

# Introduction dans le blé de gènes de résistance à la jaunisse nanisante de l'orge

Maxime TROTTEZ<sup>2</sup>, Joseph JAHIER<sup>2</sup>, Éric MARGALÉ<sup>1</sup>, Philippe LONNET<sup>1</sup>, Patrice SENELLART<sup>1</sup>, Bernard DUPERRIER<sup>1</sup>, Axel OLIVIER\*<sup>1</sup>

\* Coordinateur : Axel OLIVIER<sup>1</sup>, aolivier@invivo-group.com, Tél. : 01 40 66 20 78

1 - GIE Recherches Génétiques Céréales Club 5 - 83 avenue de la Grande Armée, 75782 Paris Cedex 16

2 - INRA UMR APBV Domaine de La Motte au Vicomte - BP 35327, 35653 Le Rheu

Le présent projet concerne l'amélioration de la résistance à la jaunisse nanisante de l'orge (JNO). Pour cette maladie due au virus BYDV transmis principalement par le puceron *Rhopalosiphum padi*, la lutte chimique contre le puceron est préventive et les traitements doivent être réalisés tôt en saison, ce qui aggrave leur caractère polluant du fait de la couverture incomplète du sol. On ne connaît aucune source de résistance à ce puceron. La résistance à JNO est très restreinte, aussi nous prévoyons d'introduire deux nouveaux gènes de résistance initialement présents dans deux espèces du genre *Agropyron* (*sensu lato*) (action 1). Enfin, une opération pour recombinaison de deux introgressions chevauchantes permettra à l'avenir d'utiliser simultanément le gène majeur de résistance au piétin-verse (*Pch1*) et le seul gène de résistance à JNO présent chez le blé tendre (action 2).

## 1. Action 1 : Élargissement dans le blé de la variabilité pour la résistance à la jaunisse nanisante de l'orge

La résistance du blé tendre au virus de la jaunisse nanisante de l'orge est très limitée. Un seul gène de résistance partielle (*Bdv2*, voir action 2) a été introduit à partir du chiendent *Thinopyrum intermedium* (Banks *et al.* 1995) dans la lignée d'introgression TC14. Nous avons l'objectif d'introduire deux autres gènes à partir de *Th. intermedium* et de *Lophopyrum ponticum*, ce dernier conférant de l'immunité :

- résistance partielle issue de *Th. intermedium* (2n = 42, JJJ<sup>2</sup>J<sup>2</sup>S<sup>2</sup>S<sup>2</sup>). A partir d'un croisement entre cette espèce et le blé, une équipe chinoise a créé un amphiploïde partiel dont la garniture chromosomique est constituée des trois génomes du blé et d'un mixogénome de *Th. intermedium*. Larkin *et al.* (1995) à partir du rétrocroisement de ce génotype par le blé a développé des lignées d'addition disomique. Trois d'entre elles (Z1, Z2, Z6) qui portent le même chromosome ajouté appartenant au groupe d'homéologie 2 (2Ai) présentent une résistance partielle à la jaunisse.

INRA Rennes, en produisant les deux additions ditélosomiques correspondant à ce chromosome (Barloy *et al.* 2003), a pu montrer que la résistance est portée par un seul bras de chromosome présent dans la lignée ZH.

- résistance totale de l'amphiploïde partiel OK 7211542. Ce génotype a été sélectionné dans la descendance d'un hybride entre le blé et l'espèce décaploïde *Lophopyrum ponticum* (2n=70, JJ). Nous l'avons rétrocroisé par le blé. Une lignée d'addition disomique nommée OK-addition aussi résistante que OK 7211542 a été produite.

## ► Évaluation de la résistance : test Elisa

Le test Elisa de résistance à JNO, pour évaluer et sélectionner au sein de descendance en ségrégation, a été décrit en détail par Jahier *et al.* 2009). La quantité de particules virales dans une plante est mesurée par une densité optique (D.O.). Pour comparer les génotypes et interpréter les ségrégations, nous donnons dans les tableaux de résultats la valeur moyenne d'une lignée/descendance, la valeur (= mini) de la plante la moins multiplicatrice du virus et la valeur (= maxi) de la plante la plus multiplicatrice.

