

Received: 08.03.2017 / Accepted: 10.07.2017

Field evaluation of resistance of winter wheat to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) and identification of the gene *Pm2* in selected genotypes

Polowa ocena odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) oraz identyfikacja genu *Pm2* w wybranych genotypach pszenicy ozimej

Danuta Kurasiak-Popowska*, Agnieszka Tomkowiak, Dorota Weigt, Sylwia Mikołajczyk, Jerzy Nawracała

Summary

The aim of this study was the analysis of infection of winter wheat by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in field conditions and identification of the gene *Pm2* using SSR markers. Winter wheat genotypes containing the resistance genes for leaf rust (*Lr19* or *Lr50*) or containing semi-dwarfing genes (*RhtB1*, *RhtD1* and *Rht8*) were examined. Field observations were conducted at the Agricultural Research Station Dłoń (51°41'23.835"N 17°4'1.414"E) in the years 2014–2016. The analyzed wheat genotypes showed varied resistance to powdery mildew under field conditions. To identify the gene *Pm2* two markers were used: *Xgwm205* and *Xcfd81*. As a result of the analysis of both markers specific products were observed in the 16 genotypes of wheat. Specific amplification products did not appear in the genotypes: Agatha, Klasic and Ludwig when *Xcfd81* was used; and in 3 genotypes containing *Lr19* when analysis were carried out with marker *Xgwm205*. The differences in results for a total of five cultivars may be linked to various allelic forms in a locus *Pm2*.

Key words: wheat; powdery mildew of cereals and grasses; SSR markers

Streszczenie

Celem pracy była polowa ocena porażenia pszenicy ozimej przez *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* oraz identyfikacja genu *Pm2* za pomocą markerów SSR w tych materiałach. Jako materiał wykorzystano genotypy pszenicy ozimej zawierające geny odporności na rdzę brunatną (*Lr19* lub *Lr50*) lub zawierające geny półkarłowatości (*RhtB1*, *RhtD1* i *Rht8*). Obserwacje polowe przeprowadzono w latach 2014–2016 w Rolniczym Gospodarstwie Doświadczalnym Dłoń (51°41'23.835"N 17°4'1.414"E). Analizowane genotypy pszenicy charakteryzowały się zróżnicowaną polową odpornością na mączniaka prawdziwego zbóż i traw. W wyniku analiz molekularnych specyficzne produkty amplifikacji dla *Xgwm205* oraz *Xcfd81* świadczące o obecności genu *Pm2* zaobserwowano w 16 genotypach pszenicy ozimej. Specyficzne produkty amplifikacji nie pojawiły się w genotypach: Agatha, Klasic i Ludwig przy analizach przeprowadzonych w wykorzystaniem *Xcfd81* oraz w 3 genotypach zawierających *Lr19* dla markera *Xgwm205*. Różnice w wynikach dotyczące w sumie pięciu odmian są prawdopodobnie skutkiem występowania różnych form allelicznych w locus *Pm2*.

Słowa kluczowe: pszenica; mączniak prawdziwy zbóż i traw; markery SSR

Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu
Dojazd 11, 60-632 Poznań
*corresponding author: dkurasiak@wp.pl

Wstęp / Introduction

Znajomość genotypów pod względem ich odporności na choroby grzybowe i inne, ważne pod względem hodowlanych cechy, pomaga w świadomym wyborze komponentów rodzicielskich do krzyżowania oraz w selekcji korzystnych genotypów w dalszych etapach hodowli. Ocena badanych cech fenotypowych tradycyjnie przebiega w warunkach polowych oraz w ostatnich latach polega na analizach molekularnych przy użyciu markerów specyficznych. Markery molekularne sprzężone z genami odporności umożliwiają selekcję w kierunku odporności na daną chorobę przy braku patogenów (Langridge i wsp. 2001). Piramidyzacja kilku genów w jednej odmianie może zapewnić bardziej trwałą odporność na choroby, ponieważ jest mniej prawdopodobne, aby w populacji patogenu doszło jednocześnie do wielu mutacji dotyczących każdego genu oporności (McDonald i Linde 2002).

