

Krzysztof Kowalczyk

Instytut Genetyki i Hodowli Roślin Akademii Rolniczej w Lublinie

Historia i wykorzystanie w hodowli pszenicy genów karłowatości pochodzących od odmiany 'Norin 10'

Po II wojnie światowej bardzo ważnym wydarzeniem w hodowli pszenicy było pojawienie się krótkosłomych, wysoko plonujących odmian pochodzących od 'Norin 10' i ich szerokie wykorzystanie w programach hodowlanych w różnych krajach świata. Vogel [49] podał, że odmiana 'Gaines' posiadająca geny pochodzące od 'Norin 10' uprawiana na nawadnianym polu k. Quincy w Stanie Waszyngton plonowała niezwykle wysoko (155,5 buszła z 1 akra \approx 10–11 t/ha). Przyjęto, że były to najwyższe plony, jakie kiedykolwiek notowano w świecie.

Źródłem genów karłowatości występujących w 'Norin 10' była japońska odmiana 'Daruma'. Kihara [28] podaje trzy hipotezy jej pochodzenia. Według pierwszej 'Daruma' pochodzi od miejscowej pszenicy koreańskiej "Anzunbaengimil – unieruchomiona pszenica", która po roku 1905 została przywieziona do Japonii, gdzie wyselekcjonowano z niej dwie formy: a mianowicie: czerwonoziarnistą – 'Aka Daruma' i białoziarnistą – 'Shiro Daruma'. Według drugiej hipotezy, dawcą genów karłowatości dla 'Darumy' mogły być odmiany miejscowe pochodzące z Chin. Natomiast wg trzeciej, 'Daruma' jest miejscową odmianą japońską. Na podstawie danych Raportu Japońskiego Towarzystwa Rolniczego z 1894 r., Kihara [28] podaje, że 'Daruma' była miejscową odmianą i służyła jako kontrola do testowania odmian europejskich i amerykańskich wprowadzanych do uprawy w Japonii. Z tego wynika, że odmiana 'Daruma' była przed rokiem 1894 popularną odmianą w Japonii.

Według Gotoha [23] termin 'Norin' stanowi skrót utworzony z pierwszych liter nazwy Ministerstwa Rolnictwa i Leśnictwa w Japonii. W latach dwudziestych naszego wieku wprowadzono tam nowy program hodowli pszenicy polegający na krzyżowaniu linii i odmian oraz selekcji we wczesnych pokoleniach w dwóch stacjach, a mianowicie Konosu i Saitama. Z kolei mieszańce były rozsyłane do różnych stacji położonych na terenie całego kraju w celu wyhodowania odmian dobrze adaptujących się do lokalnych warunków. Wszystkie odmiany wyhodowane wg tego programu i zatwierdzone przez Ministerstwo Rolnictwa i Leśnictwa były oznaczone 'Norin' i kolejną liczbą. Natomiast Reitz i Salmon [42] podają, że słowo 'Norin' jest akronimem utworzonym z pierwszych liter zromanizowanej nazwy Japońskiej Rolniczej Stacji Doświadczalnej, a liczby są numerami selekcyjnymi.

Pierwsze prace hodowlane zmierzające do otrzymania 'Norin 10' wykonano w Ehime. W stacji tej skrzyżowano formę białoziarnistą 'Shiro Daruma' z 'Glasy Fultz', a następnie mieszańca 'Fultz-Daruma' z 'Turkey Red'. Ziarniaki F₁ przesłano do Centralnej Stacji Hodowli Pszenicy w Konosu i włączono w narodowy program hodowli pszenicy. Następnie wyselekcjonowane linie F₃ przesłano do Lokalnego Centrum Hodowli Pszenicy w Iwate. Już w pokoleniu F₂ i F₃ obserwowano rośliny karłowe. Z mieszańców F₆ wyselekcjonowano półkarłowe linie, z których po doświadczeniach wybrano najbardziej obiecujące. W 1935 r. jedną linię – 'Tohoku 34' – zarejestrowano pod nazwą 'Norin 10', którą polecano w okręgach Iwate i Yamagata jako najbardziej odpowiednią do uprawy pod drzewami morwowymi [23].

