolę mapowania genomów w wykorzystaniu genetycznej bioróżnorodności gatunków dzikich i rolę obcej zmienności w odkrywaniu nowych genów i ich użyciu. Introgresje obcych genów wykorzystano w 19 gatunkach stanowiących podstawowe składniki pożywienia w światowym żywieniu, jak: pszenica, ryż, kukurydza, jęczmień, sorgo, proso, kasawa, ziemniak, groch włoski, wspięga chińska, soczewica, soja, bób, niktla indyjska, banan, orzeszki ziemne, pomidor, słonecznik, sałata. Podstawą tego wyboru była znajomość genomu i łatwość w identyfikowaniu uzyskanych ulepszeń. W tym celu powstały programy badawcze o międzynarodowym zasięgu, takie jak United Nations Environment Programme / Global Environment Facility (UNEP/GEF) (USA), Bioversity International / International Plant Genetics Resources Institute (Włochy), “In-situ Conservation of Crop Wild Relatives-Enhanced Information Management and Field Application“ (Kanada), International Board for Plant Genetics Resources (Włochy).

Praca przedstawia dotychczasowy stan osiągnięć w wykorzystaniu gatunków dzikich/spokrewnionych taksonomicznie w hodowli najważniejszych roślin uprawnych ze szczególnym wyróżnieniem roślin zbożowych.

1. ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA GATUNKÓW *POACEAE* I TRANSFER GENÓW

Rodzina *Poaceae* (*Triticeae*) obejmuje ponad 300 zróżnicowanych pod względem taksonomicznym i chromosomowym gatunków (Dewey, 1984). Analiza molekularna samych tylko gatunków *Triticum* L. i *Aegilops* L. wykazała ogromne zróżnicowanie loci AFLP (ang. amplified fragment length polymorphism) pomiędzy gatunkami wskazujące na ich duży potencjał genetyczny (Sasanuma i in., 2002; Gill i in., 2008; Marais i in., 2008, 2009, He i in., 2009). Gatunek *Ae. speltoides* Taush. wykazywał także największą zmienność wewnątrzgatunkową wynikającą z obcopolnego przepylania, a także w populacjach stanowiącą prawie 65%. Gatunki diploidalne *Triticum* sp., *T. urartu* Tum. i *T. boeoticum* Boiss. wykazują niższy stopień zmienności wewnątrzpopulacyjnej od kozięńców, natomiast tetraploidalne gatunki *T. dicoccoides* Schweinf., *T. araraticum* Jakubz. wykazują bardzo wysoki stopień zmienności wewnątrzpopulacyjnej. Gatunki diploidalne wykazywały dużą odrębność międzygatunkową natomiast w grupie tetraploidalnych (AABB) ta odrębność była mniej zaznaczona, co świadczy, iż genomy A, B pochodzą od wspólnych przodków filogenetycznych. Zmienność AFLP z tych gatunków wprowadzana jest do pszenic syntetycznych (*T. dicoccoides* var. *durum* × *T. tauschii*) jak i odmian *T. aestivum* L. oraz pomiędzy odmianami (Hazen i in., 2002).

Również pod względem *loci* RFLP (ang. restriction fragment length polymorphism) gatunki *Triticum* i *Aegilops* wykazują duże zróżnicowanie genetyczne (Ciaffi i in., 2000). Zmienność genetyczną gatunków *Poaceae* (*Triticeae*) można podzielić na 3 pule genowe ze względu na ich różną konstytucję genomową.

Pula genowa I-sza obejmuje heksaploidy, tetraploidy i te diploidalne gatunki, które były dawcami genomów A, B i D dla pszenicy tetraploidalnej (AABB) i heksaploidalnej (AABBDD). Transfer genów odbywa się na zasadzie homologicznej rekombinacji w efekcie przekrzyżowań prostych, wstecznych i selekcji. Jednym sposobem wykorzystania istniejącej puli zmienności genomów A (*T. boeoticum* Boiss., *T. monococcum* L., *T. urartu* Tum. ($2n = 2x = 14$, AA) i D (*Ae. squarrosa* L. (syn. *Ae. tauschii* Coss.)) są krzyżowania pomostowe z amfiploidami AABBAA lub AABBDD, które uzyskuje się wcześniej poprzez tetraploidalne pszenice AABB skrzyżowane z gatunkami pszenicy AA lub DD - *Ae. squarrosa* L., następnie kolchicynowanie amfihaploidów ABA, ABD, które prowadzi do uzyskania heksaploidalnego amfiploida AABBAA i AABBDD (syntetyczna pszenica) jako pomostowe mieszańce. Reprezentują one poziom heksaploidalny jak pszenica *T. aestivum* L., co umożliwia lepsze krzyżowanie i stabilność chromosomową (Ter-Kuile i in., 1988, Villareal i in., 2001). Już mejoza F₁ amfihaploida (ABA) wykazuje koniugację biwalentną chromosomów genomów A, A, co umożliwia wymianę genów już na tym etapie.

Pula genowa II-ga obejmuje gatunki poliploidalne *Triticum* L. i *Aegilops* L., które mają tylko jeden genom pasujący do któregoś z trzech genomów pszenicy A, B, D. Transfer genów następuje w efekcie krzyżowań prostych, rekombinacji tylko pomiędzy homologicznymi genomami i za pomocą specjalnych manipulacji cytogenetycznych dotyczących pozostałych niehomologicznych genomów. Transfer genów w tej puli genowej również zachodzi poprzez pomostowe amfidiploidy, jak AABB³B (*T. turgidum* AABB × *Ae. speltoides* BB). Występuje jednak brak koniugacji większości chromosomów. Transplantacja embrionów jest stosowana dla otrzymywania mieszańców pomostowych F₁.

Gatunki kozieńców *Aegilops* L. odgrywają istotną rolę w genotypie pszenicy *T. aestivum* L., albowiem były dawcami genomów B (*Ae. speltoides* Taush.) i D (*Ae. squarrosa* L. syn. *Ae. tauschii* Coss.) (Kihara, 1944; McFadden i Sears, 1946). Pulę genową III-cią stanowią gatunki diploidalne i poliploidalne, których genomy nie są homologiczne względem siebie. Transfer genów wymaga specjalnych technik cytogenetycznych, które spowodują nie-homologiczne rekombinacje chromosomów głównie translokacje, jak promieniowanie, czy kultury tkankowe. Z tych powodów gatunki te są najmniej wykorzystane w ulepszeniach pszenicy (Sharma, 1995).

Transfer genów pomiędzy tymi trzema pulami genów jest związany z różnym stopniem trudności, jak opisane w dalszych podrozdziałach: (2) wytwarzania mieszańców, transplantacji embrionów i regeneracji roślin, (3) możliwości identyfikowania mieszańców, (4) metodyki ich hodowli, (5) stabilności mieszańców, (6) transferu genów i (7) ocen stresów biotycznych i abiotycznych.

2. WYTWARZANIE MIESZAŃCÓW MIĘDZYGATUNKOWYCH I MIĘDZYRODZAJOWYCH (ODDALONYCH)

Najczęściej mieszańce pszenicy *T. aestivum* L. z gatunkami dzikimi/spokrewnionymi otrzymywano poprzez modyfikowane w różny sposób techniki kastrowania kłosów matecznych i zapylenie pyłkiem (obcego gatunku) stosowane w konwencjonalnej hodowli odmian. Zazwyczaj formą mateczną była pszenica *T. aestivum* L. ze względu na wyższy stopień ploidalności od gatunku obcego jak i budowę kwiatu łatwiejszą do wszelkich zabiegów. Kimber i Abu-Bakar (1979) przedstawili informacje i trudności uzyskania w ten sposób 1104 mieszańców. W krzyżowaniach stosowano różne zabiegi zwiększające efektywność, jak kilkakrotne zapylenia pyłkiem, stosowanie kwasu gibberelinowego (75 ppm) na kłoski mateczne, transplantacje embrionów 14–18 dni po zapyleniu na pożywki Maurashiego i Skooga (1962) lub Tairy i Lartera (1978), traktowanie niskimi temperaturami aby przerwać stan uśpienia. Zabiegi te jednak nie zwiększały efektywności krzyżowania, która była nadal ograniczona, różna i niewielka. Pomimo udanego zapylenia i zapłodnienia występowała duża letalność zarodków mieszańcowych F_1 nawet na pożywkach sztucznych. Genotypy, stopień ploidalności, sposoby krzyżowania i kierunki krzyżowania miały wpływ na efekty wytwarzania mieszańców z gatunkami obcymi. Wysoką rolę odgrywały systemy genetyczne, jak geny krzyżowalności *Kr* odmiany Chinese Spring *T. aestivum* L. $kr_1 kr_1 kr_2 kr_2 kr_3 kr_3$ (Lein 1943, Krołow 1970, Riley i Chapman 1967, Falk i Kasha 1981, Fedak i Jui 1982). Loci *Kr* występują w 5 grupie homeologicznej kr_1 (5B), kr_2 (5A), kr_3 (5D). Z tych powodów odmiana Chinese Spring była najczęściej stosowana w krzyżowaniach bezpośrednich z gatunkami oddalonymi taksonomicznie, ponadto wytworzona była pełna seria linii monosomicznych ($2n=41$), jak i addycyjnych ($2n=44$), które umożliwiały kontrolowane introgresje chromosomów obcych (Sears 1954). Do tej grupy należy jeszcze locus kr_4 , który występuje na chromosomie 1A w innych odmianach pszenicy o lepszych aniżeli u Chinese Spring cechach rolniczych (Jauhar 1995).

3. DIAGNOSTYKA MIESZAŃCÓW

W identyfikowaniu mieszańców stosowano techniki cytologiczne, które obejmują preparatykę i barwienia chromosomów. Identyfikowanie przeprowadzano zazwyczaj na chromosomach metafazowych w stadium mitozy. W przypadku gdy liczba chromosomów jest inna niż u form rodzicielskich wystarczające jest liczenie chromosomów u mieszańców F_1 . W innych przypadkach i w dalszych generacjach F stosowane jest prążkowe barwienie chromosomów (C-banding, G-banding) lub *in situ hybridization* (FISH, GISH). Wykorzystuje się również metody biochemiczne (elektroforeza białek) lub molekularne (markery DNA).

4.