Do identyfikacji genów odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw bardzo często wykorzystuje się dwa typy markerów molekularnych: markery mikrosatelitarne (SSR – Single Sequence Repeat) oraz STS (Sequence Target Site). Przy udziale tych dwóch typów markerów molekularnych zidentyfikowano wiele z genów odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw, przy czym geny *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, *Pm4*, *Pm5*, *Pm8* i *Pm24* mają więcej niż jeden allel nadający oporność (Miranda i wsp. 2006; Ma i wsp. 2016): *Pm1e* (Singrün i wsp. 2003), *Pm3g* (Bougot i wsp. 2002), *Pm3h*, *Pm3i*, *Pm3j* (Huang i wsp. 2004), *Pm4a* (Ma i wsp. 2004), *Pm4b* (Yi i wsp. 2008), *Pm4c* (Hao i wsp. 2008), *Pm5e* (Huang i wsp. 2003), *Pm8* (Mohler i wsp. 2001). Do tej pory zidentyfikowano 17 funkcjonalnych alleli w *locus Pm3*, co czyniło go jednym z największych genów oporności roślinnej (Bhullar

i wsp. 2010). W przypadku *Pm2*, zidentyfikowano *Pm2a* (pszenica Ulka), *Pm2b* (linia KM2939), *PmPB3558* (linia PB3558), *Pm2c* z chińskich landów Niaomai, *PmX3986-2* (linia X3986-2), *PmWFJ* (Wanfengjian 34) i *PmD57-5D* (linia D57-5D), *PmLX66* (chińska odmiana Liangxing 66), *PmZ155* (chińska odmiana Zhongmai 155), *PmW14* (chińska odmiana Wennong 14) i *PmYB* (chińska odmiana YingBo700) (McIntosh i Baker 1970; Ma i wsp. 2011, 2014, 2015a, b, c; Huang i wsp. 2012; Song i wsp. 2014; Lu i wsp. 2015; Sun i wsp. 2015; Xu i wsp. 2015).

Najbardziej ekonomicznym i efektywnym rozwiązaniem jest wprowadzenie do jednej odmiany genów odporności nie tylko na jedną, ale na różne choroby. Pogłębiona charakterystyka materiałów referencyjnych, zgromadzonych jako materiały wyjściowe ma duże znaczenie w hodowli roślin.

Celem pracy była polowa ocena porażenia przez *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* genotypów referencyjnych pszenicy ozimej ze znanymi genami odporności na rdzę brunatną (*Lr19* lub *Lr50*) i genami półkarłowatości (*RhtB1*, *RhtD1* lub *Rht8*) oraz identyfikacja genu *Pm2* za pomocą markerów SSR w tych materiałach.

Materiały i metody / Materials and methods

Jako materiał wykorzystano genotypy referencyjne pszenicy ozimej zawierające geny odporności na rdzę brunatną (*Lr19* lub *Lr50*) lub zawierające wybrane geny półkarłowatości (*RhtB1*, *RhtD1* lub *Rht8*) otrzymane z National Small Grain Collection, NPGS, USA oraz genotypy pszenicy ozimej znajdujące się w kolekcji Katedry Genetyki i Hodowli Roślin (KGiHR) Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu (tab. 1).

Tabela 1. Stopień odporności na porażenie przez *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* w warunkach polowych (Rolnicze Gospodarstwo Doświadczalne Dłoń) oraz identyfikacja genu *Pm2* za pomocą dwóch markerów SSR

Table 1. The degree of resistance to infection by powdery mildew *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in the field conditions (Agricultural Research Station Dłoń) and identification of the gene *Pm2* by two SSR markers

Lp. No.	Genotyp Genotype	Geny Genes	Warunki polowe Field conditions			Analizy molekularne Molecular analysis	
			2013/2014	2014/2015	2015/2016	<i>Xcfd81</i>	<i>Xgwm205</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
1	D347	<i>Lr19</i>	3,5	5,5	4,5	+	–
2	Agatha	<i>Lr19</i>	1,5	2	1,5	–	–
3	Thatcher	<i>Lr19</i>	1,5	1,5	6,5	+	–
4	Lr19	<i>Lr19</i>	2	1,5	6,5	+	+
5	TAM 107	<i>Lr50</i>	6,5	2,5	3,5	+	+
6	Karl 92	<i>Lr50</i>	4,5	2,5	2,5	+	+
7	KS96WGRC36	<i>Lr50</i>	8	2	5,5	+	+
8	Greer	<i>Rht8</i> (174 pz – bp)	2,5	1,5	5,5	+	+
9	Augusta	<i>Rht8</i> (174 pz – bp)	5	2	2,5	+	+
10	Klasic	<i>Rht8</i> (165 pz – bp)	7,5	2,5	2	–	+
11	Geneva	<i>Rht8</i> (174 pz – bp)	6	3	7,5	+	+
12	Clark	<i>Rht B1a</i> , <i>Rht D1a</i>	6,5	3	1,5	+	+
13	Pioneer var 2548	<i>Rht8</i> (174 pz – bp)	6,5	2,5	6	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8
14	Pioneer var 2545	<i>Rht B1a, Rht D1b</i>	6,5	2,5	5,5	+	+
15	2737W	<i>Rht8</i> (204 pz – bp)	7	2,5	6,5	+	+
16	Freedom	<i>Rht B1b, Rht D1a</i>	5,5	2	7	+	+
17	OK 101	<i>Rht B1a, Rht D1b</i>	1,5	1	7,5	+	+
18	Ok 102	<i>Rht B1b, Rht D1a</i>	5,5	1,5	2,5	+	+
19	Ludwig	–	6,5	3,5	6	–	+
20	Muszelka	–	5,5	6,5	5,5	+	+
21	Ozon	–	8	7,5	5,5	+	+