Także odmianę 'Shiro Daruma' skrzyżowano z 'Velvet', a otrzymanego mieszańca F₅ – 31 przekrzyżowano z 'Konosu 25' i otrzymano inną odmianę 'Norin 16'. W Korei czerwonoziarnistą formę 'Aka Daruma' skrzyżowano z 'Glasy Fultz' oraz z 'Kanred' i wyselekcjonowano odmianę 'Suweon 85'. Z kolei 'Suweon 85' skrzyżowano z 'Suweon 13' i wyselekcjonowano kolejne półkarłowe odmiany [28, 42].

W 1946 r. dr Salmon przesłał próbki ziarniaków różnych pszenic, między którymi znajdowały się 'Norin 10' i 'Norin 16', z Japonii do Washington Agricultural Experiment Station, Pullman. Pszenice te rosły w izolowanej szkółce. 'Norin 10' była bardzo podatna na rdze i mączniaka, ale charakteryzowała się krótką, sztywną słomą, i dlatego została użyta w programie hodowlanym przez dr. Orville'a Vogla, który poszukiwał genetycznych cech krótkiej słomy do otrzymania nowych odmian w północno-zachodnim rejonie Pacyfiku. Pierwsze krzyżówki wykonał w 1948 r. z odmianami amerykańskimi, m.in. z 'Brevor'. Po początkowych trudnościach ze sterylnością i wrażliwością na choroby, wyhodował linię 'Norin 10'/'Brevor 14', która stała się głównym źródłem genów karłowatości i od razu została wykorzystana w amerykańskich i meksykańskich programach hodowlanych [42].

W tym czasie najważniejszym zadaniem w hodowli pszenicy było wyhodowanie odmian o krótkiej, sztywnej słomie, wysoko plonujących i odpornych na wyleganie. Doświadczenia z liniami 'Norin 10'/'Brevor 14' wykazały, że najlepiej prezentują się wyselekcjonowane średnie półkarły, które miały znacznie wyższy plon ziarna w porównaniu do odmian 'Elmar' i 'Brevor' [50]. Poparte tymi doświadczeniami prace badawcze i hodowlane przyczyniły się do wprowadzenia dobrze zaadaptowanych odmian pszenicy pochodzących od 'Norin 10' do szerokiej uprawy w USA. McNeal i in. (cyt. za Gotoh [23]), wykazali, że plony półkarłowych linii były zbliżone do odmian wysokich pszenicy jarej w regionie Montana. Natomiast Porter i in. (cyt. za Gotoh [23]), stwierdzili w warunkach Teksasu, że wszystkie półkarłowe linie dawały wyższe plony niż odmiany wysokie.

Największy sukces w wykorzystaniu genów 'Norin 10' został osiągnięty przez dr. Borlauga w CIMMYT. W 1948 r. uznał on wyleganie za barierę w podniesieniu plonu pszenicy, ale nie mógł pokonać jej do czasu wykorzystania półkarła 'Norin 10'. W 1953 r. dr Borlaug otrzymał od Vogla mieszańce F₂ 'Norin 10'/'Brevor 14', które

skrzyżował z odmianami meksykańskimi, niewrażliwymi na długość dnia. Obiecujące mieszańce uzyskał już w 1955 r., z których później wyhodował pierwsze odmiany 'Pitic 62' i 'Penjamo 62' [20]. Wprowadzono dzięki temu nie tylko geny karłowatości, ale także grupę genów być może częściowo sprzężonych, co spowodowało wzrost liczby płodnych kwiatów w kłosku oraz wzrost liczby pędów w roślinie. Dzięki selekcji mieszańców w różnych warunkach klimatycznych w Meksyku, wyjściowe genotypy produkowane przez Borlauga były z powodzeniem wykorzystane w innych krajach. Odmiany meksykańskie wykazały znakomitą adaptację w Indiach, Nepalu, Bangladeszu, Pakistanie, Turcji, Afganistanie, Iranie, Iraku, Maroko i innych krajach Bliskiego Wschodu (Dalrymple cyt. za Gotoh [23]). W tych krajach przy odpowiednim nawożeniu i nawadnianiu półkarłowe pszenice przyczyniły się do znacznego wzrostu plonów i w dużym stopniu umożliwiły likwidację głodu. Osiągnięcie to określone mianem zielonej rewolucji przyniosło dr. Normanowi Borlaugowi Pokojową Nagrodę Nobla w 1970 roku. Pszenice półkarłowe są obecnie uprawiane na ponad 20 milionach hektarów w krajach rozwijających się. W Japonii z krzyżówek z 'Norin 10' wyhodowano i wprowadzono do uprawy trzy odmiany 'Susono Komugi', 'Kokeshi Komugi' i 'Miyagino Komugi' [23].