HODOWLA MIESZAŃCÓW F₁

Uzyskane mieszańce F₁ międzygatunkowe i międzyrodzajowe są sterylne i nie wytwarzają ziarniaków. Klasycznym sposobem dalszego postępowania było kolchicynowanie różnymi technikami w celu podwojenia liczby chromosomów i przywrócenia płodności. W ten sposób powstawały pełne amfidiploidy, czyli formy pośrednie pomiędzy gatunkami rodzicielskimi o pośrednim-dzikim fenotypie, w niektórych przypadkach o bardzo wysokiej liczbie chromosomów, jak pentaploidy, oktoploidy. Amfidiploidy te były źródłem wyjściowym do dalszych krzyżowań i uzyskania kolejnych materiałów wyjściowych *Amfiploidy/Triticum* (Hartel i in. 2008).

Innym sposobem postępowania z mieszańcami pomostowymi F₁ przytaczanym w wielu pracach (Rajaram i Borlaug 1997, Moncada i in. 2001, Barclay 2004, Hajjar i Hodgkin 2007, Pilch 2007 a, b, 2010, Aghae-Sarbarzeh i in. 2008, Miedaner i in. 2008, Qi i in. 2008) była "hybrydyzacja introgresywna" polegająca na krzyżowaniu wstecznym z forma mateczną. Zalecana była dawno temu przez Andersona i Hubrichta (1938) i Andersona (1949). Jest to działanie wypierające obce chromosomy (zapylacza). W tym postępowaniu już po BC₁ uzyskuje się fenotyp matecznej formy a nie dziki-pośredni i częściową płodność wynikającą z koniugacji chromosomów, np. pszenicy genomów *A, B, D* (Pilch 2005 a, b). Każde krzyżowanie wsteczne/wypierające zwiększa płodność mieszańców poprzez lepszą koniugację chromosomów i kumuluje geny mateczne, pozostawiając tylko korzystne geny obcego gatunku w efekcie selekcji negatywnej.

5. STABILNOŚĆ MIESZAŃCÓW

Obecność chromosomów obcego gatunku w cytoplazmie *T. aestivum* L., która dziedziczy się po formie matecznej i genomie *T. aestivum* L. powoduje niestabilność mitotyczną i mejotyczną powodowane zaburzeniami w koniugowaniu chromosomów obcego gatunku w stadium Profazy I i segregacji chromosomów na bieguny komórek w Anafazie I. Podczas homeologicznej koniugacji w "F₁-bridge" zależnej od loci recesywnych *ph*-pszenicy, zachodzą wzajemne translokacje, które stanowią główny mechanizm wbudowania fragmentu chromosomu obcego gatunku w genom pszenicy a tym samym występuje transfer obcych genów poszukiwanych w hodowli odmian *T. aestivum* L. (Sears 1977, 1981, 1982). Z kolei, powstałe translokacje z chromosomem obcym powodują dalszą niestabilność wynikającą z rozszczepienia genetycznego na : 1 homozygota normalna (2 chromosomy *T. aestivum* L.) : 2 heterozygoty (1 chromosom normalny *T. aestivum* L. + 1 chromosom translokacyjny) : 1 homozygota translokowana (oba translokacyjne chromosomy). Selekcja powinna zmierzać do oddzielenia homozygot translokacyjnych zawierających fragmenty chromosomów obcego gatunku, co zapewni stabilność cytogenetyczną materiałów. W uzyskaniu lepszej stabilności mieszańców stosuje się hodowlę haploidów i ich podwojenie (DH). W liniach DH następuje szybka homozygotyzacja cech i translokacji.

System genów recesywnych *ph* umożliwia koniugację homeologiczną chromosomów i wykorzystywany jest w introgresji obcych genów do pszenicy zwyczajnej metodami krzyżowania introgresywnego.

6. TRANSFEROWANIE GENÓW — MECHANIZM CHROMOSOMU 5BL U *T. AESTIVUM* L.

W introgresjach obcych genów do pszenicy *T. aestivum* L. najczęściej wykorzystuje się mechanizm chromosomu *5BL*. Obejmuje on stosowanie w krzyżowaniach form macecznych *T. aestivum* L. zestawów: mono-5B ($2n = 41$), *ph ph* ($2n = 42$), nulli-5B ($2n = 40$) i nulli-5B tetra ($2n = 42$). Sposób wykorzystania tych zestawów w uzyskiwaniu mieszańców pomostowych "F₁-bridge" w krzyżowaniach międzygatunkowych i międzyrodzajowych przedstawiono na schematach 1, 2 w pracy Pilch (2005 a).

Mechanizm chromosomu *5BL* opiera się na systemie genetycznym homeologicznej koniugacji (ang. homoeologous pairing system) u pszenicy *T. aestivum* L. jaki tworzy gen *Ph1* występujący na długim ramieniu chromosomu *5BL* (Riley i Chapman, 1958, 1967; Riley i in., 1961; Pilch, 2005 a). Pszenica zwyczajna (*T. aestivum* L.) pomimo, że jest gatunkiem alloheksaploidalnym ($2n = 6x = 42$) o 3 homeologicznych genomach *A*, *B*, *D* wykazuje w mejozie koniugację chromosomów diploidalno-homologiczną. Koniugują z sobą chromosomy homologiczne w obrębie każdego genomu. Supresja homeologicznej koniugacji chromosomów kontrolowana jest przez kilka systemów genetycznych. Jednym i najważniejszym z nich jest grupa genów dominujących *Ph*, z których największy efekt daje dominujący *Ph1*.

W przypadku nieobecności genów dominujących *Ph* (nulli-5B, *ph ph*; nulli-5B tetra, *ph ph*; mono-5B, *Ph ph*) lub mutacji recesywnej (disomia: *ph ph*) następuje koniugacja homeologiczna chromosomów obcych gatunków z chromosomami pszenicy *A*, *B*, *D* w mieszańcach pomostowych "F₁-bridge". Efekt recesywnego allele *ph* ujawnia się jedynie w mieszańcach międzygatunkowych i międzyrodzajowych, nie działa on u pszenicy *T. aestivum* L. (*ph ph*) na koniugację chromosomów genomów *A*, *B*, *D* (Riley i in., 1973). Podczas homeologicznej koniugacji w "F₁-bridge" zachodzą wzajemne translokacje, które stanowią główny mechanizm wbudowania fragmentu chromosomu obcego gatunku w genom pszenicy a tym samym transfer obcych genów poszukiwanych dla hodowli odmian *T. aestivum* L. (Sears, 1977, 1981, 1982). W ten sposób system genów recesywnych *ph* umożliwiających koniugację homeologiczną wykorzystywany jest dla hodowli w introgresji obcych genów do *T. aestivum* L. metodami hybrydyzacji introgresywniej (Forster i Miller, 1985; Sharma i Gill, 1986; Chen i in., 1994; Qu i in., 1998; Pilch, 2005 b). Zabezpieczenie introgresji obcego DNA następuje dopiero w BC₁ (F₁-bridge / *T. aestivum* L.) i samozapylenie, poprzez przywrócenie układu homozygotycznego alleli dominujących *Ph1 Ph1*.

Niektóre gatunki obce *Poaceae* mają geny supresji allele dominującego *Ph1* wywołując efekt podobny do allele recesywnego *ph1*, które ułatwiają introgresję obcego DNA do pszenicy *T. aestivum* L.

Riley i in. (1961) zidentyfikowali u kozieńca diploidalnego *Ae. speltoides* Taush. dominujące geny supresory *Ph^l* powodujące inaktywację genu *Ph1* w systemie *5B*.

Supresory występują także u poliploidalnych gatunków *Aegilops* L. (Zemetra i in., 1998; Morrison i in., 2002). Gatunki tetraploidalne *Ae. cylindrica* Host. i *Ae. triuncialis* L. występują jako chwasty w rejonie śródziemnomorskim, w Zachodniej Azji a także przeniesione zostały przypadkowo do Ameryki Północnej i Europy. Gatunki te znane są z naturalnych przekrzyżowań w tych rejonach z pszenicą kiedy występują w sąsiedztwie jej uprawy (Hegde i Waines, 2004; Zaharieva i Monneveux, 2006).

W Północnej Ameryce występuje naturalne przekrzyżowanie pszenicy ozimej jedynie z gatunkiem *Ae. cylindrica* Host. (*DDCC*) albowiem fizjologicznie są do siebie bardzo zbliżone. Krzyżowanie naturalne jest możliwe albowiem gatunek ten ma genom *D* w swoim składzie i dlatego z pszenicą wytwarza żywotne mieszańce ($2n = 5x = 35, DD CAB$), które mają diploidalny genom *D* (*DD*) i haploidalne genomy *A*, *B*, *C* (Zemetra i in., 1998; Morrison i in., 2002).

W Europie zachodzi naturalne przekrzyżowanie pszenicy zwyczajnej z gatunkiem *T. monococcum* L., i pięcioma tetraploidalnymi gatunkami kozięńca, tj. *Ae. cylindrica* Host., *Ae. triuncialis* L., *Ae. biuncialis* Vis., *Ae. geniculata* Roth., *Ae. neglecta* Req. (Godron, 1854; Guadagnuolo i in., 2001, Zaharieva i Monneveux, 2006). Szczególnie duże powinowactwo jest z *Ae. cylindrica* Host. i *Ae. triuncialis* L. Naturalne przepylanie jest możliwe ze względu na synchronizację czasu kwitnienia i podobną biologię tych gatunków, a wśród kozięńców są 3 typy: ozime, jare i przewódkowe (Tanaka, 1954). Guadagnuolo i in. (2001) podają, iż przekrzyżowanie naturalne pszenicy z gatunkiem *Ae. cylindrica* Host. w Szwajcarii wynosi nawet 3%. Naturalne mieszańce F_1 z kozięńcami są z reguły sterylne, ale pojawiają się czasem ziarna u 300 roślin znaleziono 6 ziaren. Naturalne mieszańce pomiędzy odmianą Bezostaya 1 i *Ae. cylindrica* Host. wystąpiły w 0,5% na polach pszenicy w Bułgarii, a wykonane ręczne skrzyżowanie wyniosło 0,7% zawiązanych ziarniaków (Gotsov i Panayotov, 1972). Krzyżowanie zwrotne natomiast *Ae. cylindrica* Host. × Bezostaya 1 wykonane przez tych autorów dało znacznie lepsze efekty — 12%. Boguslavski (1978) w Dagestanie prowadził rejestracje spontanicznego przepylania pszenicy z 22 gatunkami *Aegilops* L. Wystąpiły one na poziomie 0,2–6% i jedynie z gatunkami tetraploidalnymi *Ae. cylindrica* Host., *Ae. triuncialis* L., *Ae. biuncialis* Vis., *Ae. geniculata* Roth., *Ae. neglecta* Req. Jedynie kilka mieszańców zanotowano z diploidalnym kozięńcem *Ae. speltoides* Taush. Dalsze przekrzyżowania pyłkiem pszenicy (*BC*) spowodowało wzrost zawiązanych ziaren u tych mieszańców 4,8% w *BC1*; 13,7% w *BC2*; 55,8 w *BC3* (Zemetra i in., 1998). Wraz z tym, postępował proces naturalnej polowej selekcji roślin o liczbie chromosomów zbliżającej się do poziomu heksaploidalnego (Morrison i in., 2002).

