

Kierunki hodowli odmian i podkładek jabłoni i gruszy odpornych na zarazę ogniową

Piotr Sobiczewski, Stanisław Berczyński, Edward Żurawicz

*Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa
ul. Pomologiczna 18, 96-100 Skierniewice
e-mail: psobicz@insad.pl*

Słowa kluczowe: zaraza ogniowa, *Erwinia amylovora*, jabłoń, grusza, hodowla, odporność

Wstęp

Ochrona roślin przed zarazą ogniową, obejmująca integrację metod chemicznej, agrotechnicznej i biologicznej, nie jest w pełni skuteczna, głównie ze względu na ograniczenia wynikające z biologii sprawcy choroby i jej epidemiologii. Bakteria *Erwinia amylovora* jest bardzo wrażliwa na czynniki środowiskowe, które – z jednej strony – mogą stymulować jej rozmnażanie się i zwiększać przeżywalność, z drugiej zaś powodować gwałtowne zamieranie. Trudności w ocenie wielkości pierwotnego źródła infekcji mają swoje implikacje w odniesieniu do możliwości prognozowania zagrożenia chorobą, a przez to zastosowania odpowiedniego programu jej zapobiegania i zwalczania. Dlatego duże perspektywy ograniczenia szkodliwości zarazy ogniowej stwarza hodowla odpornościowa, której pierwsze programy opracowano w drugiej połowie XIX wieku w Stanach Zjednoczonych AP. Założenia tych programów oparto na wynikach obserwacji wskazujących na zróżnicowaną podatność na chorobę różnych gatunków i odmian roślin rodzajów *Malus* i *Pyrus*. W celu zebrania genotypów charakteryzujących się podwyższoną odpornością i tworzenia ich kolekcji zorganizowano też wtedy pierwsze wyprawy do Europy, Azji i na Bliski Wschód. W późniejszych latach podjęto prace hodowlane w innych krajach, zwłaszcza w Europie.

Hodowla jabłoni

W hodowli jabłoni, uznawanej początkowo za mniej podatną na zarazę niż grusza, najstarszy wyróżniający się program, jest realizowany w Stacji Doświadczalnej Geneva w stanie Nowy Jork. W latach 1914–1968 program ten dostarczył 52 odmiany, m.in. Cortland, Empire, Early McIntosh, z których większość okazała się średnio odporna na chorobę. Współpraca stacji doświadczalnych stanów Indiana, Illinois i New Jersey zaowocowała wyhodowaniem odmian z grupy PRI: ‘Prima’, ‘Priscilla’, ‘Sir Prize’ charakteryzujących się wysoką odpornością na zarazę ogniową i parcha jabłoni. Do grupy tej zalicza się także odmianę Liberty [41]. W 1975 roku stwierdzono, że odporność jabłoni na zarazę ma charakter poligenowy i jest warunkowana dominującymi genami addytywnymi w postaci heterozygotycznej. Występowanie takich genów wykazano m.in. u *Malus robusta* 5 i mieszańca *Malus* × *sublobata* nazwanego ‘Novole’ [18]. Z programu Stacji Geneva uzyskano ostatnio cztery podkłádki wegetatywne (G65, G16, G11, G30) charakteryzujące się różną siłą wzrostu, a jednocześnie wysoce odporne na zarazę ogniową [40,35, 31]. Podkładka G65 tworzy mniejsze drzewa niż M.9 i może być przydatna tylko dla odmian silnie rosnących i w sadach nawadnianych. Także G16 daje drzewa mniejszej wielkości niż M.9, a jej ostateczna przydatność na skalę produkcyjną jest obecnie testowana. Z kolei na G11 drzewa są podobnej wielkości jak na M.26 lub nieco mniejsze, ale o podobnej produktywności. Na podkładce G30 drzewa rosną podobnie jak na M.7, ale wcześniej wchodzi w owocowanie i są bardziej plenne. Ponadto, bardzo obiecującą wydaje się podkładka CG41, która pod względem siły wzrostu jest podobna do M.9, ale szczepione na niej jabłonie wcześniej wchodzi w owocowanie i są bardziej plenne niż na M.9.