W 1964 r. dr Lupton otrzymał z Chile mieszańce odmian francuskich z dwoma liniami karłowymi otrzymanymi od dr. Vogla – 'Vg 9144' i 'Vg 8058'. Linie te włączono do programu hodowlanego i od 1974 r. wszystkie pszenice ozime wyhodowane w Plant Breeding Institute w Cambridge posiadają geny od 'Norin 10'. W Australii pierwsze półkarłowe odmiany wyprowadzono z meksykańskiej linii 'WW 15' [20].

Geny pochodzące od 'Norin 10' początkowo oznaczono jako Sd1 i Sd2 (Semi-dwarf – półkarzeł) [2]. Później zmieniono je odpowiednio na Rht1 i Rht2 (Reduced height – redukujący wysokość) [35]. Użycie symboli Rht nie oznacza dominacji, ale po prostu allele redukujące wysokość relatywnie do alleli wysokości rht w tym samym locus [20]. Do tej pory w literaturze istnieją pewne niezgodności. Zamieszanie spowodowane jest użyciem terminologii: pojedynczy, podwójny lub potrójny gen karłowatości. Te terminy nie charakteryzują genotypu, ale wysokość roślin. Taka klasyfikacja wysokości była określona przez McIntosha jako pojedynczy, podwójny lub potrójny karzeł [34]. W przedstawionej pracy, za Gale i Youssefianem [20], użyto tylko dwóch terminów, a mianowicie półkarły i karły.

Pierwszą próbę zlokalizowania genów odpowiedzialnych za długość źdźbła w linii 'Norin 10'/'Brevor 14' podjęli Allan i Vogel [6]. W tym celu analizowali mieszańce 'Norin 10'/'Brevor 14' z liniami monosomicznymi 'Chinese Spring' i badali ekspresję długości źdźbła u mieszańców F₂. Autorzy podali, że przynajmniej 11 chromosomów wpływa na długość źdźbła. Chromosomy 2A, 3A, 4A, 2B, 4B, 2D, 3D i 4D wpływają na skrócenie pędu głównego, podczas gdy 5A, 5B i 5D na wydłużenie. Gale i Marshall [18] zlokalizowali gen Rht1 na chromosomie 4A (obecnie 4B po VII

Międzynarodowym Kongresie Genetyki Pszenicy w Cambridge w 1988). Natomiast gen *Rht2* jest zlokalizowany na chromosomie 4D [17].

Geny *Rht1* i *Rht2* stanowią serię homologiczną, powstałą w wyniku rekombinacji długiego ramienia chromosomu 4B i krótkiego 4D [26]. Te dwa allele mają podobny wpływ na redukcję wysokości o ok. 20% i działanie ich może być modyfikowane przez tło genetyczne oraz warunki środowiska [9, 20, 37].

Worland [46] podaje, że podczas wyprowadzania linii substytucyjnych dla chromosomów zawierających geny karłowatości niewrażliwe na gibereliny, stwierdzono zredukowaną płodność w warunkach szklarni. Ponadto badano m. in. linie izogeniczne *Rht1* i *Rht2* odmian 'Bersee' i 'Maris Huntsman' w kontrolowanych warunkach. Autor stwierdził, że linie posiadające geny karłowatości były wrażliwe na wysokie temperatury, szczególnie w okresie od pojawienia się liścia flagowego do kłoszenia. W związku z tym wykorzystanie genów *Rht1* i *Rht2* może być ograniczone na tych obszarach, gdzie wysokie temperatury są nieodpowiednie dla krytycznych etapów wzrostu. Zróżnicowanie płodności w liniach posiadających te geny, w zależności od warunków środowiska i zbyt wysokiej temperatury w okresie krytycznym, obserwowali także Börner i in. [9] oraz Miazga i in. [37]. Wrażliwość tych genów na zbyt wysokie temperatury w okresie od pojawienia się liścia flagowego do kłoszenia ogranicza ich wykorzystanie przez hodowców w tych rejonach. Jošt i Jošt [25] podają, że wśród 142 pszenic jugosłowiańskich tylko 'Košava' posiada geny *Rht1* i *Rht2* oraz mogą je mieć 'Kraljevica', 'Marijana' i 'Nova Marijana'.