W obecności genów supresorów Ph^1 i pomimo obecności genu *Ph1* zachodzi synapsis homeologicznych chromosomów obcych gatunków z chromosomami pszenicy *T. aestivum* L. Są to jednak geny różne od allelela recesywnego *ph1b* u mutantu 10/13 (Riley i in. 1973). Chen i in. (1994) wprowadzili do pszenicy *T. aestivum* L. dwa geny supresory Ph^1 mechanizmem translokacji T4D/4S uzyskując kolejne źródło homeologicznej koniugacji dla hodowli pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. W mieszańcach F_1 tych linii z gatunkiem *Haynaldia villosa* uzyskali wysoką koniugację homeologiczną, pomimo obecności genu *Ph1*. Wynosiła ona nawet 50% chromosomów w stadium M_1 mejozy.

Supresory *Ph¹* działały epistatycznie do genu *Ph1* pszenicy. W kolejnych pracach Chen i in. (1994) wykorzystali supresory do transferu genów z obcych gatunków do pszenicy *T. aestivum* L.

Podobny efekt jak supresory *Ph¹* wykazują chromosomy nadliczbowe niektórych gatunków obcych. W ich obecności następuje koniugacja chromosomów *T. aestivum* L. z chromosomami gatunków obcych. Dover i Riley (1972) stwierdzili taki efekt chromosomów nadliczbowych kozieńca *Ae. mutica* Boiss., u niektórych gatunków *Lolium* L. (Evans i Macefield, 1973). Supresyjne działanie B-chromosomów żyta *S. cereale* L. uzależnione jest od nieobecności określonych chromosomów pszenicy, ujawnia się w przypadku deficyjencji *3A*, *3D*, *5B* (Lelley 1976, Romero i Lacadena, 1980).

7. POSTĘP W ULEPSZENIACH ODMIAN ROŚLIN UPRAWNYCH

Dotychczas zidentyfikowano ponad 60 gatunków dzikich/spokrewnionych wykorzystanych w ulepszeniach 13 uprawianych na świecie różnych gatunków: pszenica, jęczmień, proso, ryż, kukurydza, słonecznik, sałata, banan, ziemniak, orzeszki ziemne, pomidor, kasawa i groch włoski (Prescott-Allen i Prescott-Allen, 1986, 1988; Plucknett i in., 1987; Rao i in., 2003). Ulepszono ponad 111 cech użytkowych, głównie odporność na choroby a także odporność na suszę (deficyt wody w glebie), zasolenie gleby, jakość, cytoplazmatyczna męska sterylność. Najwięcej ulepszeń uzyskano u pomidora — 55 cech, następnie ryżu i ziemniaka po 12 cech, pszenicy — 9 cech, słonecznika — 7 cech, prosa i kasawy po 3 cechy, kukurydzy, sałaty, banana i grochu włoskiego po 2 cechy i u orzeszków ziemnych oraz jęczmienia po 1 cesze.

Odporność na stresy biotyczne

Odporność na choroby stanowi ponad 80% ulepszonych przez gatunki dzikie cech u roślin uprawnych (Prescott-Allen i Prescott-Allen, 1986). Hodowcy bowiem najczęściej zwracali uwagę na zdrowotność nowych odmian. Wszystkie gatunki wymienione powyżej, oprócz jęczmienia i grochu włoskiego, mają geny odporności z gatunków dzikich.

Kukurydza, banan, ziemniak i orzeszki ziemne mają jedynie tą cechę wprowadzoną z gatunków dzikich. Do 1980 roku przekonania o zabezpieczaniu upraw przed chorobami (grzybowe, wirusowe, bakteryjne) i szkodnikami genami z wykorzystaniem dzikich gatunków były nieliczne. U ryżu *Oryza nivara* S. D. Sharma and Shastry wprowadzono odporność na wirusa trawiastej karłowatości (ang. grassy stunt virus); u ziemniaka *Solanum demissum* Lindl. wprowadzono odporność na późną zarzę (ang. late blight); u pomidora wprowadzono wiele genów odporności z gatunków dzikich, głównie *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill.; w pszenicy wprowadzono odporność na rdze z gatunków *Agropyron elongatum* Host ex.P.Beauv i *Aegilops umbellulata* Zhuck. (Prescott-Allen i Prescott-Allen, 1986). U ryżu *Oryza nivara* S.D.Sharma and Shastry geny obce ciągle zabezpieczają silną odporność na wirusa trawiastej karłowatości na milionach hektarów uprawy w południowej i południowo-wschodniej Azji (Barclay, 2004). Również na 6 innych ważnych chorób (Brar i Kush, 1997).

Odkrycie nowych genów u gatunków dzikich zwiększyło ich wykorzystanie w hodowli roślin uprawianych. Po 1980 roku u pomidora wprowadzono około 40 obcych genów z

gatunków *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill., *L. cheesmanii* Riley, *L. pennelli* (Correll) D'Arcy i innych (Rick i Chetelat, 1995).

U ziemniaka *Solanum demissum* Lindl. odporność na późną zarazę (ang. late blight) wprowadzono z *Solanum demissum* i *S. stoloniferum* Schltdl. and Beche. Aktualnie 40% upraw ziemniaka w USA ma odporność z gatunku *Solanum demissum* (National Potato Council, 2003). Oprócz nich gatunki *S. chacoense* Bitt., *S. asaule* Bitt., *S. vernet* Bitt. and Wittm., *S. spegazzinii* Bitt. wprowadziły odporność na niektóre wirusy i owady (Ross 1986; Love, 1999).

U słonecznika odporność na rdze, mączniaka, zasychanie wiech, wykorzystywana jest od dawna z gatunków dzikich *Helianthus annuus* L. a *H. praecox* Engelm & A.Gray w hodowli nowych mieszańców. Ostatnio wprowadzono odporność na preparaty chemiczne *imidozolinone* i *sulfonylurea* do oprysków przeciw zarazie z gatunku *H. annuus* L. (Seiler i Gulya 2004). Geny te wprowadzono do mieszańców komercyjnych 'Clearfield'.

W odmianach kasawy uprawianych w krajach afrykańskich odporność na choroby wprowadzona z gatunku *Manihot glaziovii* Mull.Arg. daje wyższą plon 40% (Nigeria) i 25% (Zach.Kenia) (Nweke 2004).

W odmianach prosa, odporność na rdze i *Pyricularia grisea* wprowadzona została z gatunków dzikich, większą trwałość wykazuje odporność na *Pyricularia grisea* (Wilson i in., 1991; Wilson i Gates, 1993).

W sorgo, krzyżowania gatunków *Sorgo macrospermum* i *S. bicolor* umożliwiły wprowadzenie do odmian odporności na choroby grzybowe, wirusowe oraz na owady (Price i in., 2005).

U banana, diploidalny dziki gatunek *Musa acuminata* Colla był źródłem odporności mieszańców na grzyb *Mycosphaerella fijiensis* od lat a od 1990 roku nowe mieszańce wykazują odporność na tego grzyba i fuzaryjne zasychanie (Vuylsteke i in., 1993; Escalant i in., 2002). Hodowcy często sięgają po ten gatunek dziki, który jest źródłem odporności na wiele chorób.

U sałaty, większość odmian ma geny pochodzące z gatunków dzikich. Odporność na mączniaka *Bremia lactucae* i mszyce *Nasonovia* ssp. *Nasonovia ribisnigri* pochodzi z gatunku *L. virosa* (Eenink i in., 1982; Crute, 1992). Odporność na mączniaka regularnie jest wykorzystywana w hodowli od 1980 roku.

W odmianach orzeszków ziemnych i kukurydzy nie ma tak dużych efektów w wykorzystaniu genów z gatunków dzikich. U orzeszków ziemnych odporność na nicianie korzeniowe wprowadzona została z gatunku *Arachis cardenasii* Krapov & W.C. Greg., lecz nie uzyskała poziomu trwałego (Simpson i Starr, 2001). Introgresje genów odporności na patogeny *Puccinia* i *Helmntosporium* z gatunków rodzaju *Tripsacum* L. do kukurydzy nie miały powodzenia w okresie 1950–1980. Odmiany późniejsze kukurydzy i orzeszków ziemnych mają jednak geny odporności na choroby, suszę, tolerancję na wysokie stężenia jonów glinu w glebie, pochodzące od gatunków dzikich *Tripsacum* L. i *Arachis* L. (Rao i in., 2003).

W odmianach soi, bobu i grochu włoskiego dopiero po 1980 roku włączone zostały geny z gatunków dzikich (Prescott-Allen i Prescott-Allen 1986, 1988). W soi, odporność na nicianie korzeniowe *Heterodora glycine* wprowadzona została z trawistej soi *Glycine*

tomentella Hayata do *Glycine max* (Riggs i in. 1998). U grochu włoskiego uzyskano linie z gatunkami *Cicer reticulatum* Ladizinsky i *C. echinospermum* P.H. Davis odporne na nicienie korzeniowe i *Phytophthora* sp. Dzikie gatunki *Phaseolus* krzyżowane są ze względu na odporność na rdze, złotą mozaikowatość owady nasion i osadki (Singh, 2001).