Poza hodowlą amerykańską na uwagę zasługują osiągnięcia badaczy europejskich. Intensywne prace są prowadzone w Instytucie Hodowli Roślin Sadowniczych w Dreźnie (Niemcy) i w Stacji Hodowli Roślin Sadowniczych i Ozdobnych INRA w Angers (Francja). W programie niemieckim jako źródło odporności wykorzystuje się *Malus* × *robusta*, *Malus* × *floribunda*, jak również nowe własne odmiany oznaczone symbolem Re. Pochodzące z tego programu: ‘Realka’, ‘Reanda’, ‘Rebella’, ‘Regia’, ‘Regine’, ‘Remo’, ‘Rene’, ‘Resi’ i ‘Rewena’ wykazują wysoki stopień odporności na chorobę, która na podstawie kilkuletnich badań okazała się cechą stabilną [17, 33]. Ponadto, m.in. na Węgrzech i w Polsce, oceniane są istniejące zasoby genowe jabłoni pod kątem podatności na zarazę i ich wykorzystania w programach hodowlanych. Spośród lokalnych genotypów węgierskich średnio podatne okazały się: ‘Batul’, ‘Alexander’ i ‘Simonffy piros’ natomiast ‘Ponyik alma’, ‘Sikulai’ i ‘Szemes alma’ wykazały wysoką odporność [23]. Na uwagę zasługują także dwa genotypy – J-79 i ‘Free Redstar’ wyhodowane w Instytucie Sadownictwa i Kwaciarstwa w Skierniewicach, charakteryzujące się wysoką odpornością na zarazę ogniową [36], całkowitą odpornością na parcha jabłoni oraz wysoką odpornością na mączniaka [43]. Travis i in. [40], sugerują, że między podkładką a odmianą może występować interakcja wpływająca na podatność tej ostatniej na zarazę ogniową. Czynnikiem warunkującym podatność może być również wiek drzewa.

Hodowla gruszy

Z najstarszego programu prowadzonego w Stacji Doświadczalnej stanu Iowa w Stanach Zjednoczonych pochodzi odmiana gruszy 'Patten' wyselekcjonowana z siewek *Pyrus ussuriensis* i wprowadzona do uprawy w 1922 roku. Z kolei z programu hodowlanego na Uniwersytecie stanu Illinois powstały trzy bardzo odporne odmiany: 'Old Home', 'Farmingdale' i 'Longworth'. W tym samym czasie w stanie New Jersey, w wyniku krzyżowań *P. pyrifolia* i *P. ussuriensis* uzyskano trzy, także odporne odmiany: 'Star', 'Lee' i 'Mac' [41]. Najstarszy i wciąż kontynuowany jest program Ministerstwa Rolnictwa Stanów Zjednoczonych, zlokalizowany najpierw w Stacji Badawczej w Beltsville, a obecnie w Kearneysville. W pierwszych latach wykorzystywano do krzyżowań średnio odporne grusze 'Kiefer', 'Seckel' i 'Anjou' z podatną 'Bonkreta Williamsa'. W 1960 roku wprowadzono do uprawy trzy odmiany: 'Magness', 'Moonglow' i 'Dawn' wykazujące odporność na zarazę od średniej do wysokiej [42]. Uzyskano też wiele odpornych mieszańców, spośród których co najmniej 8 ocenianych jako bardzo obiecujące; charakteryzuje je tak wysoka odporność, jaką ma odmiana 'Seckel', od której się wywodzą [8]. Źródłem odporności w programach hodowlanych gruszy były w kolejności: *Pyrus ussuriensis*, *P. calleryana*, *P. betulaefolia*, *P. pyrifolia* i *P. communis*. Pigwa, szeroko stosowana jako podkładka dla odmian gruszy, najczęściej wykazuje dużą podatność na chorobę, mieszańce zaś pochodzące głównie od odmiany 'Old Home' (seria OHxF) – wysoką odporność.

Kanadyjski program hodowli gruszy, realizowany od 1962 roku pod auspicjami Ministerstwa Rolnictwa w Stacji Doświadczalnej w Harrow, obejmuje krzyżowania najbardziej znanych źródeł odporności na zarazę z najlepszymi odmianami pod względem wartości owoców. Oceniono, że przydatność hodowlana 'Magness', 'Maxine' i mieszańca US-Mich 437 pochodzących od *P. communis*, jest większa niż odmian pochodzących od *P. ussuriensis* czy *P. pyrifolia*. Największym osiągnięciem tego programu są trzy zarejestrowane w latach 1981–1990 wartościowe odmiany: 'Harrow Queen', 'Harrow Delight' i 'Harrow Sweet' [21]. Kontynuowane są prace nad nowymi mieszańcami, m.in. z wykorzystaniem tych odmian oraz odm. 'Bonkreta Williamsa' [22]. Kilka lat temu do prac hodowlanych włączono metody biotechnologiczne, a cały program przeniesiono do Stacji w Vineland.