Keyes i Sorrells [27] badali wrażliwość na Ethrel prawie izogenicznych linii w sześciu tłach genetycznych i ich reakcję na wytwarzanie niepłodnego pyłku. Linie te posiadały geny *Rht1* i *Rht2*. Autorzy sugerują, że można wykorzystać Ethrel do syntezy mieszańców F_1 pszenic posiadających geny *Rht1* i *Rht2* z odmianami o standardowej wysokości.

Worland i Law [47] podają, że u pszenic posiadających geny *Rht1* i *Rht2* nie zawsze obserwuje się wyrównanie pod względem wysokości, tzn. wśród roślin półkarłowych występują wysokie. Analizy cytologiczne roślin wysokich u trzech odmian angielskich wykazały, że są one głównie monosomikami $2n = 41$ dla chromosomów zawierających geny *Rht1* i *Rht2*. Ponieważ geny *Rht1* i *Rht2* są supresorami wysokości, dlatego też monosomiki dla tych chromosomów są znacznie wyższe niż euploidy. Giura [22] podaje, że w populacji półkarłowych odmian rumuńskich 'Fundulea 4', 'Fundulea 133' i 'Dropia' było od 0,1% do 0,08% aneuploidów, które były wyższe niż rośliny euploidalne średnio od 8 cm do 15 cm. Wśród aneuploidów najwięcej było monosomików, a najmniej nullisomików. King i in. [29] wykorzystali cuckoo – chromosom $4S^L$, (który jest preferencyjnie przekazywany) z *Aegilops sharonensis* do wyeliminowania segregacji wysokości roślin w półkarłowych odmianach posiadających gen *Rht2*. W tym celu przebudowano chromosom 4D odmiany 'Brigand'. Chromosom ten posiadał krótkie ramię 4DS z genem *Rht2* z odmiany 'Brigand' i $4S^L$ z *Aegilops sharonensis*, na którym znajduje się gen (geny) determinu-

jący preferencyjną transmisję tego chromosomu. Wówczas gamety pozbawione chromosomu 4D są nieżywotne, a więc nie występują monosomiki dla tego chromosomu.

Paquet [39] podaje, że w latach 1963–1964 pszenice amerykańskie ‘B 61-122’ i ‘Gaines’, pochodzące od ‘Norin 10’, znacznie przewyższały w plonie ziarna odmianę wzorcową ‘Etoile de Choisy’ (od 106% do 135%). Natomiast w 1965 r. (były silnie porażone przez rdzę żdźbłową i mączniaka) oraz w 1966 r. (po ciężkiej zimie) plonowały gorzej od pszenicy wzorcowej. Podobnie Allan [5], McClung i in. [33] oraz Feingold i in. [14] stwierdzili, że półkarłowe linie plonowały lepiej niż wysokie, głównie dzięki wyższej płodności kłoska. Półkarłowe linie z genami Rht1 i Rht2 zawiązały więcej ziarniaków w kłosie, ale miały niższą masę 1000 ziarn. Laing i Fisher [30] stwierdzili, że półkarłowe pszenice plonowały lepiej niż wysokie w niższych szerokościach geograficznych, natomiast w wyższych słabiej. Autorzy sugerują, że niektóre pszenice półkarłowe są dobrze przystosowane do warunków suchych. Nizam Uddin i Marshall [38] badali cztery serie prawie izogenicznych linii z genami, m.in. Rht1, Rht2 i Rht1+2 w warunkach nawadnianych i nienawadnianych. Stwierdzili, że w warunkach nawadnianych linie karłowe i półkarłowe plonowały istotnie wyżej niż wysokie kontrole. Pinthus i Levy [41] badali w Lakhish linie pszenicy jarej F5 i F6 z genami Rht1, Rht2 oraz Rht1+2 i stwierdzili, że w Izraelu najlepiej plonowały genotypy wysokie, a naj słabiej linie Rht1+2. Natomiast Fischer i Quail [15] stwierdzili, że w Nowej Południowej Walii najlepiej plonowały linie pszenicy jarej o genotypie Rht1+2. Pozytywną korelację pomiędzy plonem ziarna i wysokością roślin stwierdzili Law i in. [31]. Keyes i Sorrells [26] podają, że negatywny wpływ genów Rht na plon ziarna był powodowany głównie poprzez redukcję masy ziarniaków. Worland i in. [48] podają, że w Jugosławii linie izogeniczne ‘Bersee’ i ‘Maris Huntsman’ z genami Rht1 i Rht2 plonują gorzej niż ich wysokie kontrole (rht).