skala 9°: 1 – pełne porażenie, 9 – brak objawów chorobowych – 9° scale: 1 – severe infection, 9 – no symptoms of infection

„+” oznacza obecność danego fragmentu DNA charakterystycznego dla locus *Xcfd81* lub *Xgwm205*

„+” indicates the presence of a particular DNA fragment specific to the *Xcfd81* or *Xgwm205* locus

„–” oznacza brak danego fragmentu DNA charakterystycznego dla locus *Xcfd81* lub *Xgwm205*

„–” means no specific DNA fragment specific for the *Xcfd81* or *Xgwm205* locus

Doświadczenie polowe założone zostało w Stacji Doświadczalnej KGiHR mieszczącej się w Rolniczym Gospodarstwie Doświadczalnym Dłóń Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu (51°41'23.835"N 17°4'1.414"E) w latach 2014–2016. Wybrane genotypy wysiewano na poletkach o powierzchni 1 m² (1 m × 1 m), w układzie bloków losowanych, w trzech powtórzeniach. Ocena stopnia porażenia roślin przez *B. graminis* f. sp. *tritici* dokonywana była w oparciu o 9-stopniową skalę, w której 9 – oznacza brak objawów chorobowych, a 1 – najsilniejsze porażenie.

Materiał do analiz molekularnych pobrano z 10-dniowych siewek uzyskanych ze skiełkowanych w warunkach laboratoryjnych ziaren. Izolację DNA prowadzono wykorzystując zestaw do izolacji DNA z roślin Genomic Mini AX PLANT firmy A&A BIOTECHNOLOGY zgodnie z dołączoną procedurą. Stężenie DNA oznaczono za pomocą spektrofotometru NanoDrop. Próby rozcieńczano wodą destylowaną w celu uzyskania jednolitego stężenia 40 ng/μl. Reakcję PCR (polymerase chain reaction) przeprowadzono w mieszaninie o składzie: woda – 5 μl, DreamTaqTMGreen PCR Master Mix – 6,25 μl, startery – 2 × 0,25 μl (stężenie końcowe starterów wynosiło 20 μM), matryca DNA – 1 μl. W celu stwierdzenia obecności genu *Pm2* w odmianach wykorzystano dwa specyficzne markery: *Xgwm205* i *Xcfd81*, do identyfikacji których użyto następujących par starterów:

Xgwm205 – F:5'CGACCCGGTTCCTTCAG3',
R:5'AGTCGCCGTTGTATAGTGCC3',

Xcfd81 – F:5'TATCCCCAATCCCCTCTT3',
R:5'GTCAATTGTGGCTTGTCCCT3'.

Do badań wykorzystano termocykler gradientowy TProfessional Basic Gradient Thermocycler. Po zoptymalizowaniu reakcję PCR przeprowadzono w tych samych warunkach niezależnie od identyfikowanego markera, profil różnił się tylko temperaturą przyłączenia starterów ustaloną zgodnie z temperaturą ich topnienia: denaturacja wstępna – 3 min. w 94°C, 40 cykli (denaturacja – 30 s w 94°C, przyłączenie starterów – 1 min. w 54°C, 58°C, 63°C, synteza – 1 min. w 72°C), synteza końcowa – 5 min. w 72°C, przechowywanie max. 24 h w 4°C.

Elektroforezę prowadzono w żelu agarozowym o stężeniu 2,5%. Wizualizacji dokonano na transiluminatorze High Performance UV Transilumiantor UVP. Obrazy archiwizowano za pomocą systemu KTE – Video.