W Europie najwięcej prac nad hodowlą gruszy prowadzi się w Stacji Hodowli Roślin Sadowniczych i Ozdobnych INRA w Angers (Francja) i w Instytucie Sadownictwa w Rzymie i Forli (Włochy). W programie francuskim zapoczątkowanym w 1981 roku krzyżowaniami w systemie półdialelicznym wykorzystano odmiany amerykańskie (m.in. 'Maxine', 'Mac', 'Dawn') i stare odmiany europejskie (m.in. 'General Leclerc', 'Nortaire Lepin'). Główny nacisk położono na uzyskanie form o obniżonej podatności pędów, a jednocześnie nie tworzących wtórnych kwiatów [38, 39]. W znacznym stopniu wymogi te spełnia pochodząca z tego programu odm. 'Angelys' [25]. Natomiast program włoski ma na celu uzyskanie odpornych odmian karłowych i pół-

karłowych, które można wykorzystać w sadach zagęszczonych [6]. Zaawansowane są prace nad pięcioma obiecującymi mieszancami oraz odmianą 'Tosca', które wykazały nawet mniejszą podatność niż 'Harrow Sweet' [34]. Dwa najbardziej wyróżniające się z nich 'ISF-FO 80-104-72' i 'ISF-FO 80-57-83' są już dostępne w handlu. Na uwagę zasługuje zwłaszcza 'ISF-FO 80-104-72' pochodzący ze skrzyżowania odmian 'Coscia' i 'Dr. Guyot'. Obie odmiany są zaliczane do podatnych, a uzyskanie odpornego mieszańca stanowi potwierdzenie prawdziwości hipotezy sformułowanej przez Bagnara i in. [5], że główne geny odporności na zarazę ogniową u grusz to geny recesywne.

Ocena różnych odmian uprawianych w Turcji wykazała, że w warunkach naturalnego wysokiego zagrożenia stare lokalne odmiany 'Keklik' i 'Cicek' wykazały znaczną odporność na chorobę [15]. Odporność wyhodowanej ostatnio w Czechach odm. 'Bohemica' była wyższa niż odm. 'Lukasówka' i zbliżona do amerykańskiego mieszańca 'US-625-63-4' [32].

Zróznicowana podatność kwiatów i młodych pędów

Podatność gatunków czy odmian na zarazę ogniową ocenia się najczęściej na podstawie obserwacji naturalnie porażonych roślin w sadach czy szkółkach. Nierzadko stanowi to jedyne źródło informacji. Innym sposobem oceny jest sztuczne zakażanie młodych pędów i kwiatów w warunkach naturalnych lub szklarniowych. Ze względu na kwarantannowy status sprawcy zarazy ogniowej zakażanie roślin w polu jest w wielu krajach zabronione. Nasilenie występowania zarazy ogniowej, podobnie jak w przypadku innych chorób, zależy od współdziałania trzech czynników: rośliny, patogena i środowiska. Pierwszy z nich jest związany z materiałem genetycznym rośliny, drugi – z patogenicznością sprawcy choroby (wirulencją) oraz wielkością źródła infekcji, a trzeci – z klimatem, glebą, rodzajem zabiegów uprawowych itp. Duże znaczenie mają także obecność wektorów rozprzestrzeniających bakterie oraz uszkodzenia tkanki okrywającej roślin. Wymienione czynniki powodują, że niekiedy w różnych rejonach klimatyczno-geograficznych, uzyskuje się niejednolite wyniki co do oceny podatności tej samej odmiany na zarazę, zwłaszcza odmian uznawanych za średnio odporne i wysoce odporne, a nawet bardzo podatne. Najwięcej uwagi zwraca się na podatność pędów, natomiast mniej na podatność kwiatów. Należy podkreślić, że stopień porażenia kwiatów – jako pierwszych porażanych organów roślin w sezonie – może być ważnym wskaźnikiem rozpoczęcia procesu chorobowego i jednocześnie powstania zagrożenia dla całej uprawy. Thibault i Le Lezec [37] ocenili, że korelacja między podatnością pędów i kwiatów jest mała ($0,25 < r < 0,44$). Dobrym przykładem może tu być odmiana 'Gala', której pędy – według doświadczeń francuskich – są mniej podatne na zarazę, natomiast kwiaty – bardzo podatne. Jednak niemieckie odmiany 'Reanda', 'Rebella', 'Remo' i 'Rewena' wykazują wysoki stopień

odporności zarówno kwiatów, jak i pędów. Charakteryzuje je również wysoka odporność na parcha i mączniaka jabłoni [17]. Należy podkreślić wpływ wieku drzewa oraz podkładki, która m.in. decyduje o sile wzrostu i terminie kwitnienia. Na przykład opóźnienie kwitnienia i jego zbieżność z warunkami bardziej sprzyjającymi chorobie, może doprowadzić do znacznego wzrostu nasilenia zarazy.