## ► Résultats

### A - Transfert de la résistance partielle portée par le chromosome 2Ai de *Thinopyrum intermedium*

Avant ce projet, la sélection a débuté dans les descendance ZH / 2\* Courtot ph / Courtot avec Courtot ph possédant la mutation *ph* promotrice d'appariement homéologue à la méiose. Nous avons été confrontés au problème du faible niveau de sensibilité de Courtot qui a fait que les plantes hétérozygotes pour la résistance partielle sont difficiles à sélectionner. Nous avons été conduits à rétrocroiser le matériel par Orvantis qui est plus sensible que Courtot.

En 2007 (1<sup>ère</sup> année), nous avons évalué la descendance BC1F1 par Orvantis (3 familles x 3 lignées). Dans les trois familles des plantes ont présenté une D.O. très faible. Mais comme les résultats sur les témoins sensibles étaient variables, il a été difficile de pronostiquer un transfert.

Huit lignées BC1F2 appartenant à deux familles ont été évaluées en 2008. Trois lignées montraient une ségrégation évidente. Pour confirmer ce résultat, elles ont fait l'objet d'une deuxième évaluation. De nouveau elles ont présenté une concentration virale moyenne plus faible qu'Orvantis et plus élevée que la lignée ditélosomique ZH (Tableau 1). Il nous est donc apparu probable que ces lignées BC1F2 contiennent la résistance de ZH.

Lignée	D.O.		
	moyenne	mini	maxi
OR x Z - 11	0.336	0.220	0.516
OR x Z - 15	0.361	0.253	0.566
OR x Z - 120	0.359	0.204	0.624
Orvantis	0.469	0.322	0.698
ZH	0.320	0.169	0.422

Tableau 1 : Concentrations virales chez les trois lignées BC1F2 les moins multiplicatrices.

Notre objectif en 2009 était d'identifier des lignées BC1F3 fixées pour la résistance et plus résistantes que Orvantis. Deux familles de 7 lignées issues des lignées OR x Z - 11 et 120 (Tableau 1) ont été évaluées. Les résultats du test Elisa ont montré qu'aucune des lignées n'apparaissait homozygote et résistante du niveau de ZH (Tableau 2).

Lignées	D.O.		
	moyenne	mini	maxi
OR x Z - 11-39	0.127	0.051	0.190
OR x Z - 11-40	0.139	0.069	0.266
OR x Z - 11-44	0.142	0.103	0.279
OR x Z - 11-45	0.153	0.079	0.299
OR x Z - 11-211	0.169	0.106	0.298
OR x Z - 120-106	0.119	0.088	0.179
OR x Z - 120-112	0.201	0.106	0.331
OR x Z - 120-113	0.130	0.082	0.185
OR x Z - 120-116	0.153	0.091	0.259
OR x Z - 120-222	0.162	0.088	0.419
OR x Z - 120-230	0.107	0.065	0.146
OR x Z - 120-235	0.143	0.098	0.226
ZH	0.052	0.08	0.191
Orvantis	0.265	0.152	0.328

Tableau 2 : Concentrations virales chez les lignées BC1F3.

En 2010 (hors contrat), quatre descendance BC1F4 des lignées 120-106 et 120-230 de la famille 120 ont été évaluées. La multiplication virale a été plus élevée qu'en 2009 (Tableau 3).

Lignées	D.O.		
	moyenne	mini	maxi
OR x Z - 120-106-1	0.318	0.017	0.786
OR x Z - 120-106-6	0.420	0.069	1.158
OR x Z - 120-106-8	0.590	0.084	1.185
OR x Z - 120-106-14	0.779	0.284	1.758
OR x Z - 120-230-7	0.520	0.192	0.803
OR x Z - 120-230-8	0.459	0.162	1.127
OR x Z - 120-230-9	0.520	0.198	0.798
OR x Z - 120-230-12	0.586	0.196	0.892
ZH	0.129	0.040	0.291
Orvantis	0.432	0.215	1.299

Tableau 3 : Concentrations virales chez les lignées BC1F4.