Gatunek pszenicy zwyczajnej *T. aestivum* L. jest podatny na przyjmowanie genów obcych, albowiem jest heksaploidem i w swoim procesie genezy przeszedł dwa razy poliploidyzację, tj. tetraploidalną (*AABB*) i heksaploidalną (*AABBDD*) z gatunkami diploidalnymi kozięńców *BB* i *DD*. Dawcą genomu *B* pszenicy *T. aestivum* L. był *Ae. speltooides* Taush., a genomu *D* — *Ae. squarrosa* L. (syn. *Ae. tauschii* Coss.) (Kihara, 1944; McFadden i Sears, 1946). Gatunki pszenicy stanowią 3 poziomy ploidalności, tj. diploidalny o genomie *AA*, tetraploidalny o dwóch rodzajach genomów *AABB* i *AAGG* (tylko *T. timopheevii* Zhuk.) i poziom heksaploidalny o dwóch typach genomów *AABBDD* i *AAAAGG* (tylko *T. zhukovskij*). Z tych filogenetycznych powodów istnieje duża homeologia chromosomów pszenicy z gatunkami odległymi taksonomicznie, która wpływa na synapsis z chromosomami obcymi, następnie płodność i stabilność mieszańców międzygatunkowych i międzyrodzajowych.

Dlatego u pszenicy zwyczajnej *T. aestivum* L. wprowadzono najwięcej genów obcych, ponad 160 genów, które dotychczas zidentyfikowano (Pilch, 2010):

- 43 geny odporności na mączniaka prawdziwego z gatunków: *T. monococcum* L., *T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Tum., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. dicoccum* Schubl., *T. carthlicum* Nevski, *T. timopheevii* Zhuk., *T. spelta* L., *Secale cereale* L., *Hordeum spontaneum* L., *Haynaldia villosa* L., *Aegilops squarrosa* L., *Ae. speltooides* Taush., *Ae. tauschii* (Coss) Schmal., *Ae. umbellulata* Zhuk., *Ae. ovata* L., *Ae. longissima* Schweinf. et Musch., *Elymus intermedium* (Host) P.B., *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & Devey.
- 45 genów obcych odporności na rdzę brunatną z gatunków: *T. tauschii* (Coss) Schmal, *T. speltooides* Taush., *T. timopheevii* Zhuk., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. spelta* L., *Aegilops speltooides* Taush., *Ae. umbellulata* Zhuk., *Ae. sharonensis*, *Ae. tauschii* Coss., *Ae. ventricosa* L., *Ae. kotschyi* Boiss., *Ae. geniculata* Roth., *Ae. trincialis* L., *Ae. neglecta* Req. ex Bertol., *Ae. peregrina* (Hack. in. J. Fraser) Marie, Weiller, *Agropyron elongatum* (Host) P.B., *Secale cereale* L., *Elymus trachycaulus* L.
- 24 geny odporności na rdzę żdźbłowa z gatunków: *T. monococcum* L., *T. speltooides* Taush., *T. tauschii* (Coss) Schmal., *T. comosa* Sibth et Sm., *T. timopheevii* Zhuk., *T. dicoccum* Schubl., *T. ventricosa* Tausch., *T. araraticum* Jakubz., *Secale cereale* L., *Agropyron elongatum* (Host) P.B., *A. intermedium* (Host) P. B., *Aegilops tauschii* (Coss) Schmal.
- 21 genów odporności na muszkę heską / pryszczarka heskiego *Mayetiola destructor* Say (syn. *Phytophaga destructor* Say) (*Diptera:Cecidomyiidae*) z gatunków: *T. turgidum* L., *T. tauschii* (Coss.) Schmal, *S. cereale* L., *Ae. tauschii* (Coss.) Schmal, *Ae. ventricosa* Tausch., *Ae. trincialis* L.
- 18 genów obcych odporności na rdzę żółtą z gatunków: *T. durum* Desf., *T. dicoccoides* Schweinf., *T. turgidum* L., *T. spelta* L., *Ae. comosa* Sibth. et Sm., *S. cereale* L., *T.*

- ventricosa* Tausch, *Ae. kotschyi* Boiss., *Ae. sharonensis* Eig., *Ae. geniculata* Roth, *Ae. neglecta* Req. ex Bertol., *Lophopyrum elongatum* (Host) A. Love
- 3 geny odporności na zieloną pluskwę *Schizaphis graminum* Rond. (syn. *Toxoptera graminum* Rond.) z gatunków *S. cereale* L., *Ae. speltoides* Taush.
 - 2 geny odporności na mozaikowatość powodowaną przez wirusa *Polomyxa graminis* z gatunków *Agropyron intermedium* (Host) P.B., *A. elongatum* (Host) P.B.
 - 1 gen odporności na *Eriophyes tulipae* (syn. *Aceria tulipae* Keifer) z *Agropyron elongatum* (Host) P.B.
 - 1 gen odporności na łamliwość podstawy źdźbła powodowaną przez grzyb *Pseudocercospora herpotrichoides* (Deighton) Fron. (*Tapesia yallunde* Wallwork.) wprowadzony z gatunku *Ae. ventricosa* Taush.
 - 1 gen odporności na żółtą karłowatość jęczmienia powodowaną przez wirus BYDV z gatunku *A. intermedium* (Host) P.B.
 - 1 gen odporności na *Eriophyes tulipae* (syn. *Aceria tulipae* Keifer) (ang. wheat curl mite) z gatunku *A. elongatum* (Host) P.B.
 - 1 gen odporności na ruską mszycę *Diuraphis noxia* Kurdjumov (*Order Homoptera*) z gatunku *S. cereale* L.
 - niezidentyfikowane geny odporności na septoriozę kłosów i liści z gatunków *T. monococcum* L., *T. timopheevii* Zhuk., *T. durum* Desf., *S. montanum* Guss., *S. vavilovii* Grossh., *H. vulgare* L., *Ae. tauschii* Coss., *Ae. speltoides* Taush., *Ae. squarrosa* L., *Ae. mutica* L., *Ae. triumvidis* L., *Ae. triuncialis* L., *A. elongatum* (Host) P. B., *Thinopyrum ponticum* Barkworth & Devey
 - geny QTL odporności na *Fusarium* head blight (FHB) z gatunków *T. macha* Dek., *T. dicoccoides* Schweinf. i innych.

W krzyżowaniach pszenicy *T. aestivum* L. z gatunkami *T. monococcum* L., *T. timopheevii* Zhuk., *T. durum* Desf., *S. montanum* Guss., *S. vavilovii* Grossh., *Ae. speltoides* Taush., *Ae. squarrosa* L., *Ae. mutica* L., *Ae. triumvidis* L., *Ae. triuncialis* L., *L. perenne* L., uzyskano odporność kłosów na fuzariozy, septoriozy i helminthosporiozy (Pilch i in., 1992, 1993, 1995, 1999; Pilch i Głowacz, 1997; Pilch 2005 b, c).

W programie hodowli pszenicy zwyczajnej jarej CIMMYT (Centro International de Mejoramiento de Maiz y Trigo) — Mexico wykorzystano pszenice syntetyczne przez ponad 10 lat do wytwarzania nowych odmian po "zielonej rewolucji" (Ma i in., 1995; Mujeeb-Kazi i in., 1996; Lage i in., 2002, 2003, 2004; Warburton i in., 2006). Tym sposobem wprowadzano odporność na stropy biotyczne i abiotyczne, a nawet wysoką jakość ziarna do materiałów hodowlanych pszenicy zwyczajnej i *durum*. Krzyżowano z nimi co najmniej jeden raz odmiany jare i otrzymano szereg linii pszenicy zwyczajnej i *durum* oraz odmiany do uprawy w programach narodowych krajów rozwijających się.

W pszenicy *durum* *T. dicoccoides* Schweinf. uzyskano w programie hodowli pszenicy *durum* ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) — Syria odporność na rdzę żółtą z gatunków diploidalnych *Ae. speltoides* Taush., *T. urartu* Tum., *T. boeoticum* Boiss. i odporność na rdzę brunatną z gatunków *Ae. speltoides* Taush., *T. boeoticum* Boiss. (Valkoun, 2001).

Tolerancja na stresy abiotyczne

Występują tylko nieliczne przypadki udziału genów gatunków dzikich w tolerancji na abiotyczne stresy. W odmianie grochu włoskiego BG1103 uprawianej w północnych Indiach w 2004 roku wprowadzono geny odporności na suszę (deficyt wody w glebie) i wysoką temperaturę powietrza z gatunku *Cicer reticulatum*. Również w 2004 roku w Syrii w odmianach 6-rzędowych jęczmienia wprowadzono geny odporności na suszę z *H. spontaneum* K. Koch. W Wietnamie i na Filipinach wykorzystano geny ryżu *Oryza rufipogon* Griff. tolerancji na zakwaszenie gleby i *Oryza longistaminata* A. Chev. & Roehrich tolerancji na suszę (Nguyen i in., 2003). W odmianach ziemniaka, geny *L. chilense* i *L. pennellii* wykorzystano do poprawienia odporności na suszę i tolerancji na zasolenie gleby (Rick i Chetelat, 1995). Odmiany słonecznika i bobu wykorzystuje się geny obce tolerancji na zasolenie gleb zwiększające plonowanie o 25% (Miller i Seiler, 2003; Lexer i in., 2004). Odmiany bobu tolerancyjne na niskie temperatury i zasolenie gleby mają geny dzikiego gatunku *Phaseolus* sp. (Bayuelo-Jimenez i in., 2002).

Wzrost plonu

Poprawa jakiegokolwiek z wymienionych cech, szczególnie odporności na choroby, spowodowana genami obcymi przekłada się na wzrost plonowania. Wynika on bowiem z kompensacji wszystkich cech u roślin. U odmiany grochu włoskiego BG1103 uzyskano podwyższenie plonu o 40%, po wprowadzeniu genów odporności na suszę (deficyt wody w glebie) i wysoką temperaturę powietrza. Podobnie, linia TMS kasawy uzyskana z krzyżowania z gatunkiem dzikim plonowała 40% lepiej (Nweke 2004). Znany jest jeden przypadek odmiany ryżu NSICRc112 uprawianej na Filipinach w 2002 roku, którą uzyskano z krzyżowania międzygatunkowego *O. sativa* × *O. longistaminata* o zwiększonym plonowaniu w porównaniu z odmianami zwyczajnymi (Brar 2005). Innym przykładem są pszenice syntetyczne (6x) uzyskane w CIMMYT-Mexico ze skrzyżowania pszenic tetraploidalnych z gatunkiem *Aegilops tauschii*, podwojeniu liczby chromosomów a następnie krzyżowane z odmianami pszenicy zwyczajnej *T. aestivum* L. (Mujeeb-Kazi i in., 1996; Villareal i in., 2001). Uzyskane niektóre linie stały się odmianami uprawianymi w ekstremalnych warunkach, jak wytworzona w 2003 roku w ten sposób, odmiana Chuanmai42 plonująca wyżej o 20–35% w Chinach (CIMMYT, 2004). W odmianach sorga z udziałem niektórych gatunków dzikich występował również wzrost plonu (Wayne i Fredericksen, 2000). Gatunki *Sorghum arundinaceum* Roem. & Schult, *S. propinquum* (Kunth) Hitchcock były dawcami korzystnych genów, jak wczesne dojrzewanie dla odmian uprawianych zwiększających plon ziarna (Jordan i in. 2004). U ryżu w krzyżowaniach z gatunkiem *Oryza rufipogon* ujawniono geny QTL zwiększające plon ziarna w odmianach (Xiao i in., 1996; Moncada i in., 2001).