Wykorzystanie inżynierii genetycznej

Zaawansowane techniki biologii molekularnej pozwoliły na uzyskanie genotypów jabłoni i gruszy o podwyższonej odporności na zarazę ogniową. Początkowo koncentrowano się na introdukcji genów pochodzących z jedwabnika morwowego i bakteriofagów. Białka wytwarzane przez poczwarki *Hyalophora cecropia* – cekropina B i atacyna E, wykazujące toksyczne działanie w stosunku do różnych gatunków bakterii nie związanych z roślinami, działały również antybakteryjnie na *E. amylovora* [29]. Kilkunastoletnie badania stransformowanych genami kodującymi syntezę tych białek linii gruszy ‘Passe Crassane’, jabłoni ‘Royal Gala’ i ‘Galaxy’ oraz podkładek jabłoni M.26 i M.7 wykazały stabilność wprowadzonej cechy odporności, a w przypadku odmian, także brak zróżnicowania co do wielkości owoców, ich koloru, zawartości składników rozpuszczalnych, kwasowości i jędrności w porównaniu z liniami nie stransformowanymi [4, 30]. Genami bakteriofaga T4 kodującymi lizozym (białko antybakteryjne) zmodyfikowano jabłonie odmiany ‘Pinova’ uzyskując podwyższoną odporność na chorobę [20]. Jednocześnie prowadzone są prace nad „podwójną” transformacją jabłoni odm. ‘Galaxy’ i podkładki M.26 genami jedwabnika i bakteriofaga w celu uzyskania efektu synergistycznego [24].

Innym genem wykorzystywanym do transformacji jabłoni i gruszy jest *dpo* bakteriofaga ϕ Ea1h bytującego na *E. amylovora*, którego produkt degradowuje jeden ze składników bakteryjnej otoczki – egzopolisacharyd amyloworan decydujący o patogeniczności tej bakterii. Spośród stransformowanych tym genem 83 linii jabłoni odm. ‘Pinova’, 61 wykazało znacznie podwyższoną odporność na zarazę ogniową [19], natomiast linie gruszy odm. ‘Passe Crassane’ miały zwiększoną odporność tylko o 15% [26].

Alternatywą dla genów kodujących wymienione białka, które – ze względu na pochodzenie – mogą stwarzać problemy z punktu widzenia społecznej akceptacji i obowiązujących regulacji prawnych, są geny pochodzące z bakterii *E. amylovora*. Szczególną uwagę badaczy zwrócił gen *hrpN* kodujący syntezę harpiny, białka związanego z patogenicznością *E. amylovora*, a jednocześnie odpowiedzialnego za indukowanie odporności roślin na zakażenie. Niektóre ze stransformowanych tym genem linii podkładki M.26 wykazały istotny wzrost odporności na chorobę [7].

Nowym, proekologicznym kierunkiem uodparniania jabłoni na zarazę ogniową jest zmiana ekspresji genów natywnych, np. poprzez wyciszenie genów kodujących białka wchodzące w interakcję z białkiem DspE wytwarzanym przez *Erwinia amylovora*.

Badania nad patogenicznością tej bakterii wykazały, że białko DspE odgrywa decydującą rolę w procesie infekcji jabłoni [10]. Istnieje przypuszczenie, że białko to wchodzi w interakcję z białkami zakażanej tkanki. Dotychczas zidentyfikowano 4 takie białka (z grupy kinaz), a geny je kodujące sklonowano. Podobne geny zostały także wykryte u gruszy, głogu, irgi, ognika [4, 11]. W celu zbadania współdziałania między białkami jabłoni i *E. amylovora* transformowano jabłonie ‘Galaxy’ konstruktami wyciszającymi geny kodujące te białka i udowodniono, że niektóre linie wykazały znacznie podwyższoną odporność na zarazę ogniową [11]. Innym kierunkiem prac w omawianym zakresie jest wywołanie nadekspresji genu *NPR1* u jabłoni, o którym już wiadomo, że koduje wytwarzanie białek związanych z odpornością ryżu i rzodkiewnika na choroby [13, 14]. Stwierdzono, że nasilenie zarazy na pędach 2 transformowanych MpNPR1 linii jabłoni odm. ‘Galaxy’ oraz liniach podkładki M.26 było istotnie niższe niż na roślinach nie transformowanych. Ponadto okazały się one bardziej odporne na parcha jabłoni (*Venturia inaequalis*) i rdzę jabłoni (*Gymnosporangium juniperi-virginianae*) [27].

Analiza przedsięwzięć zmierzających do ukierunkowanej zmiany składu genomu jabłoni i gruszy pozwala na stwierdzenie, że większe szanse wprowadzenia do uprawy mają transformanty odpowiadające tzw. prozdrowotnemu statusowi owoców. Z tego względu wydaje się, że ograniczone znaczenie będą tu miały geny pochodzenia zwierzęcego czy z wirusów bakteryjnych. Warto podkreślić, że środowiska medyczne kontestują wykorzystywanie obecnie na szeroką skalę w roślinach konsumpcyjnych genu *nptII* kodującego oporność na kanamycynę, a jednocześnie stanowiącego różnicujący marker w zatwierdzonych do uprawy roślinach transgenicznym. Dlatego rozważa się zastąpienie go przez markery nie znakowane opornością na antybiotyki lub selekcję roślin bez używania tego typu markerów w ogóle. Zagadnieniem niezwykle ważnym jest także wprowadzenie zabezpieczeń całkowicie eliminujących zagrożenia związane z „wyciekami” wprowadzanych genów do środowiska.