Deux lignées 120-106-1 et 120-106-6 présentent des plantes avec une D.O. de l'ordre de celles observées chez le témoin ZH et des plantes multipliant fortement le virus. Par contre, la lignée 120-106-14 est sensible. Dans la figure 1, nous présentons les distributions au sein des témoins ZH et Orvantis et des trois lignées de la famille 120-106 qui pourraient être en disjonction. Plus particulièrement, la lignée OR x Z - 120-106-1 apparaît la plus prometteuse.

**Conclusion :** Nous n'avons sélectionné aucune lignée fixée plus résistante qu'Orvantis. En 2011, elles seront recherchées au sein des descendance de la lignée OR x Z - 120-106-1. A ce stade, nous n'avons aucune certitude que le(s) gène(s) de résistance partielle présent(s) chez la lignée ditélosomique ZH ne soit(ent) présent(s) dans cette lignée. En effet, on ne peut exclure que deux ou plusieurs gènes de résistance mineurs présents dans les blés entrant dans la généalogie du matériel sélectionné et ayant des effets additifs ont été sélectionnés et cumulés.

De plus, en 2007, nous avons essayé de détecter par GISH de la chromatine de *Th. intermedium* sur quelques plantes sélectionnées. Aucun signal n'a été détecté. Mais on ne peut conclure à l'absence de transfert, car la technique GISH ne permet pas détecter certains petits transferts d'information génétique étrangère.

#### B - Transfert de la résistance issue de *Lophopyrum ponticum* introduite dans l'amphiploïde partiel OK 7211542

La tentative de transfert a été faite en parallèle à celle portée par le chromosome 2Ai de *Th. intermedium*.

En 2007, la résistance en BC1F1 par Orvantis de 3 familles x 3 lignées de 15 plantes a été mesurée. Une des lignées apparaît prometteuse dans la mesure où 5 des 15 plantes ont eu une multiplication virale plus faible que la plante la moins multiplicatrice chez le témoin cv. Orvantis. De plus 3 de ces 5 plantes étaient du même niveau de résistance que la lignée d'addition résistante OK-addition.

En 2008, nous sommes donc repartis avec 5 descendance BC1F2 de cette lignée prometteuse. Le test n'a pas été concluant : faible multiplication virale, peu de différences entre les génotypes. La descendance la plus prometteuse