Wyniki i dyskusja / Results and discussion

W czasie trwania badań polowych zaobserwowano wyższe temperatury w okresie od marca do lipca we wszystkich latach badań w porównaniu do wielolecia, przy

Tabela 2. Miesięczne sumy opadów i średnie miesięczne temperatury powietrza w Rolniczym Gospodarstwie Doświadczalnym Dłóń w latach 2014–2016

Table 2. Sums of rainfall and mean air temperatures in Agricultural Research Station Dłóń in 2014–2016

Miesiąc Month	Średnia temperatura powietrza Average air temperature [°C]				Suma opadów Precipitation total [mm]			
	2014	2015	2016	1956–2009	2014	2015	2016	1956–2009
Marzec – March	6,9	3,9	1,0	3,0	46,6	54,8	61,0	33,7
Kwiecień – April	11,5	8,3	8,8	8,2	41,3	26,0	54,5	32,0
Maj – May	15,4	14,8	16,3	13,5	135,2	30,1	57,5	55,3
Czerwiec – June	19,5	17,7	21,0	16,8	27,6	33,2	72,5	66,2
Lipiec – July	23,9	21,7	19,5	18,4	69,6	53,1	128,2	82,1

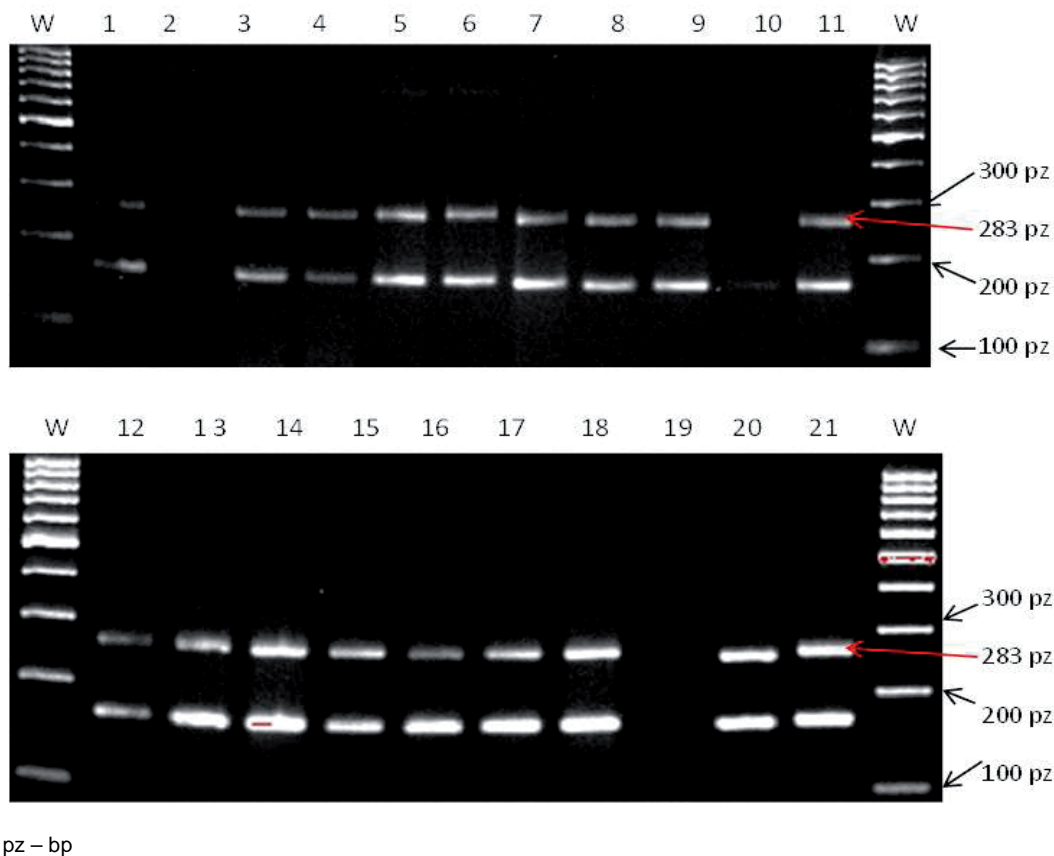
czym w roku 2014 zaobserwowany wzrost temperatur był najwyższy (tab. 2). W roku 2015 po deszczowym marcu zanotowano bardzo małą ilość opadów w kolejnych miesiącach, co sprawiło, iż w analizowanym okresie czasu suma opadów w Rolniczym Gospodarstwie Doświadczalnym Dłoń była niższa niż w wieloleciu. W latach 2014 i 2016 odnotowano więcej opadów niż w wieloleciu.