Poszukiwanie markerów molekularnych

Jak dotychczas w żadnym z programów hodowlanych nie wykorzystuje się jeszcze markerów molekularnych związanych z odpornością na zarazę ogniową, ale prowadzone są intensywne badania nad ich wykryciem. Hodowcy muszą więc prowadzić rozpoczęte prace uwzględniając fakt, że cecha odporności uwarunkowana jest poligenowo, a więc dziedziczy się w sposób ilościowy i jest efektem działania głównie genów addytywnych w połączeniu z spełniającymi mniejszą rolę genami dającymi efekt dominacji lub epistazy [9]. Możliwa jest więc jednoczesna selekcja form o wysokiej wartości owoców i odporności na zarazę ogniową.

We Francji podjęto badania nad mapowaniem *loci* cech ilościowych QTL (ang. quantitative trait locus) odporności na chorobę u 2 spokrewnionych ze sobą

mieszkańców jabłoni pochodzących ze skrzyżowania 'Prima' × 'Fiesta' i 'Fiesta' × 'Discovery' [12]. U mieszkańców 'Prima' × 'Fiesta' główny QTL, określający około 46,6% zmienności fenotypowej, był zlokalizowany w 7 grupie sprzężeniowej (LG) genomu 'Fiesta', a drugi mniejszy QTL – w 3 grupie sprzężeniowej genomu 'Prima'. Natomiast u mieszkańców 'Fiesta' × 'Discovery' główny QTL stwierdzony w 7 LG 'Fiesta' charakteryzował 42,8% takiej zmienności. Określono także 5 mniejszych QTL, spośród których każdy determinował nie więcej niż 8% zmienności fenotypowej pochodzącej od genomu 'Fiesta' lub 'Discovery'. Autorzy uważają, że określony, główny QTL z grupy LG7 'Fiesta' jest bardzo obiecujący w pracach hodowlanych.

Występująca w istniejących zasobach genowych gruszy zróżnicowana podatność na zarazę ogniową sugeruje, że jest możliwe zidentyfikowanie QTL odporności. Uwzględniając jej poligenowe podłoże opracowano dwie mapy genetyczne linii rodzicielskich 'Passe Crassane' (podatnej) i 'Harrow Sweet' (odpornej) wykorzystując markery: SSR (ang. simple sequence repeat – pojedyncza sekwencja powtarzająca), MFLP (ang. microsatellite-anchored fragment length polymorphism – polimorfizm fragmentów mikrosatelitarnych), AFLP (ang. amplified fragment length polymorphism – polimorfizm losowo wybranych fragmentów), RGA (ang. resistance gene analog – analogi genów odpornościowych) oraz AFLP-RGA [16]. Stwierdzono, że markery typu RGA powinny teoretycznie zlokalizować w chromosomie regiony genów kodujących odporność. Mapa 'Passe Crassane' o długości 912 cM reprezentuje 18 grup sprzężeń i ma 155 *loci*, natomiast mapa 'Harrow Sweet' obejmuje 156 *loci* podzielonych na 19 grup sprzężeń przy całkowitej długości 930 cM. Zidentyfikowano 4 przypuszczalne QTL związane z odpornością na zarazę ogniową. Opracowano zestaw markerów molekularnych, w tym AFLP-RGA, dzięki którym można określić odporne i podatne haplotypy analizowanej populacji.

W badaniach nad poszukiwaniem markerów odporności gruszy wykorzystano także losowo amplifikowane DNA (RAPD) oraz RGA odmian 'Old Home' i 'Seckel' uważanych za wysoce odporne [1]. Jako matrycę wykorzystano genomowy DNA tych odmian i podatnej odmiany 'Bonkreta Williama'. W celu uzyskania RGA użyto startery komplementarne do konserwatywnych regionów w NBS-LRR (ang. nucleotide binding site – leucine rich repeat – sekwencje wiążące nukleotydy – powtórzenia bogate w leucynę) i genów odporności kodujących białka typu kinaz, aby amplifikować produkty o wielkości około 550 i 600 pz odpowiednio z 'Old Home' i 'Seckel'. Klonowanie, a następnie sekwencjonowanie 20 produktów PCR wykazało, że sekwencje 18 fragmentów były podobne do różnych RGA z innych gatunków roślin i wysoce homologiczne do kilku genów odporności. Wykazano, że RGA gruszy są skupione w jednej grupie wspólnie z tymi genami. Sekwencja charakteryzująca amplifikowany region (SCAR) starterami zaprojektowanymi z tych sekwencji RGA wykazała brak polimorfizmu produktów PCR. Sekwencjonowanie 2 produktów PCR z odm. 'Bonkreta Williama' wykazało, że ok. 98% sekwencji było identycznych z sekwencjami odm. 'Seckel'. Analiza RAPD odmian 'Bonkreta Williama', 'Seckel'

i 'Old Home' wykazała wysokie podobieństwo między tymi odmianami (ok. 92–93%). Cztery polimorficzne produkty PCR sklonowano i zsekwencjonowano, a następnie zaprojektowano startery RAPD-SCAR. Nie stwierdzono polimorfizmu produktów PCR, a sekwencjonowanie produktu PCR z odmian 'Bonkreta Williamsa' i 'Seckel' tej samej pary starterów RAPD-SCAR wykazało, że mają one 90% podobieństwo nukleotydów. Wyniki te wskazują na pewne ukierunkowanie w poszukiwaniu markerów odporności na zarazę ogniową wśród różnych odmian gruszy, wykazujących wysokie podobieństwo między sobą, a jednocześnie na trudności z tym związane.