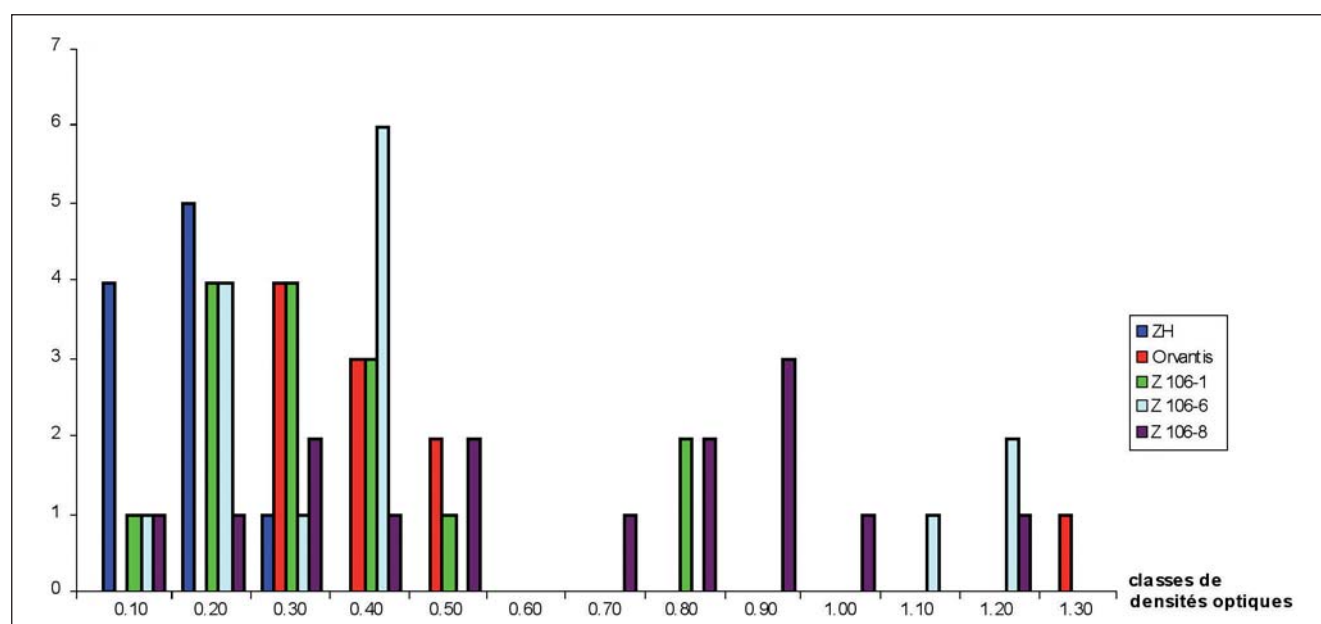


Figure 1 : Distribution des densités optiques au sein des lignées BC1F3 OR x Z - 120-106-1, 6 et 8 et des témoins ZH et Orvantis.

a été réévaluée. Ce deuxième test a été également de qualité moyenne.

Nous avons conservé la descendance de 10 plantes qui devaient être soit homozygotes soit hétérozygotes pour la résistance.

Les dix descendances BC1F3 ont été analysées. L'une d'elles (OK-74 dans le tableau 5) est apparue aussi résistante qu'OK-addition.

Lignées	D.O.		
	moyenne	mini	maxi
OK - 64	0.136	0.063	0.277
OK - 65	0.120	0.063	0.231
OK - 66	0.140	0.055	0.209
OK - 67	0.187	0.042	0.315
OK - 70	0.193	0.049	0.271
OK - 73	0.135	0.065	0.259
<b>OK - 74</b>	<b>0.091</b>	<b>0.018</b>	<b>0.174</b>
OK - 192	0.167	0.071	0.231
OK - 195	0.200	0.081	0.337
OK - 196	0.147	0.088	0.212
OK addition	0.057	0.003	0.221
Orvantis	0.265	0.152	0.328

Tableau 5 : Concentrations virales chez les lignées BC1F3.

Comme la multiplication virale dans ce test était faible, l'expérience a été reconduite en évaluant une seconde fois cette lignée et les trois premières du tableau. Contrairement à notre attente, aucune n'a montré de résistance élevée.

Au deuxième semestre de 2009, les descendances de 10 plantes de la lignée OK-74 ont été évaluées. Des différences ont été observées entre les lignées, mais aucune des 15 plantes n'a une concentration virale du niveau de celle de la lignée d'addition. Nous n'avons pas d'explication quant à la faible multiplication virale observée chez OK-74. Nous avons conclu que la résistance initiale présente dans OK 7211542 n'a pas été introduite dans le blé.

## 2. Action 2 : Recombiner les deux introgressions chevauchantes portant les gènes *Pch1* et *Bdv2*

La sélection pour l'amélioration de l'état sanitaire du blé tendre a pour objectif l'introduction dans un même génotype d'un maximum de gènes de résistance aux différentes maladies. Des obstacles au cumul des gènes peuvent survenir. L'un d'eux dans le cas du blé est dû au fait que certains gènes d'origine interspécifique sont portés par des introgressions chevauchantes d'origine interspécifique différente. En conditions normales, deux introgressions chevauchantes à l'état hémizygote dans un génotype ne peuvent se recombinaison entre elles ou avec la partie chromosomique équivalente (région homéologue) du même chromosome de blé ne portant pas l'introgression. Néanmoins, les cytogénéticiens ont élaboré des stratégies pour favoriser les recombinaisons entre régions homéologues et par conséquent réduire la longueur des segments étrangers tout en conservant les gènes d'intérêt. La plupart reposent sur l'utilisation de la mutation *ph1* promotrice d'appariement homéologue à la méiose (Sears 1977).