Inagaki i Tahir [24] badali linie podwójnych haploidów pszenicy wyprowadzonych z mieszańców F1 posiadających geny Rht1 i Rht2. Półkarłowe linie plonowały na poziomie form wysokich. Natomiast karły miały plon ziarna istotnie niższy od genotypów rht.

Gale i Youssefian [19] analizowali dwie serie linii izogenicznych ‘Maris Huntsman’ i ‘Maris Widgeon’ oraz badali efekty plejotropowe genów Rht1 i Rht2 na plon i jego komponenty. Linie Rht po zastosowaniu regulatora wzrostu CCC obniżyły wysokość o 4%, natomiast rht o 12%. Wpływ CCC na komponenty plonu w liniach rht był korzystny, natomiast w liniach Rht w wielu wypadkach niekorzystny i zależał w dużej mierze od terminu zastosowania regulatora wzrostu.

Allan [4] wykazał, że geny Rht1 i Rht2 mają niekorzystny wpływ na obsadę roślin po wschodach i na indeks wschodów. Wyjątkowo niekorzystne efekty wystąpiły w liniach izogenicznych ‘Brevor’, ‘Burt’, ‘Itana’ i ‘Marferd’, podczas gdy ‘Omar’ i ‘Golden’ minimalizowały niekorzystny wpływ tych genów.

Pepe i Heiner [40] wykazali, że geny półkarłowatości nie wpływają na plon i procentową zawartość białka w liniach F5 pszenicy z genem Rht2 (‘Era’ x ‘Chris

Mutant' – 'MN 6616 M'). Podobnie Busch i Chamberlain [12] oraz Feingold i in. [14] podają, że niższa procentowa zawartość białka w ziarnie nie jest ściśle powiązana z karłowatością.

Gale [16] badał dwie serie mieszańców pochodzących z krzyżówki pomiędzy liniami półkarłowymi i wysokimi. Autor stwierdził, że półkarłowe linie miały niższą procentową zawartość białka w ziarnie w porównaniu do form wysokich. Podobne wyniki otrzymali Brandle i Knott [10] oraz McClung in. [33].

Deckard i in. [13] badali aktywność reduktazy azotanowej, dystrybucję azotu oraz plon ziarna i białka u sześciu półkarłowych, prawie izogenicznych linii *T. aestivum* i pięciu *T. durum*. Pod względem analizowanych cech stwierdzili istotne różnice pomiędzy liniami wysokimi i półkarłowymi tylko u *T. durum*. Linie półkarłowe *T. durum* miały wyższą procentową zawartość białka w ziarnie (17,0%) w porównaniu do form wysokich (16,3%). Poza tym stwierdzili istotne korelacje pomiędzy aktywnością reduktazy azotanowej i plonem ziarna oraz zawartością białka w ziarnie (procentową i całkowitą).

Winter i in. [45] badali w Teksasie dwie odmiany pszenicy 'Siouxland' (wysoka) i 'Vona' (półkarłowa) oraz krótkiego mieszańca 'Q 588' w dwóch systemach: tylko na ziarno i drugi, połączony z wcześniejszym wypasem przez bydło, we wczesnych fazach rozwoju. Autorzy stwierdzili, że 'Siouxland' była niewrażliwa na wygryzanie (z wyjątkiem ostrego wygryzania po 15 marca, gdyż wtedy redukcja plonu wynosiła 20%). Natomiast 'Vona' i 'Q 588' plonowały słabiej w systemach połączonych z wygryzaniem.

Gilliland i Fowler [21] krzyżowali odmiany pszenic krótkostomych, odpornych na wyleganie, posiadających geny *Rht* z formami długostomymi, zimotrwałymi, przydatnymi do uprawy w Kanadzie, w Saskatchewan. Stwierdzili, że zimoodporność była podobna u homozygotycznych linii *F₄* wrażliwych, jak i niewrażliwych na egzogenny kwas giberelinowy. Wobec tego według nich istnieje możliwość połączenia cechy krótkiej słomy z wysoką zimoodpornością.

Wattal i Asana [44] obserwowali mniejszą redukcję plonu przy zmniejszonej intensywności światła u karłowej linii pszenicy 'Hd 1949' niż u półkarłowej odmiany 'Kalyan Sona' i 'NP 824'. Pszenice półkarłowe zawsze jednak plonowały najwyżej.

Listę odmian posiadających geny niewrażliwe na kwas giberelinowy, pochodzące od 'Norin 10' i wyhodowane w różnych krajach świata na podstawie form wyjściowych pochodzących z CIMMYT, podają Singh i in. [43].