Podsumowanie

W obrębie rodzajów *Malus* i *Pyrus* dotychczas nie znaleziono źródeł całkowitej odporności (immunności) na zarazę ogniową. Znane są jednak genotypy mało podatne, które od dawna wykorzystuje się w hodowli twórczej jabłoni i gruszy. Najwięcej wartościowych, deserowych odmian jabłoni i gruszy, o wysokim stopniu odporności na zarazę ogniową dostarczyła hodowla amerykańska i kanadyjska. Analiza znaczenia odporności na tę chorobę w programach hodowlanych wskazuje, że z biegiem lat coraz więcej nowo wprowadzanych do uprawy odmian wykazuje tę cechę co najmniej w stopniu średnim. I tak, w przypadku jabłoni podwyższoną odporność stwierdzono u 28% spośród 193 odmian zarejestrowanych przed 1920 rokiem, a już u 41%, ze 197 – w latach 1920–1978. Wśród 287 amerykańskich i europejskich odmian gruszy wprowadzanych do uprawy przed 1920 rokiem tylko 11% wykazywało podwyższoną odporność na zarazę, natomiast spośród 113 odmian wyhodowanych w latach 1920–1978, cechę tę posiadało już 30% [25].

Na podkreślenie zasługuje także ciągłe poszukiwanie genotypów odpornych na chorobę wśród dziko rosnących jabłoni i grusz, zwłaszcza w rejonach ich naturalnego pochodzenia. Ostatnie ekspedycje specjalistów od zasobów genowych do Chin, Turcji, Kazachstanu i na rosyjski Kaukaz wskazują na występowanie w warunkach naturalnych, nie zbadanych dotychczas, perspektywicznych genotypów. Są one włączane do klasycznych programów hodowli i z pewnością pozwolą na dalszy postęp hodowli odpornościowej przeciwko zarazie ogniowej [2, 3, 28].

Literatura

- [1] Afunian M.R., Goodwin P.H., Hunter D.M. 2005. Search for molecular markers linked to fire blight resistance in pear (*Pyrus commis*). *Acta Hort.* (w druku).
- [2] Aldwinckle H.S., Gustafson H.L., Forsline P.L. 1999. Evaluation of the core subset of the USDA apple germplasm collection for resistance to fire blight. *Acta Hort.* 489: 269–272.