Programy hodowlane *Phaseolus vulgaris* L. zmierzające do zwiększania plonu poprzez gatunki dzikie z Kolumbii zostały zaproponowane przez Kelly i in. (1998). Zintensyfikowane zostały prace nad wprowadzeniem do pomidora gatunków dzikich, jak *Solanum pennellii* o zielonych owocach doprowadziły do zwiększenia plonu nawet o 50% od odmian zwykłych (Gur i Zamir, 2004).

Wprowadzanie cytoplazmatycznej męskiej sterylności (CMS) i płodność restorerów

Aby produkcja nasion mieszańcowych u pszenicy mogła być opłacalna musi uzyskiwać stabilne i o 10–15% większe plony od odmian konwencjonalnych ze względu na jej koszty (Rajaram, 2001). Dotyczą one sterylizacji pylników i krzyżowego zapylenia form matecznych. Do sterylizacji form matecznych stosowane są: (1) systemy genetyczne CMS lub (2) preparaty chemiczne, jak GENESIS (CHA) firmy Monsanto. Stosowanie preparatów chemicznej sterylizacji jest niezwykle skomplikowane i zostało przetestowane w sezonie 1997–1998 na 300 odmianach pszenicy jarej w CIMMYT-Mexico (Rajaram, 2001).

Dlatego zwraca się uwagę na systemy genetyczne CMS, które również mają inne problemy w produkcji mieszańcowej. Geny cytoplazmatyczno-męskiej sterylności (CMS) zidentyfikowano w wielu gatunkach roślin dzikich i znajdują one zastosowanie w wykorzystaniu heterozji mieszańców F_1 w produkcji, głównie nasiennej. Od 1972 roku u słonecznika wykorzystuje się system CMS gatunków dzikich *Helianthus annuus* L. i *H. petiolaris* Nutt. w produkcji przemysłowej nasion mieszańcowych (Prescott-Allen i Prescott-Allen, 1986). Aktualnie, 100% produkcji słonecznika w USA i prawie 60-70% produkcji światowej bazuje na tych systemach. U ryżu, 95% mieszańców uprawianych w Chinach pochodzi z krzyżowań wykorzystujących CMS z gatunku dzikiego *Oryza sativa* f. *spontanea* L. (Virmani i Shinjyo, 1988). System ten stosowany jest od 1976 roku a odmiany mieszańcowe zajmuje obszar około 45% uprawy. U prosa, system CMS został zidentyfikowany u gatunku dzikiego *Pennisetum purpureum* Schum. i został użyty w okresie początkowym produkcji nasion mieszańcowych. Seria odmian Tifleaf jest najczęściej uprawiana w Północnej Ameryce i Brazylii (Hanna, 1989). Następna seria odmian Tifleaf 3 realizowana od 1997 roku produkuje 20% więcej paszy niż odmiany standardowe (Hanna i in. 1997). U nikli indyjskiej zidentyfikowano system CMS w 5 gatunkach dzikich, lecz nie znalazły zastosowania w produkcji nasiennej (Saxena i Kumar, 2003).

U zbóż najbardziej zaawansowane prace wystąpiły w hodowli żyta *S. cereale* L., u którego zidentyfikowano systemy CMS. Najbardziej rozpowszechnione to system CMS-Pampa bazujący na cytoplazmie Pampa z dzikiego żyta argentyńskiego (Geiger i Schnell, 1970) i systemy CMS-V cytoplazmy *S. vavilovii* Grossh.: CMS-R (Kobyljanskij 1962, 1969), CMS-C z *S. montanum* Guss. (Łapiński, 1972) oraz system CMS-G (Adolf i Winkel, 1985). Wyodrębniono pierwszą linię (L18) przywracającą płodność mieszańcom z cytoplazmą Pampa, która z powodu słabej wartości cech rolniczych nigdy nie była wykorzystana w programie hodowli. Następne linie wytworzone to: L161, Iran IX, Pico Gentario. System CMS-V okazał się pracochłonny z powodu trudności z wyhodowaniem linii całkowicie męsko sterylnych i dopełniających dlatego w hodowli komercyjnej wykorzystany był system SMS-P. Głównym jednak problemem w hodowli mieszańcowej żyta było zwiększenie męskiej płodności mieszańców poprzez wyhodowanie nowych, bardziej efektywnych restorerów. Obecnie, wysiłek hodowców koncentruje się na doskonaleniu metodyki stosowanej w aktualnie prowadzonych programach hodowli komponentów ojcowskich. Obszerny program hodowlany rozpoczęto w latach 1980 w

Niemczech (Uniwersytet Hohenheim w Stuttgarcie, firmy Hybro, Lochow-Petkus) i w Polsce (IHAR-Radzików, spółki DANKO i Poznańska Hodowla Roślin). Pierwsze mieszańce przewyższały plonem 15–20% odmiany populacyjne żyta. Odmiany wprowadzono do uprawy w Niemczech, Polsce, Szwecji i Finlandii.

U pszenicy *T. aestivum* L. system CMS oparty był na cytoplazmie *T. timopheevii* Zhuk., lecz efekty nie były tak zaawansowane jak u żyta. Podejmuje się również prace nad wykorzystaniem systemu CMS u pszenżyta heksaploidalnego (X *Triticosecale* Wittmack).

Ulepszenia jakości

Pomidor jest klasycznym przykładem ulepszania cech jakości owoców, jakości miąższu, koloru zewnętrznego i wewnętrznego z gatunków dzikich (Prescott-Allen i Prescott-Allen, 1986). Geny QTL dotyczące cech wielkości owoców pochodzą z gatunku *L. pimpinellifolium* (Tanksley i McCouch, 1997). U kasawy *Manihot esculenta* Crantz odmiany ICB300 uprawianej w Brazylii uzyskano podwojenie zawartości białka wprowadzone z gatunku *Manihot oligantha* Pax.&K.Hoffm. (Nassar 2003). U odmian pszenicy zwyczajnej również zwiększono zawartość białka w ziarnie z gatunku tetraploidalnego *T. dicoccoides* (Kornicke) G.Schweinfurth (Hoisington i in., 1999).

U pszenżyta (*Triticosecale* Wittmack) odmiany ozimej Krakowiak (MAH2897) zarejestrowanej w Polsce w 2001 roku uzyskano wyraźne zwiększenie liczby opadania wynoszące 171 sek. za lata 1998–2000, tj. przekraczające o +55 sek. wzorzec średni (Tewo+Bogo+Fidelo+Lamberto) (COBORU, 2001). Cecha ta predysponowała tę odmianę do wypieku chleba, i była to pierwsza odmiana pszenżyta ozimego o tak wysokiej jakości ziarna. U chmielu zwiększono zawartość kwasu alfa, ale także i niekorzystnego dla produkcji piwa aromatu, która to cecha wyeliminowała odmianę z produkcji (Prescott-Allen i Prescott-Allen, 1986). U heksaploidalnej syntetycznej pszenicy Carmona, pochodzącej z Hiszpanii zwiększono zawartości cynku i żelaza w ziarnie (CIMMYT, 2004).

W krzyżowaniach pszenicy *T. aestivum* L. z gatunkami obcymi uzyskano 76 linii introgressywnych *T. aestivum* L. / *T. durum* Desf., *T. aestivum* L. / *T. timopheevii* Zhukov., *T. aestivum* L. / *L. perenne* L., *T. aestivum* L. / *Ae. speltoides* Taush. o ulepszonych wskaźnikach technologicznych ziarna (Pilch i Głowacz, 1997; Pilch i in., 1999; Pilch, 2002, 2003, 2004, 2005 b, c). Wśród nich były 63 linie o zawartości białka klasy E i 13 linii kl. A, 32 linie o wskaźniku sedymentacji klasy E i 34 linie kl. A, 61 linii o liczbie opadania klasy E i 8 linii kl. A, oraz 24 linie o ocenie łącznej 3 wskaźników jakości ziarna grupy E i 36 linii gr. A.

W 15 liniach ozimych introgressywnych pszenicy *T. aestivum* L. / *T. durum* Desf. uzyskano zmienione podjednostki wysokocząsteczkowych glutenin *Glu-1*, które miały związek z wysoką zawartością białka w ziarnie, wysokim wskaźnikiem sedymentacji i wysoką liczbą opadania (Pilch, 2006, 2007 a, b).

PODSUMOWANIE

Od ponad 20 lat kontynuowane są prace nad wykorzystaniem gatunków dzikich (oddalonych taksonomicznie, spokrewnionych) w ulepszaniu roślin uprawianych przez człowieka. Wraz z rozwojem technik uzyskiwania mieszańców, identyfikowania ich i mapowania genów poszerza się zasięg zainteresowania szerszą grupą gatunków dzikich, jak i ulepszaniem innych roślin aniżeli tych kluczowych w żywieniu światowym. Pokonano niemożliwe do tej pory 3 problemy. Pierwszym i największym problemem były biologiczne bariery krzyżowalności gatunków, które stanowiły największą przeszkodę w transferowaniu obcych genów. Krzyżowanie soi z gatunkami *Glycine*, jak *G. tomentella* były niemożliwe, podobnie jak krzyżowanie cowpea z gatunkiem *Vigna vexillata*. Również krzyżowania odmian z gatunkami rodzaju *Cicer* sp. były niemożliwe, jedynie udawały się z dwoma gatunkami, tj. *C. echinospermum*, *C. reticulatum*. Techniki transplantacji embrionów zostały jednak dostosowane już prawie do wszystkich gatunków a pokonywanie barier krzyżowalności nie stanowi problemu w krzyżowaniach międzygatunkowych i międzyrodzajowych. Umożliwia to wykorzystanie 2. i 3-puli genowej gatunków. Kolejnym problemem było utrzymywanie się przez wiele generacji niekorzystnych po gatunkach dzikich cech, tzw. „dzikość pokroju/fenotypu”. Obecnie zamiast kolchicyzacji mieszańców F₁ i niekorzystnych jego następstw stosuje się przeważnie krzyżowania introgresywne (BC) i selekcję eliminując fenotypową „dzikość” mieszańców trudną do wyeliminowania przez wiele generacji. Kolejnym i trzecim problemem była niestabilność mitotyczna i mejotyczna mieszańców oraz ustawiczna rozszczepialność cech. Wprowadzana jest coraz częściej w hodowli mieszańców dihaploidyzacja przyspieszająca homozygotyzację cech i umożliwiającą szybką selekcję cech korzystnych w liniach DH oraz stabilność chromosomową.