Gen *Rht1* pochodzący od 'Norin 10' wprowadzono również do *T. durum* [8, 32, 33]. Alessandroni i Scalfati [1] twierdzą, że wczesna selekcja na plon ziarna z kłosa może być obiecująca w otrzymaniu wysoko plonujących genotypów pszenicy twardej karłowej lub półkarłowej opierając się na genach 'Norin 10'. McClung i in. [33] badali linie *T. durum* z genem *Rht1* i porównali je do form z genami *rht*. W ich badaniach linie półkarłowe miały istotnie wyższy plon ziarna, większą liczbę pędów i ziarn w

kłosie. Natomiast wysokie linie charakteryzowały się wyższym ciężarem objętościowym, masą ziarn i procentową zawartością białka w ziarnie.

Briggle i Vogel [11] podają, że w hodowli pszenic półkarłowych dużym problemem są choroby. Gęsty łan, jaki tworzą rośliny, stwarza dogodny mikroklimat dla rozwoju wielu chorób, zwłaszcza liściowych, takich jak: rdza żółta i mączniak właściwy oraz pleśń śniegowa, głownia i łamliwość podstawy źdźbła. Odmiana 'Norin 10' w pierwszych latach badań w USA była silnie porażana przez mączniaka i różne gatunki rdzy [42].

Allan i in. [7] wyselekcjonowali kilka półkarłowych linii odpornych na rdzę *Puccinia triticina* Erikss. oraz stwierdzili, że karłowatość dziedziczy się niezależnie od odporności na rdzę liściową. Merkle i Atkins [36] podają, że odporność w mieszańcach 'Norin 10' z 'Milan' na rdzę źdźbłową rasy 11 była dominująca i dziedziczyła się w stosunku 15 odpornych: 1 wrażliwy. Natomiast odporność na rasę 15B była również dominująca i dziedziczyła się w stosunku 63 odporne: 1 wrażliwy.

Allan [3] badał przez dwa lata, w dwóch różnych miejscach, pięć linii izogenicznych w czterech tłach genetycznych, posiadających geny półkarłowatości od 'Norin 10'/'Brevor 14' i 'Suweon 92'. Autor stwierdził, że linie z genami karłowatości (Rht1+2) są silniej porażone przez głownię (*Urocystis agropyri* (Preuss) (62,9% pędów porażonych) niż formy z jednym genem karłowatości (Rht1 lub Rht2, 56,3% pędów porażonych). Najmniejsze porażenie obserwował u form wysokich (rht, 47,6%).

Literatura

- [1] Alessandroni A., Scalfati M. C. 1973. Early-generation selection for grain yield of dwarf and semidwarf progenies of durum wheat crosses. Proc. 4th Internat. Wheat Genet. Symp. Missouri, Columbia. 475–482.
- [2] Allan R. E. 1970. Differentiating between two Norin 10/Brevor 14 semidwarf genes in a common genetic background. *Seiken Ziho* 22: 83–90.
- [3] Allan R. E. 1975. Relation of Flag Smut Incidence to Semidwarf Growth Habit in Wheat Isolines. *Crop Sci.* 15: 427–429.
- [4] Allan R. E. 1980. Influence of Semidwarfism and Genetic Background on Stand Establishment of Wheat. *Crop Sci.* 20: 634–638.
- [5] Allan R. E. 1989. Agronomic Comparisons Between Rht₁ and Rht₂ Semidwarf Genes in Winter Wheat. *Crop Sci.* 29: 1103–1108.
- [6] Allan R. E., Vogel O. A., 1963. F₂ Monosomic Analysis of Culm Length in Wheat Crosses Involving Semidwarf Norin 10 – Brevor 14 and the Chinese Spring Series. *Crop Sci.* 3: 538–540.
- [7] Allan R. E., Vogel O. A., Johnston C. O. 1960. Leaf rust resistance of semidwarf winter wheat selections, its inheritance and association with plant height. *Agron. J.* 52: 408.
- [8] Blanco A., Simeone R. 1982. Genetic Control of Gibberellic Acid Insensitivity in Semidwarf Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.). *Z. Pflanzenzüchtg.* 88: 185–190.
- [9] Börner A., Worland A. J., Plaschke J., Schumann E., Law C. N. 1993. Pleiotropic Effects of Genes for Reduced Height (*Rht*) and Day-Length Insensitivity (*Ppd*) on Yield and its Components for Wheat Grown in Middle Europe. *Plant Breed.* 111: 204–216.