- [3] Aldwinckle H.S., Gustafson H.L., Forsline P.L., Bhaskara Reddy M.V. 2002. Fire blight resistance of *Malus* species from Sichuan (China), Russian Caucasus, Turkey, Germany. *Acta Hort.* 590: 369–372.
- [4] Aldwinckle H.S., Borejsza-Wysocka E.E., Beer S.V., Meng X., Norelli J.L., He S.Y., Jin Q.-L. 2003. Development of fire blight resistant apple cultivars by genetic engineering. *Acta Hort.* 622: 105–111.
- [5] Bagnara G.L., Rivalta L., Laghi M., Quarta R., Lecomte P. 1994. Aspects genetiques et strategie de selection pour la resistance au feu bacterien: l'amelioration du Poirier en Italie. *L'ArboricultureFruitiere* 472: 17–20.
- [6] Bagnara G.L., Rivalta L., Laghi M., Quarta R. 1996. Evaluation of fire blight resistance in pear: combining ability and breeding strategy. *Acta Hort.* 411: 383–392.
- [7] Bauer D.W., Garr E.R., Beer S.V., Norelli J.L., Aldwinckle H.S. 1999. New approaches to the development of transgenic plants resistant to fire blight. *Acta Hort.* 489: 301–304.
- [8] Bell R.L., van der Zwet T. 1993. New fire blight resistant advanced selection from USDA pear breeding program. *Acta Hort.* 338: 415–419.
- [9] Bell R.L., Quamme H.A., Layne R.E.C., Skirvin R.M. 1996. Pears. W: Janick J., Moore J.N. (red.). *Fruit Breeding*, vol. 1: Tree, Tropical Fruits. J. Wiley and Sons, New York USA: 441–514.
- [10] Bogdanove A.J., Kim J.F., Wei Z., Kolchinsky P., Charkowski A.O., Conlin A.K., Collmer A., Beer S.V. 1998. Homology and functional similarity of an hrp-linked pathogenicity locus, dspEF, of *Erwinia amylovora* and the avirulence locus avrE of *Pseudomonas syringae* pathovar tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 1325–1330.
- [11] Borejsza-Wysocka E.E., Malnoy M., Meng X., Bonasera J.M., Nissinen R.M., Kim J.F., Beer S.V., Aldwinckle H.S. 2004. The fire blight resistance of apple clones in which DspE-interacting proteins are silenced. Program and abstracts 10th Inter. Workshop on Fire Blight, Bologna, Italy, 5–9 VII 2004: 102.
- [12] Calenge F., Denance C., Van de Weg E., Kodde L., Chartier R., Brisset M.N. Paulin J.P., Durel C.E. 2004. Genetic mapping of fire blight resistance QTL in two related apple progenies. Program and abstracts 10th Inter. Workshop on Fire Blight, Bologna, Italy 5–9 VII 2004: 108.
- [13] Cao H., Li X., Dong X. 1998. Generation of broad spectrum disease resistance by overexpression of an essential regulatory gene in systemic acquired resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 6531–6536.
- [14] Chern M.-S., Fitzgerald H.A., Yadav R., Canlas H.E., Dong X., Ronald P.C. 2001. Evidence for disease resistance pathway in rice similar to the NPR1-mediated signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant J.* 27: 101–113.
- [15] Citir A., Mirik M. 1999. Fire blight of pome fruits and search for resistant or tolerant cultivars in Amasya and Tokat regions in Turkey. *Acta Hort.* 489: 215–219.
- [16] Dondini L., Pierantoni L., Gaiotti F., Chiodini R., Tartarini S., Bazzi C., Sansavini S. 2005. Identifying QTLs for fire blight resistance via a European pear (*Pyrus communis* L.) genetic linkage map. *Molecular Breeding* 14(4): 407–418.
- [17] Fischer C., Richter K. 1999. Results on fire blight resistance in the Pillnitz apple breeding programme. *Acta Hort.* 489: 279–285.
- [18] Gardner R.G., Cummins J.N., Aldwinckle H.S. 1980. Inheritance of fire blight resistance in *Malus* in relation to rootstock breeding. *Journal of American Society for Horticultural Science* 105(6): 912–916.

- [19] Hanke V., Kim W.-S., Geider K. 2002. Plant transformation for induction of fire blight resistance: transgenic apples expressing viral EPS-depolymerase. *Acta Hort.* 590: 393–395.
- [20] Hanke V., Norelli J.L., Aldwinckle H.S., Doring K. 1998. Agrobacterium-vermittelte Transformation beim Apfel zur Verbesserung der Resistenz gegenüber dem Feuerbrand (*Erwinia amylovora*). *Vertrage für Pflanzenzucht* 42: 167–169.
- [21] Hunter D.M. 1993. Pear breeding for the 21st century – program and progress at Harrow. *Acta Hort.* 338: 377–383.
- [22] Hunter D.M., Bonn W.G. 1999. Selection for fire blight resistance in pear seedling populations using field and greenhouse screening with virulent strains of *Erwinia amylovora*. *Acta Hort.* 489: 209–214.
- [23] Kasa K., Toth M.G., Hevesi M., Gondor M., Honty K. 2004. Fire blight resistance of local apple cultivars of Carpathian basin. Program and abstracts 10th Inter. Workshop on Fire Blight, Bologna, Italy, 5–9 VII 2004: 105–106.
- [24] Ko K., Brown S.K., Norelli J.L., Borejsza-Wysocka E.E., Aldwinckle H.S. 1999. Effect of multiple transgenes on resistance to fire blight of ‘Galaxy’ apple. *Acta Hort.* 489: 257.
- [25] Lespinasse Y., Aldwinckle H.S. 2000. Breeding for resistance to fire blight. W: Fire blight: the disease and its causative agent, *Erwinia amylovora*. J.L Vanneste (red.), CABI Publishing, Wallingford, Oxon, United Kingdom: 253–273.
- [26] Malnoy M., Chevreau E., Brisset M.N. 2002. Expression of a depolymerase gene in transgenic pears increased only slightly their fire blight resistance. *Acta Hort.* 590: 401–405.
- [27] Malnoy M., Borejsza-Wysocka E.E., Jin Q.-L., He S.-Y., Aldwinckle H.S., 2004. Transgenic apple lines over-expressing the apple gene MpNPR1 have increased resistance to fire blight. Program and abstracts 10th Inter. Workshop on Fire Blight, Bologna, Italy, 5–9 VII 2004: 102–103.
- [28] Momol M.T., Aldwinckle H.S., Forsline P.L., Lamboy W.F. 1999. Fire blight resistance and horticultural evaluation of wild *Malus* populations from central Asia. *Acta Hort.* 489: 229–233.
- [29] Norelli J.L., Aldwinckle H.S., Destefano-Beltran L., Jaynes J. 1993. Increasing the fire blight resistance of apple by transformation with genes encoding antibacterial proteins. *Acta Hort.* 338: 385–386.
- [30] Norelli J.L., Aldwinckle H.S. 2000. Transgenic varieties and rootstocks resistant to fire blight. W: Fire blight: the disease and its causative agent, *Erwinia amylovora*. J.L. Vanneste (red.), CABI Publishing, Wallingford, Oxon, United Kingdom: 275–292.
- [31] Norelli J.L., Aldwinckle H.S., Holleran H.T., Robinson T.L., Johnson W.C. 2002. Resistance of ‘Geneva’ apple rootstocks to *Erwinia amylovora* when grown as potted plants and orchard trees. *Acta Hort.* 590: 359–362.
- [32] Paprstein F., Korba J., Kosina J. 2004. Evaluation of resistance to fire blight in Czech pear cultivars. Program and abstracts 10th Inter. Workshop on Fire Blight, Bologna, Italy, 5–9 VII 2004: 109–110.
- [33] Richter K., Fischer C. 2002. Stability of fire blight resistance in apple. *Acta Hort.* 590: 38–1384.
- [34] Rivalta L., Bergamaschi M., Sirri S., Biondi E., Betti F., Ramilli F., Bazzi C. 2004. Reactivity to fire blight of new promising pear selections. Program and abstracts 10th Inter. Workshop on Fire Blight, Bologna, Italy, 5–9 VII 2004: 99.
- [35] Robinson T.L., Hoying S.A., Johnson W.C., Aldwinckle H.S., Norelli J.L. 1999. Orchard performance of fire blight resistant Geneva apple rootstocks. *Acta Hort.* 489: 287–294.