Dotychczasowe efekty transferowania cech z gatunków dzikich do odmian uprawnych stały się zachętą dla programów hodowlanych. Świadczy o tym ogromna literatura obejmująca setki tysięcy pozycji, utworzenie banków genów, oddziałów / instytutów krzyżowań oddalonych i programów badawczych o międzynarodowym zasięgu. W 1996 roku, 4 czasopisma reprezentujące genetykę rolniczą, tj. *Crop Science*, *Plant Breeding*, *Euphytica* i *Theoretical and Applied Genetics* opublikowały w 859 pracach informacje o 112 gatunkach w zakresie wykorzystania genetycznego zróżnicowania (42% prac), odporności na stropy biotyczne (29% prac), analiz filogenetycznych (16% prac), oraz cytogenetyki, molekularnych markerów i kolekcje genów (Dudnik i in., 2001). W centrach CGIAR (ang. Consultative Group on International Agricultural Research) utrzymuje się ponad 600 tysięcy biotypów gatunków i ponad 6 mln w różnych instytutach 170 krajów na świecie (Dudnik i in., 2001).

Do selekcji cech korzystnych opracowano setki markerów molekularnych, w tym MBS (Marker-Based Selection) i MAS (Marker-Assisted Selection) markery o najwyższej powtarzalności.

W transferowaniu brane są pod uwagę coraz to nowsze cechy ze względu na poszerzenie się wiedzy genetycznej na ich temat. W grupie transferowania cech nadal najważniejszą rolę będzie odgrywać odporność na choroby powodowane przez grzyby, bakterie, wirusy,

jak i owady, albowiem mają one bezpośrednie i najmocniejsze przełożenie na podwyższanie plonu. Takie działanie wymuszać będzie także ekologia środowiska, jak i żywności. Wysoka specjalizacja i doskonalenie się czynników chorobotwórczych wymusza stosowanie coraz silniejszych preparatów chemicznych, przez co uprawa z ich udziałem znacznie obniża opłacalność ekonomiczną, wydłuża okres karencji spożycia.

Od ponad 10 lat hodowcy na świecie wolą poszukiwać korzystne cechy związane z gatunkami dzikimi, aniżeli szukać ich w gatunkach uprawianych "wyeksploatowanych genetycznie" (Tanksley i McCouch, 1997). Niechęć hodowców wynika z tego, iż gatunki dzikie mają (1) słaby plon, (2) słabą jakość, (3) trawiasty pokrój, które to cechy komplikują ich wykorzystanie w pracach hodowlanych. Obecnie jednak zwracają uwagę na cechy warunkowane pojedynczymi genami, jak odporność na choroby, karłowatość, które można łatwiej przenosić i selekcjonować w połączeniu z fenotypem odmiany ulepszanej.

Rajaram, jeden z głównych hodowców pszenicy w CIMMYT w Meksyku, ośrodka "zielonej rewolucji dr. Normana E. Borlauga", określając wizję produkcji i hodowli pszenicy w XXI wieku przewiduje duży udział naturalnych źródeł, biotechnologii, manipulowania translokacjami z *S. cereale* L., transgenów, markerów molekularnych-MAS, -MBS, di-haploidyacji (Rajaram, 2001). W ocenie postępu hodowli w CIMMYT w latach 1973–1996 podkreślił zasługi trzech działań hodowców, w tym wprowadzenia genu *Lr 19* do odmian uprawnych. Gen ten występuje u pszenicy na chromosomie *7DL* i wprowadzony został z gatunku *Agropyron elongatum* (Host) P. B. (Sharma i Knott, 1966). W CIMMYT wprowadzono go w 1980 roku, najpierw do odmiany Bluebird 2 (Yecora 70), a następnie przeniesiono do odmian Oasis 89, Angostura +, Bacanora +, Borlaug+, Star+, Seri+. W odmianach tych gen *Lr 19* miał wpływ na wzrost plonu (porównania z odmianami rodzicielskimi) i powodował żółtą barwę mąki.

Rajaram i Borlaug (1997) podkreślają, iż w okresie "zielonej rewolucji" ogromną rolę w stabilizacji plonu odegrały 3 elementy: gen *Sr2*, geny karłowatości i odporność na wyleganie. Gen *Sr2* warunkujący odporność na rdzę żdźbłową wprowadzony został z pszenicy tetraploidalnej *T. dicoccum* Schubl. odmiany Yaroslav przez McFadden (1930).

Również translokacje 1B/1R *S. cereale* L. odegrały istotną rolę w tej hodowli, w adaptacji do skrajnych warunków poprzez tolerancję na suszę, dużą biomasa i lepszą zawartość fosforu (Villareal i in., 1995). Na bazie krzyżowania odmian Nacozari/Seri82 wytworzono w CIMMYT 28 lini translokacyjnych 1BL/1RS. Translokacja 1BL/1RS powodowała wzrost plonu ziarna z hektara, wzrost biomasy, wzrost liczby ziarna z kłosa, wzrost masy 1000 ziarn (istotne statystycznie). Wytworzona odmiana Veery z translokacją 1BL/1RS łączyła wysoki plon i adaptację do marginalnych warunków uprawy przez wysoką odporność na suszę (Rajaram, 2001). Do 1990 roku wytworzono w CIMMYT wiele odmian translokacyjnych pszenicy przystosowanych do uprawy w rejonach suszy.

LITERATURA

- Adolf K., Winkel A. 1985. A new source of spontaneous sterility in winter rye — preliminary results. Proc. Eucarpia Meeting of the Cereal Section on Rye, Svalov, Sweden: 293 — 306.
- Aghaee-Sarbarzeh M., Singh H., Dhaliwal H. S. 2008. A microsatellite marker linked to leaf rust resistance transferred from *Aegilops triuncialis* into hexaploid wheat. *Plant Breed.* 120, 3: 259 — 261.
- Anderson E. 1949. Introgressive hybridization. London: Chapman and Hall: 1 — 49.
- Anderson E., Hubricht L. 1938. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *Am. J. Bot.* 25: 396 — 492.
- Barclay A. 2004. Feral play: Crop scientists use wide crosses to breed into cultivated rice varieties the hardiness to their Wild kin, *Rice Today*, January 2004: 14 — 19.
- Bayuelo-Jimenez J. S., Debouck D. G., Lynch J. P. 2002. Salinity tolerance in *Phaseolus* species during early vegetative growth. *Crop Sci.* 42: 2184 — 2192.
- Boguslavski R. L. 1978. Spontannaja gubridizatzia u vidov roda *Aegilops* L. v uslovijah yuzhnogo Dagestan. (in Russia) *Bull. VIR* 84: 65 — 68.
- Brar D., Kush G. 1997. Alien introgression in rice. *Plant Mol. Biol.* 35: 35 — 47.
- Brar D. 2005. Broadening the gene pool and exploiting heterosis in cultivated rice. In: *Rice is life: scientific perspectives for the 21st Century*. Proc. of the World Rice Res. Conf., Tokyo and Tsukuba, Japan, Nov. 4–7, 2004. (Eds: Toriyama K. Heong K.L., Hardy B.): 59 — 72.
- Chen P. D., Tsujimoto H., Gill B. S. 1994. Transfer of *Ph¹* genes promoting homoeologous pairing from *Triticum speltoides* to common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 88: 97 — 101.
- Ciaffi M., Dominici L., Umana E., Tanzarella O. A., Porceddu E. 2000. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) for protein disulfide isomerase (PDI) gene sequences i *Triticum* and *Aegilops* species. *Theor. Appl. Genet.* 101: 220 — 226.
- CIMMYT 2004. Wild Wheat Relatives Help Boost Genetic Diversity. (Ed. CIMMYT — Mexico, El Batan): 1 — 159.
- COBORU. 2001. Wstępne wyniki plonowania odmian ozimych w doświadczeniach rejestrowych. (Red. E. Gacek, COBORU, Słupia Wielka) zesz. 15: 7 — 28.
- Crute I. R. 1992. From breeding to cloning (and back again?): a case study with lettuce downy mildew. *Ann. Rev. Phytopathol.* 30: 485 — 506.
- Dewey D. R. 1984. The genomic system of classification as a quid to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae*. (In J. P. Gustafson, Ed. *Gene manipulation in plant improvement*, New York USA, Plenum Press): 209 — 279.
- Dover G. A., Riley R. 1972. Prevention of pairing of homoeologous meiotic chromosomes of wheat by an activity of supernumerary chromosomes of *Aegilops*. *Nature Lond.* 240: 159 — 161.
- Dudnik N. S., Thormann I., Hodgkin T. 2001. The extent of use of plant genetic resources in research — a literature survey. *Crop Sci.* 41: 6 — 10.
- Eenink A. H., Groenwold R., Dieleman F. I. 1982. Resistance of lettuce (*Lactuca*) to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri*. I. Transfer of resistance from *L. virosa* to *L. sativa* by interspecific crosses and selection of resistant breeding lines. *Euphytica* 31: 291 — 300.
- Escalant J., Sharrock S., Frison E. 2002. The genetic improvement of *Musa* using conventional breeding and modern tools of molecular and cell biology. *International Network for the Improvement of Banana and Plantain*: 38 — 51.
- Evans G. M., Macefield A. J. 1973. The effect of B chromosomes on homoeologous pairing in species hybrids. 1. *Lolium temulentum* × *Lolium perenne*. *Chromosoma* 41: 63 — 73.
- Falk D. E., Kasha K. J. 1981. Comparison of the crossability of rye (*Secale cereale*) and *Hordeum bulbosum* on to wheat (*Triticum aestivum*). *Can. J. Genet. Cytol.* 23: 81 — 88.
- Fedak G., Jui P. Y. 1982. Chromosomes of Chinese Spring wheat carrying genes for cross ability with Betzes barley. *Can. J. Genet. Cytol.* 24: 227 — 233.
- Forster B., Miller T. E. 1985. A 5B deficient hybrid between *Triticum aestivum* and *Agropyron juniceum*. *Cer. Res. Comm.* 13: 93 — 95.