Polowe wyniki porażenia przez mączniaka prawdziwego zbóż i traw były bardzo zróżnicowane w latach badań. Wysokie, średnie i niskie porażenie genotypów pszenicy ozimej obserwowano w każdym roku badań. Bardzo niskie porażenie odmiany Ozon zaobserwowano w pierwszych dwóch latach badań, odmiana Muszelka odznaczała się średnim poziomem porażenia, a odmiana Agatha wysokim przez wszystkie lata badań. W przypadku pozostałych genotypów porażenie było zmienne w latach. Związane jest to z faktem, iż wirulencja izolatów reprezentujących populację *B. graminis* f. sp. *tritici* na terenie Polski jest bardzo złożona (Pietrusińska i Czembor 2014), a z drugiej strony obecnie poznano 41 genów *Pm* odporności na *B. graminis* f. sp. *tritici* (Czajowski i Czembor 2016). Pięć z tych loci (*Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, *Pm4*, *Pm5*, *Pm8* i *Pm24*) mają więcej niż jeden allel nadający oporność (Miranda i wsp. 2006; Ma i wsp. 2016).

Jedynie niektóre z tych genów warunkują efektywną odporność na mączniaka prawdziwego zbóż i traw, co wiąże się ze zdolnościami adaptacyjnymi i migracją

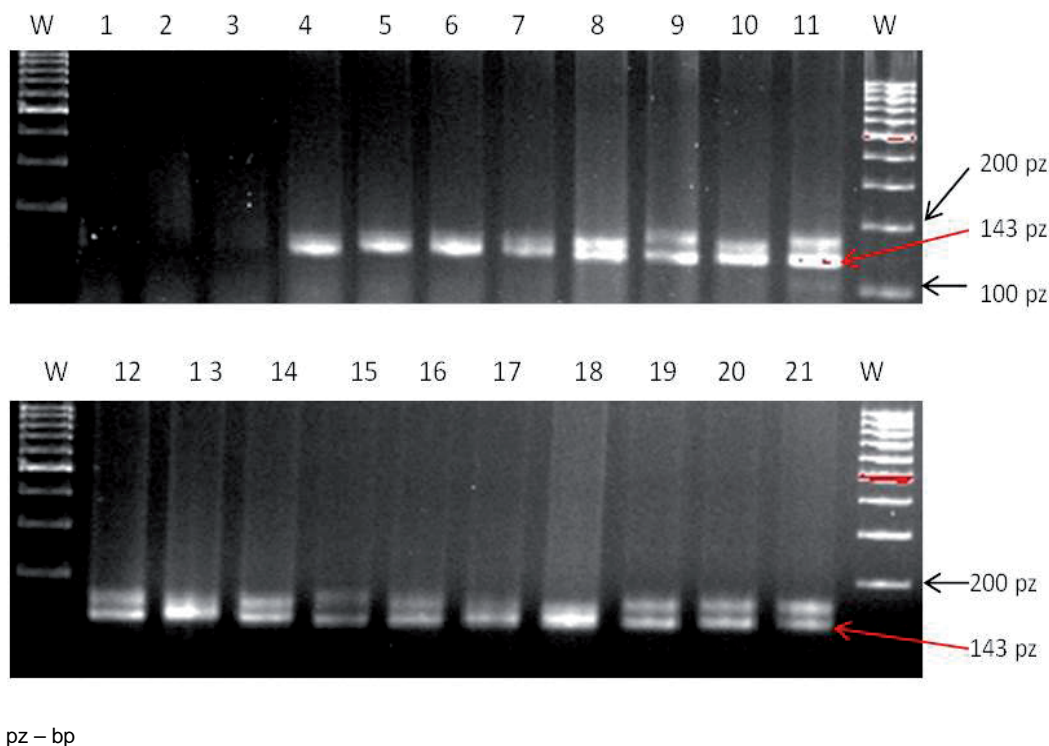
patogena (Czajowski i Czembor 2016). Analiza wirulencji i struktura populacji *B. graminis* f. sp. *tritici* na terenie Polski w latach 2008–2013 została przedstawiona przez Pietrusińską i Czembora (2014) oraz Czajowskiego i Czembora (2016). W doświadczeniach tych zaobserwowano, że populacja *B. graminis* występująca na pszenicy charakteryzuje się szerokim spektrum wirulencji, a występujące izolaty odznaczają się patogennością wobec większości odmian i linii pszenicy z genami *Pm*. W związku z tym należy poszukiwać nowych źródeł odporności i dążyć do kumulowania genów odporności w jednym genotypie. Ma i wsp. (2011) uważają, iż *Pm2* może być bardzo użyteczny w połączeniu z innymi genami odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw. Obecność wielu form allelicznych genu *Pm2* odpowiada za różny poziom odporności genotypów na *B. graminis* f. sp. *tritici* i znacząco zwiększa zróżnicowanie w tym locus (Ma i wsp. 2016).