- [36] Sobiczewski P., Żurawicz E., Berczyński S., Lewandowski M. 2004. Terminal shoot susceptibility of new Polish apple cultigens to fire blight (*Erwinia amylovora*). *Folia Horticulture* 16/2: 149–157.
- [37] Thibault B., Le Lezec M. 1990. Sensibilite au feu bacterien des principales varietes de pommier et de poirier utilisees en Europe. W: Fire Blight of Pomoideae (*Erwinia amylovora*, BURRILL, WINSLOW et al). Applied Research in Europe (1978–1988), EUR 12601, EC-SC-EEC-EAEC, Brussels-Luxembourg: 96–109.
- [38] Thibault B. 1981. Pear breeding for fire blight resistance: program and first studies in France. *Acta Hort.* 117: 63–69.
- [39] Thibault B., Welcker C., Lespinasse Y. 1983. Heritability of the character 'secondary blooming' on pear (*Pyrus communis*). *Acta Hort.* 139: 181–193.
- [40] Travis J.W., Rytter J.L., Hickey K.D. 1999. The susceptibility of apple rootstocks and cultivars to *Erwinia amylovora*. *Acta Hort.* 489: 235–241.
- [41] Van der Zwet T., Keil H.L. 1979. Fire blight – a bacterial disease of rosaceous plants. Agricultural Handbook, US Dept. of Agriculture, Washington D.C, No. 510.
- [42] Van der Zwet T., Bell R.L., Blake R.C. 1984. Comparative evaluation of the degree of fire blight resistance in various pear cultivars and selections. *Acta Hort.* 151: 267–275.
- [43] Żurawicz E., Lewandowski M., Broniarek-Niemiec A., Rutkowski K. 2005. Preliminary results on production value of new scab-resistant apple cultivars bred at the Research Institute of Pomology and Floriculture (RIPF), Poland. *Acta Horticulture* 663 (w druku).

Trends in breeding of cultivars and rootstocks of apple and pear resistant to fire blight

Key words: fire blight, *Erwinia amylovora*, apple, pear, breeding, resistance

Summary

First programs of apple and pear breeding for resistance to fire blight were worked out in the United States of America in second half of XIX century. At present such programs are also conducted in other countries, particularly in Europe. It was found that the resistance to diseases is polygenically inherited. In apple it is governed by dominant additive genes carried in the heterozygous conditions, but in pear – presumably by recessive genes. Till now it was not possible to develop the immune cultigens, however there are forms with high degree of resistance, e.g. apples marked with code Re, clones G of rootstocks, or pears 'Harrow Queen', 'Harrow Delight' and 'Harrow Sweet'. Also 2 of 10 new Polish apple cultivars and clones: 'Free Redstar' and J-79 appeared to be highly resistant. It was found that the sources of resistance occur in some old local, often wild growing, genotypes originating from Asia, Near East and some European countries. The advanced molecular technologies utilizing genes for lytic proteins, proteins inducing resistance as well as those directed for silencing or over-expression of native genes, allowed to obtain clones with increased resistance to fire blight. Intensive research works on development of molecular markers for resistance are also performed.