### ► Objectif

Nous nous proposons de cumuler dans un même génotype les gènes *Pch1* et *Bdv2* portés par des introgressions chevauchantes sur le bras long du chromosome 7DL. Si l'objectif fixé est atteint, les sélectionneurs pourront envisager d'utiliser et d'introduire simultanément dans des variétés les deux gènes d'intérêt. Les deux introgressions ainsi que l'objectif du travail sont représentés sur la figure ci-dessous.

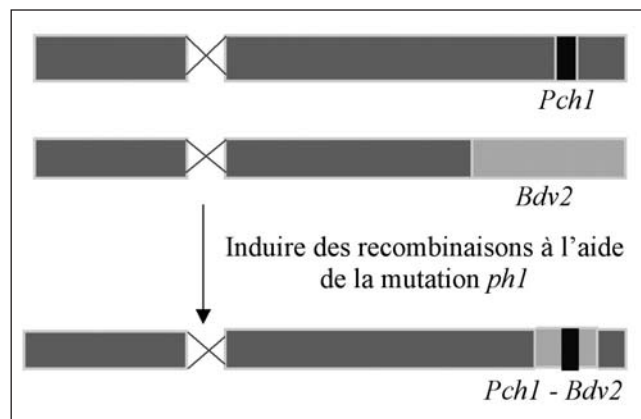


Figure 2 : Représentation schématique des introgressions et de l'objectif de travail.

### ► Informations sur les gènes

- *Pch1* : introduit dans le blé à partir de la triticée sauvage *Aegilops ventricosa*, il constitue le seul élément majeur de résistance au piétin-verse chez le blé. Il a été très largement exploité et est présent dans plusieurs variétés françaises, européennes et américaines.
- *Bdv2* : il est porté par un segment chromosomique introduit de *Thinopyrum intermedium* qui occupe 40% du bras 7DL en position distale. A ce jour, c'est le seul gène de résistance à JNO présent dans le blé.

### ► État d'avancement au départ du FSOV 2006-2009

L'INRA et le Club 5 ont initié ce projet dans le cadre du FSOV 2006-2009 "Actions pour mieux exploiter et accroître la résistance du blé au piétin-verse et à la jaunisse nanisante de l'orge". Il a fallu faire face à de nombreuses difficultés. En particulier, pour induire des recombinaisons entre deux introgressions chevauchantes, il faut produire un génotype possédant les deux introgressions et la mutation *ph1* à l'état homozygote. Cela fait donc trois gènes à suivre à l'aide de tests de résistance ou de marqueurs. Il faut en outre souligner que la mutation *ph1* introduit une baisse significative de fertilité. De plus la présence de *Bdv2* qui confère une résistance partielle à l'état homozygote est difficile à déceler à l'état hétérozygote et ce d'autant plus que les variétés Courtot et Soissons qui ont un comportement intermédiaire entrent dans la constitution de la population avec *Pch1* et *Bdv2*.

Le travail a commencé par des hybrides F1 entre Orvantis et des lignées qui devaient posséder *Pch1* et *Bdv2*. Le choix d'Orvantis comme parent récurrent a été fait à la suite d'une évaluation du niveau de sensibilité chez des variétés.