W przedstawionej pracy oceniono obecność genu *Pm2* za pomocą markerów *Xgwm205* i *Xcfd81*. W trakcie analiz stwierdzono bardzo dużą powtarzalność wyników. W wyniku analiz markerem *Xcfd81* specyficzny produkt o długości 283 pz, świadczący o obecności genu *Pm2* zaobserwowano w 18 genotypach pszenicy ozimej (rys. 1). Markera nie zaobserwowano w genotypach Agatha, Klasic i Ludwig. Wykorzystując marker *Xgwm205* specyficzny produkt amplifikacji o długości 143 pz (świadczący o obecności



Rys. 1. Obraz elektroforetyczny produktów PCR w 2,5% żelu agarozowym po włączeniu do reakcji markera *Xcfd81*. W – marker masy cząsteczkowej O'RangeRuler 100 pz. Kolejność genotypów na żelu została zamieszczona w tabeli 1.

Fig. 1. Electrophoresis of PCR products on 2.5% agarose gel with marker *Xcfd81*. W – O'RangeRuler molecular weight marker of 100 bp. The order of genotypes in gel according to Table 1.



Rys. 2. Obraz elektroforetyczny produktów PCR w 2,5% żelu agarozowym po włączeniu do reakcji markera *Xgwm205*. W – marker masy cząsteczkowej O'RangeRuler 100 pz. Kolejność genotypów na żelu została zamieszczona w tabeli 1.

Fig. 2. Electrophoresis of PCR products on 2.5% agarose gel with marker *Xgwm205*. W – O'RangeRuler molecular weight marker of 100 bp. The order of genotypes in gel according to Table 1.

genu *Pm2*) zidentyfikowano u 18 genotypów. Produkt o tej wielkości nie pojawił się w genotypach zawierających gen *Lr19*: D347, Agatha i Thatcher (rys. 2). Różnice w wynikach dotyczące w sumie pięciu odmian są prawdopodobnie skutkiem występowania w badanych genotypach różnych alleli w locus *Pm2*. Ma i wsp. (2016) zauważają, że podobnie jak w przypadku *Pm3*, identyfikuje się coraz więcej alleli *Pm2* z różnymi widmami odpowiedzi na izolaty *B. graminis* f. sp. *tritici* zwiększając tym samym różnorodność w tym locus. Autorzy sugerują dalsze badania w celu rozróżnienia tych alleli, w tym mapowanie i re-sekwencjonowanie.

Spośród genotypów zawierających geny odporności na rdzę brunatną, najmniej porażonymi genotypami przez *B. graminis* f. sp. *tritici* były genotypy: D347 zawierający *Lr19* oraz KS96WGRC36 z genem *Lr50*. Analizując trzy geny półkarłowatości najsłabiej porażonymi genotypami zawierającymi *Rht8* były Geneva i 2737W, a geny *Rht – B1b* (*Rht1*) oraz *Rht – D1b* (*Rht2*) genotypy Pioneer var 2545 oraz Freedom.

Wiedza uzyskana na podstawie przeprowadzonych analiz molekularnych pozwala na możliwość świadomego

wykorzystania genotypów w programach hodowlanych. Wyniki polowe pokazują, iż żaden z analizowanych genotypów nie odznaczał się małą wrażliwością na *B. graminis* f. sp. *tritici* w czasie trzech lat badań, co oznacza konieczność kumulacji kolejnych genów odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw w tych materiałach. Pietrusińska i Czembor (2017) podkreślają, iż w programach hodowlanych dąży się do kumulowania dwóch lub trzech genów odporności *Pm*.