- [10] Brandle J. E., Knott D. R. 1986. The effect of a gene for semidwarfism (Rht1) on various characters in a spring wheat cross. *Can. J. Plant Sci.* 66: 529–533.
- [11] Briggie L. W., Vogel O. A. 1968. Breeding short-stature, disease resistant in the United States. *Euphytica Supplement* 1: 107–130.
- [12] Busch R. H., Chamberlain D. D. 1981. Effects of Daylength Response and Semidwarfism on Agronomic Performance of Spring Wheat. *Crop Sci.* 21: 57–60.
- [13] Deckard E. L., Lucken K. A., Joppa L. R., Hammond J. J. 1977. Nitrate Reductase Activity, Nitrogen Distribution, Grain Yield, and Grain Protein of Tall and Semidwarf Near Isogenic Lines of *Triticum aestivum* and *T. turgidum*. *Crop Sci.* 17: 293–296.
- [14] Feingold S. E., Calderini D. F., Slafer G. A., Andrade F.H. 1990. Grain yield, grain nitrogen concentration and some associated physiological attributes of a semidwarf and tall Argentinian wheat cultivars. *Cereal Res. Commun.* 18(4): 291–297.
- [15] Fischer R. A., Quail K. J. 1990. The effect of major dwarfing genes on yield potential in spring wheats. *Euphytica* 46: 51–56.
- [16] Gale M. D. 1979. The effects of the Norin 10 dwarfing genes on yield in wheat Procc 5th Internat. Wheat Genet. Symp. New Delhi. 978–987.
- [17] Gale M. D., Law C. N., Worland A. J. 1975b. The chromosomal location of a major dwarfing gene from Norin 10 in new British semi-dwarf wheats. *Heredity* 35(3): 417–421.
- [18] Gale M. D., Marshall G. A. 1976. The chromosomal location of Gai1 and Rht1 genes for gibberellin insensitivity and semi-dwarfism, in a derivative of Norin 10 wheats. *Heredity* 37: 283–289.
- [19] Gale M. D., Youssefian S. 1983. Pleiotropic effects of the Norin 10 dwarfing genes, Rht1 and Rht2, and interactions in response to chlormequat. Procc. of 6th Internat. Wheat Genet. Symp. Kyoto. 271–277.
- [20] Gale M. D., Youssefian S. 1985. Dwarfing genes in wheat. In: Progress in Plant Breeding. I Ed. G. E. Russell, Butterworths, London. 1–35.
- [21] Gilliland D. J., Fowler D. B. 1988. Effect of a Rht gene conditioning the semi-dwarf character of winter hardiness in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). *Can. J. Plant Sci.* 68: 301–309.
- [22] Giura A. 1995. Aneuploids in Romanian wheats carrying Rht1 gene. EWAC Newsletter. Procc. of the 9th EWAC Conference 1994, Gatersleben- Weringerode. 113–115.
- [23] Gotoh T. 1977. Semidwarf Norin 10 wheat and its contribution to the progress of wheat breeding. Gamma-field Symp. 16: 85–103.
- [24] Inagaki M., Tahir M. 1991. Effects of Semi-dwarfing Genes Rht1 and Rht2 on Yield in Doubled Haploid Lines of Wheat. *Japan. J. Breed.* 41: 163–167.
- [25] Jošt M., Jošt M. 1989. Pedigrees of 142 Yugoslav winter wheat cultivars released from 1967 till 1986. *Podravka* 7(1): 19–27.
- [26] Keyes G., Sorrells M. E. 1989. Rht1 and Rht2 Semidwarf Genes Effect on Hybrid Vigor and Agronomic Traits of Wheat. *Crop Sci.* 29: 1442–1447.
- [27] Keyes G., Sorrells M. E. 1990. Mutations blocking sensitivity to gibberellic acid promote ethylene-induced male sterility in wheat. *Euphytica* 48: 129–139.
- [28] Kihara H. 1983. Origin and History of Daruma – a parental variety of Norin 10. Procc. 6th Internat. Wheat Genet. Symp., Kyoto. 13–19.
- [29] King I. P., Reader S. M., Miller T. E. 1988. Exploitation of the cuckoo chromosome (4S¹) of *Aegilops sharonensis* for eliminating segregation for height in semi-dwarf Rht2 bread wheat cultivars. Procc. 7th Internat. Wheat Genet. Symp. Cambridge. 337–341.
- [30] Laing D. R., Fischer R. A. 1977. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. *Euphytica* 26: 129–139.
- [31] Law C. N., Snape J. W., Worland A. J. 1978. The genetical relationship between height and yield in wheat. *Heredity* 40(1): 133–151.
- [32] Lebsack K. L. 1963. Transfer of Norin 10 genes for dwarfness to durum wheat. *Crop Sci.* 450–451.
- [33] McClung A. M., Cantrell R. G., Quick J. S., Gregory R. S. 1986. Influence of the Rht1 Semidwarf Gene on Yield, Yield Components, and Grain Protein in Durum Wheat. *Crop Sci.* 26: 1095–1099.