- Geiger H. H., Schnell F. W. 1970. Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). *Crop Sci.* 10: 590 — 593.
- Gill B. S., Huang L., Kuraparthi V., Raupp W. J., Wilson D. L., Friebe B. 2008. Alien genetic resources for wheat leaf rust resistance, cytogenetic transfer, and molecular analysis. *Australian J. of Agricultural Research* 59 (3): 197 — 2005.
- Godron D. A. 1854. De la fecondation naturelle et artificielle des *Aegilops* par le *Triticum*. (In French) *Am. Sci. Nat.* 3: 215 — 222.
- Gotsov K., Panayotov I. 1972. Natural hybridization of male sterile lines of common wheat × *Ae. cylindrical* Host. *Wheat Inf. Serv.* 33/34: 20 — 21.
- Guadagnuolo R., Savova-Bianchi D., Felber F. 2001. Gene flow from wheat (*Triticum aestivum* L.) to joined goat grass (*Aegilops cylindrical* Host.) as revealed by RAPD and microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 103: 1 — 8.
- Gur A., Zamir D. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLOS Biol.* 2: 1610 — 1615.
- Hajjar R., Hodgkin T. 2007. The use of wild relatives in crop improvement: A survey of development over the last 20 years. *Euphytica* 156: 1 — 13.
- Hanna W. W. 1989. Characteristics and stability of a new cytoplasmic-nuclear male sterile source in pearl millet. *Crop Sci.* 29: 1457 — 1459.
- Hanna W. W., Hill G. M., Gates R. N., Wilson J. P., Burton G. W. 1997. Registration of Tifleaf 3 pearl millet. *Crop Sci.* 37: 1388.
- Hartel K. D., Berzonsky W., A., Kianian S. F., Ali S. 2008. Expression of a *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* source of *Fusarium* head blight resistance transferred to synthetic hexaploid wheat. *Plant Breed.* 123, 6: 516 — 519.
- Hazen S. P., Leroy P., Ward R. W. 2002. AFLP in *Triticum aestivum* L.: patterns of genetic diversity and genome distribution. *Euphytica* 125: 89 — 102.
- He R., Chang Z., Yang Z., Yuan Z., Zhan H., Zhang X., Liu J. 2009. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. *Theor. Appl. Genet* 118: 1173 — 1180.
- Hegde S. G., Waines J. G. 2004. Hybridization and introgression between bread wheat and wild and weedy relatives in North America. *Crop Sci.* 44: 1145 — 1155.
- Hoisington D., Khairallah M., Reeves T., Ribaut J. M., Skovmand B., Taba S., Warburton M. 1999. Plant genetic resources; what can they contribute towards increased crop productivity? *PNAS* 96: 5937 — 5943.
- Jauhar P. P. 1995. Morphological and cytological characteristics of some wheat × barley hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 90: 872 — 877.
- Jordan J., Butler D., Henzell B., Drenth J., McIntyre L. 2004. Diversification of Australian sorghum using wild relatives, New Directions for a Diverse Planet: Proc. of the 4th Int. Crop Sci. Congress, Brisbane, Australia 26 Sept. 1 Oct, 2004): 324.
- Kelly J. D., Kolkman J. M., Schneider K. 1998. Breeding for yield in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica* 102: 343 — 356.
- Kihara H. 1944. Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *vulgare* wheats. *Agric. Hort.* 19: 13 — 14.
- Kimber G., Abu-Baker M. 1979. A wheat hybrid information system. *Cer. Res. Comm.* 7: 237— 260.
- Kobyljanskij V. D. 1962. Javlenie muzhskoj sterilnosti u rzi. *Sel. i Semen.* 3: 71 — 72.
- Kobyljanskij V. D. 1969. K genetikie cytoplazmaticzeskoj muzhskoj sterilnosti u ozimoj rzi. *Genetika* 9: 43 — 46.
- Krolow K. D. 1970. Untersuchungen über die Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Z. Pflanzenzuchtg* 64: 44 — 72.
- Lage J., Warburton J., Crossa B., Skovmand B., Anderson S. B. 2003. Assessment of genetic diversity in synthetic hexaploid wheats and their *Triticum dicoccum* and *Aegilops tauschii* parents using AFLPs and agronomic traits. *Euphytica* 134: 305 — 317.

- Lage J., Skovmand B., Anderson S. B. 2002. Expression and suppression of resistance to greenbug (*Homoptera: Aphididae*) in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum dicoccum* × *Aegilops tauschii* crosses. *J. Econ. Ent.* 96: 202 — 206.
- Lage J., Skovmand B., Anderson S. B. 2004. Field evaluation of emmer wheat derived synthetic hexaploid wheats for resistance to Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*). *J. Econ. Ent.* 97: 1065 — 1070.
- Lein A. 1943. Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Z. Vererbungsl.* 81: 28 — 61.
- Lelley T. 1976. The effect of supernumerary chromosomes of rye on homoeologous pairing in hexaploid wheat. *Z. Pflanzenzüchtg.* 77: 281 — 285.
- Lexer C., Lai Z., Rieseberg L. H. 2004. Candidate gene polymorphisms associated with salt tolerance in wild sunflower hybrids: implications for the origin of *Helianthus paradoxus*, a diploid hybrid species. *New Phytol.* 161: 225 — 233.
- Love S. 1999. Founding clones, major contributing ancestors and exotic progenitors of prominent North America on potato cultivars. *Am. J. Potato Res.* 76: 263 — 272.
- Łapiński M. 1972. Cytoplasmatic - genic type of male sterility in *Secale montanum* Guss. *Wheat Interv. Kyoto* 35: 25 — 28.
- Ma H., Singh R. P., Mujeeb-Kazi A. 1995. Resistance to strip rust in *Triticum turgidum*, *T. tauschii* and their synthetic hexaploids. *Euphytica* 82: 117 — 124.
- Marais G. F., McCallum B., Marais A. S. 2008. Wheat leaf rust resistance gene *Lr59* derived from *Aegilops peregrina*. *Plant Breed.* 127, 4: 340 — 345.
- Marais F., Marais A., McCallum B., Pretorius Z. 2009. Transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr62* and *Yr42* from *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. to common wheat. *Crop Sci.* 49: 871 — 879.
- Maurashi T., Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15: 473 — 497.
- McFadden E.S. 1930. A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat. *Agron. J.* 22: 1020 — 1034.
- McFadden E. S., Sears E. R. 1946. The origin of *Triticum spelta* and its free threshing hexaploid relatives. *J. Hered.* 3: 81 — 89, 107 — 116.
- Miedaner T., Wilde F., Korzun V., Ebmeyer E. 2008. Phenotypic selection for high resistance to *Fusarium* head blight after introgression of quantitative trait loci (QTL) from exotic spring wheat and verification by simple sequence repeat markers *a posteriori*. *Plant Breed.* 127, 3: 217 — 221.
- Miller J. F., Seiler G. J. 2003. Registration of five oilseed maintainer (HA429-HA433) sunflower germplasm lines. *Crop Sci.* 43: 2313 — 2314.
- Moncada P., Martínez C., Borrero J., Chatel M., Gauch Jr. H., Guimares E., Tohme J., McCouch S. 2001. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC2F2 population evaluated in an unland environment. *Theor. Appl. Genet.* 102: 41 — 52.
- Morrison L. A., Riera-Lizarazu O., Cremieux L., Mollory-Smith C. A. 2002. Jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica* Host) × wheat (*Triticum aestivum* L.) hybrids: Hybridization dynamics in Obregon wheat fields. *Crop Sci.* 42: 1863–1872.
- Mujeeb-Kazi A., Rosas V., Roldan S. 1996. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh (*Aegilops squarrosa* auct. non. L) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. × *T. tauschii*; $2n = 6x = 42$, *AABBDD*) and its potential utilization for wheat improvement. *Genet. Res. Crop.* vol. 43: 129 — 134.
- Nassar N. M. A. 2003. Cassava *Manihot esculenta* Crantz genetic resources: VI. Anatomy of a diversity center. *Genet. Mol. Res.* 2: 214 — 222.
- National Potato Council. 2003. Potato statistics: Seed certification, approved acreage, Varieties planted and production (Ed. National Potato Council, USA): 1 — 169.
- Nguyen B., Brar D., Bui B., Nguyen T., Pham L., Nguyen H. 2003. Identification and mapping of the QTL for aluminum tolerance introgressed from the new source *Oryza rufipogon* Griff. into rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 106: 583 — 593.
- Nweke F. 2004. New Challenges in the Cassava Transformation in Nigeria and Ghana. Environment and Production Technology Division. Intern. (Ed. Food Policy Res. Inst., Washington, USA): 1 — 253.