Wnioski / Conclusions

1. Najsłabiej porażonymi genotypami przez *B. graminis* f. sp. *tritici* były genotypy: D347 zawierający gen *Lr19*, KS96WGRC36 z genem *Lr50*, Geneva i 2737W z *Rht8* Pioneer var 2545 z genami *RhtB1a*, *RhtD1b* oraz Freedom z genami *Rht B1b* i *Rht D1a*.
2. Specyficzne produkty amplifikacji dla markerów *Xgwm 205* i *Xcfd81* świadczące o obecności genu *Pm2* odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw zidentyfikowano w 16 genotypach referencyjnych pszenicy.

Literatura / References

- Bhullar N.K., Zhang Z.Q., Wicker T., Keller B. 2010. Wheat gene bank accessions as a source of new alleles of the powdery mildew resistance gene *Pm3*: a large scale allele mining project. *BMC Plant Biology* 10: 88. DOI: 10.1186/1471-2229-10-88.
- Bougot Y., Lemoine J., Pavoine M.T., Barloy D., Doussinault G. 2002. Identification of a microsatellite associated with *Pm3* resistance alleles to powdery mildew in wheat. *Plant Breeding* 121 (4): 325–329. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2002.736127.x.

- Czajowski G., Czembor P. 2016. Chorobotwórczość *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* i *Blumeria graminis* f. sp. *triticales* sprawców mączniaka prawdziwego zbóż i traw na pszenicy i pszenżycie. [Pathogenicity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and *Blumeria graminis* f. sp. *triticales* the causal agents of wheat and triticales powdery mildew]. Progress in Plant Protection 56 (3): 360–365. DOI: 10.14199/ppp-2016-058.
- Hao Y., Liu A., Wang Y., Feng D., Gao J., Li X., Liu S., Wang H. 2008. *Pm23*: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat. Theoretical and Applied Genetics 117 (8): 1205–1212. DOI: 10.1007/s00122-008-0827-y.
- Huang X.Q., Hsam S.L.K., Mohler V., Röder M.S., Zeller F.J. 2004. Genetic mapping of three alleles at the *Pm3* locus conferring powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Genome 47 (6): 1130–1136. DOI: 10.1139/g04-079.
- Huang X.Q., Wang L.X., Xu M.X., Röder M.S. 2003. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics 106 (5): 858–865. DOI: 10.1007/s00122-002-1146-3.
- Huang J., Zhao Z.H., Song F.J., Wang X.M., Xu H.X., Huang Y., An D.G., Li H.J. 2012. Molecular detection of a gene effective against powdery mildew in the wheat cultivar Liangxing 66. Molecular Breeding 30 (4): 1737–1745. DOI: 10.1007/s11032-012-9757-0.
- Langridge P., Lagudah E.S., Holton T.A., Appels R., Sharp P.J., Chalmers K.J. 2001. Trends in genetics and genome analyses in wheat: A review. Australian Journal of Agricultural Research 52 (12): 1043–1077. DOI: 10.1071/AR01082.
- Lu Y.Q., Wu X.Y., Yao M.M., Zhang J.P., Liu W.H., Yang X.M., Li X.Q., Du J., Gao A.N., Li L.H. 2015. Genetic mapping of a putative *Agropyron cristatum*-derived powdery mildew resistance gene by a combination of bulked segregant analysis and single nucleotide polymorphism array. Molecular Breeding 35: 96. DOI: 10.1007/s11032-015-0292-7.
- Ma H.Q., Kong Z.X., Fu B.S., Li N., Zhang L.X., Jia H.Y., Ma Z.Q. 2011. Identification and mapping of a new powdery mildew resistance gene on chromosome 6D of common wheat. Theoretical and Applied Genetics 123: 1099–1106. DOI: 10.1007/s00122-011-1651-3.
- Ma Z.Q., Wei J.B., Chen S.H. 2004. PCR-based markers for the powdery mildew resistance gene *Pm4a* in wheat. Theoretical and Applied Genetics 109 (1): 140–145. DOI: 10.1007/s00122-004-1605-0.
- Ma P.T., Xu H., Li L., Zhang H., Han G., Xu Y., Fu X., Zhang X., An D.G. 2016. Characterization of a new *Pm2* allele conferring powdery mildew resistance in the wheat germplasm line FG-1. Frontiers in Plant Science 7: 546. DOI: 10.3389/fpls.2016.00546.
- Ma P.T., Xu H.X., Luo Q.L., Qie Y.M., Zhou Y.L., Xu Y.F., Han H., Li L.H. 2014. Inheritance and genetic mapping of a gene for seedling resistance to powdery mildew in wheat line X3986-2. Euphytica 200: 149–157. DOI: 10.3390/ijms160817231.