## ► Résultats

2006-2007

### 1 - Sélection de géotypes dans le BC1 par Orvantis pour leur résistance à JNO

Douze lignées de 15 plantes appartenant à 4 familles ont été évaluées, ainsi que 4 témoins. Les D.O. (densité optique) obtenues dans le test Elisa montrent que le virus s'était fortement multiplié dans les plantes. Les plantes les plus résistantes ont néanmoins une D.O. supérieure à celle du témoin résistant TC14. Ceci apparaît normal car on sait que du matériel hétérozygote *Bdv2/bdv2* est moins résistant que TC14 (*Bdv2/Bdv2*). 14 plantes ont été sélectionnées et cultivées. Ces plantes ont présenté un niveau de stérilité élevé qui devrait être due à la présence de *Bdv2*. Nous avons anticipé ce résultat en croisant ces plantes par la lignée *Rendezvous<sub>Bdv2</sub>*, lignée isogénique de *Rendezvous* dans laquelle l'introgession *Bdv2* a remplacé celle avec *Pch1* et n'induit pas ou peu de stérilité.

### 2 - Vérification que la résistance au piétin-verse est présente dans le matériel

Pour ceci, nous avons évalué au stade jeune plante la résistance au piétin-verse des descendance AF des plantes sélectionnées (JNO) en 2006 et rétrocroisées par Orvantis). 90% des plantes des témoins sensibles étaient attaquées par la maladie. Comme dans chaque famille au moins 75% des plantes étaient résistantes, nous avons conclu que le gène *Pch1* a été effectivement conservé dans le matériel.

2007-2008

Comme le matériel sélectionné a été rétrocroisé par un géotype possédant *Bdv2* (*Rendezvous<sub>Bdv2</sub>*), la sélection à venir a porté sur la présence de *Pch1*. Trois familles de trois lignées BC2F1 ont été évaluées pour leur résistance au piétin-verse. Les trois lignées de l'une des familles sont en disjonction pour la résistance. Nous faisons l'hypothèse qu'elles sont recombinées *Pch1+Bdv2*. [Dans l'hypothèse où elles ne seraient pas recombinées c-a-d qu'elles posséderaient un chromosome 7D avec *Pch1* et l'autre avec *Bdv2*, la probabilité d'avoir 3 descendance en disjonction pour le piétin est de 1/8]. Des plantes résistantes dans les trois lignées ont été récoltées. Au deuxième semestre 2008, la descendance BC2F2 de plantes sélectionnées dans les trois descendance a été

testée vis-à-vis du piétin-verse. Nous avons sélectionné 40 plantes présentant un phénotype résistant. Elles sont soit homozygotes soit hétérozygotes.

2008-2009

Les descendance BC2F3 ont d'abord été sélectionnées pour leur résistance au piétin-verse. Le niveau d'attaque a été médiocre en raison d'un isolat de piétin peu agressif. Néanmoins, il a été possible de conclure à l'hétérozygotie de 6 des 11 descendance évaluées.

Par la suite, 5 descendance de 15 à 19 plantes présumées homozygotes pour la résistance au piétin-verse ont été évaluées pour leur résistance à JNO. Dans le tableau ci-dessous, sont donnés les résultats du test Elisa qui mesurent les concentrations virales dans les plantes.

Lignées	D.O.		
	moyenne	valeur mini	valeur maxi
TC/PV 1-1	0.224	0.002	0.645
TC/PV 5-1	0.271	0.091	0.741
TC/PV 5-3	0.293	0.132	0.767
<b>TC/PV 6-3</b>	0.140	0.05	0.560
<b>TC/PV 8-1</b>	0.160	0.096	0.303
Orvantis	0.262	0.005	0.501
<i>Rendezvous<sub>Bdv2</sub></i>	0.03	0.006	0.06

Tableau 6 : Concentrations virales chez les lignées TC/PV BC2F3.

Les deux lignées TC/PV 6-3 et TC/PV 8-1 ont une D.O. moyenne significativement inférieure à celles des 3 autres et à celle du témoin sensible Orvantis. Nous faisons l'hypothèse qu'elles sont fixées pour la résistance à JNO même si une plante de TC/PV 6-3 a une D.O. très élevée.

Les D.O. de toutes les plantes de *Rendezvous<sub>Bdv2</sub>* sont toutes très faibles. Elles devraient être plus élevées car *Bdv2* confère une résistance partielle. Nous n'avons pas d'explication à cette anomalie.