- [34] McIntosh R. A. 1973. A catalogue of gene symbols for wheat. Procc. 4th Internat. Wheat Genet. Symp. Missouri, Columbia. 893–973.
- [35] McIntosh R. A., Hart G. E., Gale M. D. 1991. Catalogue of gene symbols for wheat 1991 supplement. *Cereal Res. Commun.* 19(4): 491–508.
- [36] Merkle O. G., Atkins I. M. 1964. Inheritance of Plant Height and Stem Rust Resistance in Wheat, *Triticum aestivum* L. *Crop Sci.* 4: 453–454.
- [37] Miazga D., Worland A. J., Kowalczyk K. 1993. Plejotropowe efekty genów karłowatości Rht w liniach izogenicznych pszenicy Maris Huntsman i Maris Widgeon. *Biul. IHAR.* 187: 47–57.
- [38] Nizam Uddin M., Marshall D. R. 1989. Effects of dwarfing genes on yield and yield components under irrigated and rainfed conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 42: 127–134.
- [39] Paquet J. 1968. Effects of a selection for semi-dwarfness on the other characters of bread wheat (autumn sown). *Euphytica Supplement* 1: 131–142.
- [40] Pepe J. F., Heiner R. E. 1975. Influence of Two Different Dwarfing Sources on Yield and Protein Percentage in Semidwarf Wheat. *Crop Sci.* 15: 637–639.
- [41] Pinthus M. J., Levy A. A. 1984. Genotypic Effects of Height on Grain Yield of *Triticum aestivum* L. Spring Wheat. *Z. Pflanzenzüchtg.* 93: 49–55.
- [42] Reitz L. P., Salmon S. C. 1968. Origin, History, and Use of Norin 10 Wheat. *Crop Sci.* 8: 686–689.
- [43] Singh R. P., Villareal R. L., Rajaram S., Del Toro E. 1989. Cataloguing dwarfing genes Rht1 and Rht2 in germplasm used by the bread wheat breeding program at CIMMYT. *Cereal Res. Commun.* 17(3-4): 273–279.
- [44] Wattal P. N., Asana R. D. 1974. Responses of tall and dwarf varieties of wheat to light intensity. *Indian J. agric. Sci.* 44(11): 707–711.
- [45] Winter S. R., Thompson E. K. 1990. Grazing Winter Wheat: I. Response of Semidwarf Cultivars to Grain and Grazed Production System. *Agron. J.* 82: 33–37.
- [46] Worland A. J. 1987. Co-operative studies on the genetics of height in European wheat varieties. EWAC Newsletter. Hungary. 69–82.
- [47] Worland A. J., Law C. N. 1985. Aneuploidy in semidwarf wheat varieties. *Euphytica* 34: 317–327.
- [48] Worland A. J., Law C. N., Petrović S. 1990. Height reducing genes and their importance to Yugoslavian winter wheat varieties. *Savremena Poljoprivreda, Zbornik* 38(3–4): 245–257.
- [49] Vogel O. A. 1964. Registration of Gaines wheat. *Crop. Sci.* 4: 116–117.
- [50] Vogel O. A., Craddock J. C. jr., Muir C. E., Everson E. H., Rohde C. R. 1956. Semidwarf Growth Habit in Winter Wheat Improvement For the Pacific Northwest. *Agron. J.* 48: 76–78.

History of dwarfing genes from the 'Norin 10' and their use in wheat breeding

Summary

The article reviews literature relating to the origin and use of Rht1 and Rht2 dwarfing genes in wheat breeding. Moreover, the article deals with problems encountered by breeders and farmers in breeding, certification of seed and cultivation of wheat with the Rht1 and Rht2 genes.