- Ma P.T., Xu H.X., Xu Y.F., Li L.H., Qie Y.M., Luo Q.L., Zhang X., Li X., Zhou Y., An D.G. 2015a. Molecular mapping of a new powdery mildew resistance gene *Pm2b* in Chinese breeding line KM2939. Theoretical and Applied Genetics 128 (4): 613–622. DOI: 10.1007/s00122-015-2457-5.
- Ma P.T., Xu H.X., Zhang H.X., Li L.H., Xu Y.F., Zhang X.T., An D.G. 2015b. The gene *PmWFJ* is a new member of the complex *Pm2* locus conferring unique powdery mildew resistance in wheat breeding line Wanfengjian 34. Molecular Breeding 35: 210. DOI: 10.1007/s11032-015-0403-5.
- Ma P.T., Zhang H.X., Xu H.X., Xu Y.F., Cao Y.W., Zhang X.T., An D.G. 2015c. The gene *PmYB* confers broad-spectrum powdery mildew resistance in the multi-allelic *Pm2* chromosome region of the Chinese wheat cultivar YingBo 700. Molecular Breeding 35: 124. DOI: 10.1007/s11032-015-0320-7.
- McDonald B.A., Linde C. 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. Annual Review of Phytopathology 40: 349–379. DOI: 10.1146/annurev.phyto.40.120501.101443.
- McIntosh R.A., Baker E.P. 1970. Cytogenetic studies in wheat iv. Chromosomal location and linkage studies involving the *Pm2* locus for powdery mildew resistance. Euphytica 19 (1): 71–77. DOI: 10.1007/BF01904668.
- Miranda L.M., Murphy J.P., Marshall D., Leath S. 2006. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics 113 (8): 1497–1504. DOI: 10.1007/s00122-006-0397-9.
- Mohler V., Hsam S.L.K., Zeller F.J., Wenzel G. 2001. An STS marker distinguishing the rye-derived powdery mildew resistance alleles at the *Pm8/Pm17* locus of common wheat. Plant Breeding 120 (5): 448–450. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2001.00622.x.
- Pietrusińska A., Czembor J.H. 2014. Struktura wirulencji populacji *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* występującej na terenie Polski w latach 2012–2013. [Virulence structure of the *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* population occurring in Poland across 2012–2013]. Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin 274: 15–25.
- Pietrusińska A., Czembor J.H. 2017. Piramidowanie genów odporności (*Pm21* + *Pm34*) pszenicy ozimej na mączniaka prawdziwego zbóż i traw (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*). [Pyramiding winter wheat resistance genes (*Pm21* + *Pm34*) of powdery mildew of cereals and grasses (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)]. Progress in Plant Protection 57 (1): 41–46. DOI: 10.14199/ppp-2017-006.
- Singrün Ch., Hsam S.L.K., Hartl L., Zeller F.J., Mohler V. 2003. Powdery mildew resistance gene *Pm22* in cultivar *Virest* is a member of the complex *Pm1* locus in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). Theoretical and Applied Genetics 106 (8): 1420–1424. DOI: 10.1007/s00122-002-1187-7.
- Song W., Sun H.G., Sun Y.L., Zhao Z.H., Wang X.M., Wu X.F., Li H.J. 2014. Chromosomal localization of the gene for resistance to powdery mildew in the wheat cultivar Wennong 14. Acta Agronomica Sinica 40 (5): 798–804. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2014.00798.
- Sun Y.L., Zou J.W., Sun H.G., Song W., Wang X.M., Li H.J. 2015. *PmLX66* and *PmW14*: New alleles of *Pm2* for resistance to powdery mildew in the Chinese winter wheat cultivars Liangxing 66 and Wennong 14. Plant Diseases 99 (8): 1118–1124. DOI: 10.1094/PDIS-10-14-1079-RE.
- Xu H.X., Yi Y.J., Ma P.T., Qie Y.M., Fu X.Y., Xu Y.F., Zhang X.T., An D.G. 2015. Molecular tagging of a new broad-spectrum powdery mildew resistance allele *Pm2c* in Chinese wheat landrace Niaomai. Theoretical and Applied Genetics 128 (10): 2077–2084. DOI: 10.1007/s00122-015-2568-z.
- Yi Y.J., Liu H.Y., Huang X.Q., An L.Z., Wang F., Wang X.L. 2008. Development of molecular markers linked to the wheat powdery mildew resistance gene *Pm4b* and marker validation for molecular breeding. Plant Breeding 127 (2): 116–120. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01443.x.