- Pilch J., Wałag H., Karkoszka U. 1992. Możliwości wykorzystania mieszańców międzygatunkowych i międzyrodzajowych w hodowli pszenicy jarej. Biul. IHAR 181/182: 47 — 51.
- Pilch J., Głowacz E., Kubara-Szpunar Ł. 1993. Usefulness of some interspecific and intergeneric hybrids *T.aestivum* L. in breeding for resistance of hexaploid winter wheat. Biul. IHAR. 187: 7 — 12.
- Pilch J., Głowacz E., Kubara-Szpunar Ł., Gajda Z. 1995. Mieszańce oddalone *Triticum aestivum* L. jako źródła odporności na choroby kłosa. Biul. IHAR 194: 159 — 167.
- Pilch J., Głowacz E. 1997. Międzygatunkowe i międzyrodzajowe krzyżowania jako sposób ulepszania cech kłosa i ziarna w hodowli pszenicy heksaploidalnej *Triticum aestivum* L. Biul. IHAR 204: 15 — 31.
- Pilch J., Cygankiewicz A., Głowacz E. 1999. Wartość wypiekowa ziarna mieszańców pszenicy pochodzących z krzyżowań międzygatunkowych i międzyrodzajowych. Biul. IHAR 210: 71 — 83.
- Pilch J. 2002. Wartość technologiczna introgressywnych form pszenicy ozimej (*Triticum aestivum* L.). Biul. IHAR 223/224: 95 — 109.
- Pilch J. 2003. Wpływ genomów A, B *Triticum durum* Desf. na wartość technologiczną ziarna pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Biul. IHAR 230: 43 — 54.
- Pilch J. 2004. Wykorzystanie hybrydyzacji introgressywnej w podwyższaniu wartości technologicznej ziarna pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Pam. Puł. 135: 247 — 257.
- Pilch J. 2005 a. Możliwości wykorzystania krzyżowania introgressywnego w hodowli pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Część I. Zastosowanie systemów genetycznych pszenicy *T.aestivum* L. do otrzymania mieszańców pomostowych F₁. Biul. IHAR 235: 31—41.
- Pilch J. 2005 b. Możliwości wykorzystania krzyżowania introgressywnego w hodowli pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. Część II. Efektywność w ulepszaniu cech kłosa i jakości ziarna. Biul. IHAR 235: 43—55.
- Pilch J. 2005 c. Genetyczne możliwości ulepszania jakości ziarna pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. w efekcie hybrydyzacji introgressywnej z *Triticum durum* Desf. Biul. IHAR 236: 5 — 15.
- Pilch J. 2006. Allelic variation at high molecular weight glutenin loci associated with superior breadmaking characteristics in hexaploid introgressives of *Triticum aestivum* L. and *Triticum durum* Desf. Plant Breed. Seed Sci. 54: 39 — 52.
- Pilch J. 2007 a. Efektywność introgresji genów Glu-1 wysokocząsteczkowych glutenin w zwiększaniu wartości wypiekowej ziarna zbóż — przegląd literatury. Biul. IHAR 243: 25 — 45.
- Pilch J. 2007 b. Improving grain quality in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by introgression alien HMW glutenin genes from tetraploid *Triticum* and diploid *Aegilops* species. Plant Breed. Seed Sci. 56: 3 — 30.
- Plucknett D., Smith N., Williams J., Murthi N. 1987. Gene Banks and the World's Food. (Eds Plucknett, Smith, Williams Murthi, Princeton University Press, Princeton, NJ): 1 — 98.
- Prescott-Allen C., Prescott-Allen R. 1986. The First Resource: Wild Species in the North American Economy. (Eds: Prescott-Allen C. and Prescott-Allen, Yale Univ., New Haven): 1 — 112.
- Prescott-Allen C., Prescott-Allen R. 1988. Genes from the wild: using wild genetic resources for food and raw materials. (Eds: Prescott-Allen C. and Prescott-Allen, Int. Inst. For Environment and Development, London): 1 — 123.
- Qi L. L., Pumphrey M. O., Friebe B., Chen P. D., Gill B. S. 2008. Molecular cytogenetic characterization of alien introgressions with gene *Fhb3* for resistance to *Fusarium* head blight disease of wheat. Theor. Appl. Genet. 117: 1155 — 1166.
- Qu L. J., Foote T. N., Roberts M. A., Money T. A., Aragon-Alcaide L., Snape J. W., Moore G. 1998. A simple PCR-based method for scoring the *ph1b* deletion in wheat. Theor. Appl. Genet. 96: 371 — 375.
- Price H. J., Hodnett G. L., Burson B. L., Dillon S. L., Rooney W. I. 2005. A *Sorghum bicolor* × *S. acrosperrum* hybrid recovered by embryo rescue and culture. Aust. J. Botany 53: 579 — 583.
- Rajaram S. 2001. Prospects and promise of wheat breeding in the 21st century. Euphytica 119: 3 — 15.
- Rajaram S., Borlaug N. E. 1997. Approaches to bread wheat for wide adaptation, field potential, rust resistance and drought tolerance. In Proceedings of Primer Simposio Internacional de Trigo. Cd. Obregon, 7–9 April, 1997: 43 — 67.
- Rao N., Reddy L., Bramel P. 2003. Potential of wild species for genetic enhancement of some semi-arid food crops. Genet. Resour Crop Evol. 50: 707 — 721.
- Rick C., Chetelat R. 1995. Utilization of related wild species for tomato improvement. First Intern. Symp. on *Solanacea* for Fresh Market. Acta Hort. 412: 21 — 38.

- Riggs R. D., Wang S., Singh R. J., Hymovitz T. 1998. Possible transfer of resistance to *Heterodora glycine* from *Glycine tomentella* to *Glycine max*. J. Nematol 30: 547 — 552.
- Riley R., Chapman V. 1958. Genetic control of the cytological diploid behavior of hexaploid wheat. Nature 182: 713 — 715.
- Riley R., Kimber G., Chapman V. 1961. Origin of genetic control of diploid like behavior of polyploidy wheat. J. Hered. 52: 22 — 25.
- Riley R., Chapman V. 1967. The inheritance in wheat of crossability with rye. Genet. Res. 9: 259 — 267.
- Riley R., Chapman V., Miller T.E. 1973. The determination of meiotic chromosome pairing. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Univ. Columbia. MO.: 731 — 738.
- Romero C., Lacadena J. R. 1980. Interaction between rye B-chromosomes and wheat genetic systems controlling homoeologous pairing. Chromosoma (Berl.) 80: 33 — 48.
- Ross H. 1986. Potato breeding problems and perspectives. Adv. in Plant Breeding: 133.
- Taira T., Larter E., N. 1978. Factors influencing development of wheat-rye-hybrid embryos *in vitro*. Crop Sci. 18: 348 — 350.
- Ter-Kuile N., Nabors M., Mujeeb-Kazi A. 1988. Callus culture induced amphiploids of *Triticum aestivum* and *T.turgidum x Aegilops variabilis* F1 hybrids: production, cytogenetics and practical significance. In 80th Ann. Meet. Am. Soc. Agron. Abstr.: 98.
- Sasanuma T., Chabane K., Endo T.R., Valkoun J. 2002. Genetic diversity of wheat wild relatives in the Near East detected by AFLP. Euphytica 127: 81 — 93.
- Saxena K. B., Kumar R. V. 2003. Development of a cytoplasmic male sterility system in pigeonpea using *C. scarabaeoides* (L.) Thouars. Indian J. Genet. Pl Br 63: 225 — 229.
- Sears E. R. 1954. The systematic, cytology and genetics of wheat. Res. Bull. Mis. Agric. Exptl. Stat. 572: 1 — 58.
- Sears E. R. 1977. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. Can. J. Genet. Cytol. 19: 585 — 593.
- Sears E. R. 1981. Transfer of alien genetic material to wheat. In: Evans I. T., Peacock W. I. (eds). Wheat science today and tomorrow. Cambridge Univ. Press. UK: 75 — 89.
- Sears E. R. 1982. A wheat mutation conditioning an intermediate level of homoeologous chromosome pairing. Can. J. Genet. Cytol. 24: 715 — 719.
- Seiler G., Gulya T. 2004. Exploration for wild *Helianthus* species in North America; challenges and opportunities in the search for global treasures. 16th Intern. Sunflower Conf., Fargo, (ND) 1: 43 — 68.
- Sharma D., Knott D. R. 1966. Transfer of leaf rust resistance from *Agropyron* to *Triticum* by irradiation. Can. J. Genet. Cytol. 8: 137 — 143.
- Sharma H. C. 1995. How wide can a wide cross be? Euphytica 82: 43 — 64.
- Sharma H. C., Gill B. S. 1986. The use of *ph1* gene in direct transfer and search for *Ph*-like genes in polyploidy *Aegilops* species. Z. Pflanzenzüchtg. 96: 1 — 7.
- Singh S. 2001. Broadening the genetic base of common bean cultivars. Crop Sci. 41: 918.
- Simpson C., Starr J. 2001. Registration of "COAN" peanut. Crop Sci. 41: 918.
- Tanaka M. 1954. Spring and winter growing habit of *Aegilops* and *Triticum*. Wheat Inf. Serv. 1: 18.
- Tunksley S., McCouch S. 1997. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. Science 277: 1063 — 1066.
- Valkoun J. J. 2001. Wheat pre-breeding using wild progenitors. Euphytica 119: 17 — 23.
- Villareal R. L., Sayre K., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A. 2001. Registration of four synthetic hexaploid wheat (*Triticum turgidum/Aegilops tauschii*) germplasm lines tolerant to water logging. Crop Sci., 41: 274.
- Villareal R. L., del Toro E., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. 1995. The 1B/1RS chromosome translocation effect on yield characterization in a *Triticum aestivum* L. cross. Plant Breeding 114: 497 — 500.
- Virmani S., Shinjyo C. 1988. Current status of analysis and symbols for male sterile cytoplasm's and fertility restoring genes. Rice Genet. Newsl.5: 9 — 15.
- Vuylsteke D. R., Swennen R. I., Ortiz R. 1993. Development and performance of black sigatoka resistant tetraploid hybrids of plantain (*Musa* spp. AAB group). Euphytica 65: 33 — 42.

- Warburton M. L., Crossa J., Franco J., Kazi M., Trethowan R., Rajaram S., Pfeiffer W., Zhang P., Dreisigacker S., van Ginkel M. 2006. Bringing wild relatives back into the family: recovering genetic diversity in CIMMYT improved wheat germplasm. *Euphytica* 149: 289 — 301.
- Wayne S. C., Fredericksen R. 2000. Sorghum: Origin, history, technology and production. (Eds. John Willey and Sons): 824.
- Wilson J. P., Gates R. N., Hanna W. W. 1991. Effect of rust on yield and digestibility of pearl millet forage. *Phytopathology* 81: 233 — 236.
- Wilson J. P., Gates R. N. 1993. Forage yield losses in hybrid pearl millet due to leaf blight caused primarily by *Pyricularia grisea*. *Phytopathology* 83: 739 — 743.
- Xiao J., Grandillo S., Sang N., McCoach S., Tanksley S. 1996. Genes from wild rice improve yield. *Nature* 384: 223 — 224.
- Zaharieva M., Monneveux P. 2006. Spontaneous hybridization between bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and its wild relatives in Europe. *Crop Sci.* 46: 512 — 527.
- Zemetra R. S., Hansen J., Mallory-Smith C. A. 1998. Potential for gene transfer between wheat (*Triticum aestivum* L.) and jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*). *Weed Sci.* 46: 313 — 317.