2009-2010 (hors contrat)

Nous avons voulu confirmer le résultat ci-dessus en évaluant les descendance de 4 plantes dans chacune des lignées 6-3 (avec la descendance 6-3-3 prise comme témoin

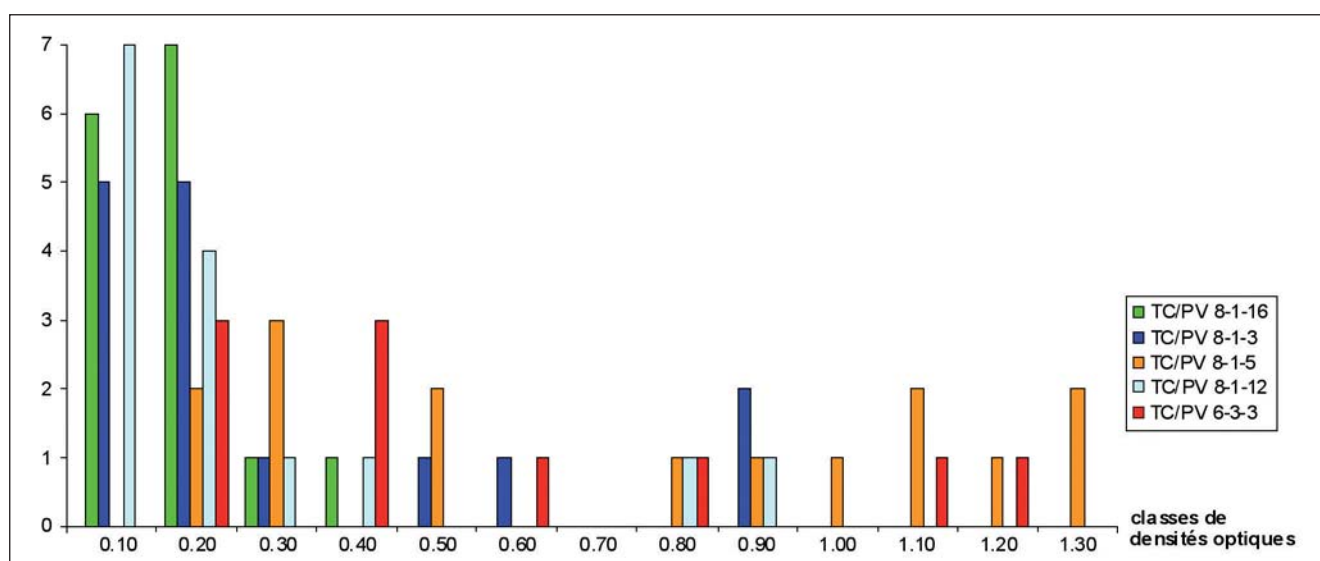


Figure 3 : Histogrammes des densités optiques de quatre descendance dérivées de la lignée TC/PV 8-1, 20 jours après contamination par la souche PAV4 de BYDV. La descendance TC/PV 6-3-3 est le témoin de sensibilité.

de sensibilité à la jaunisse, car la plante mère s'était avérée très sensible en 2009) et 8-1 vis-à-vis du piétin-verse et de la jaunisse. Les deux tests de résistance ont été de très bonne qualité. Les résultats sont donnés dans le tableau 7.

Lignées	Jaunisse			Piétin
	D.O.			
	moyenne	mini	maxi	
TC/PV 6-3-3*	0.500	0.135	1.135	R
TC/PV 6-3-8	0.277	0.089	0.498	disjonction
TC/PV 6-3-9	0.103	0.016	0.425	-
TC/PV 6-3-11	0.244	0.026	0.659	disjonction
TC/PV 8-1-3	0.272	0.058	0.887	R
TC/PV 8-1-5	0.683	0.103	1.250	R
TC/PV 8-1-12	0.218	0.045	0.824	R
<b>TC/PV 8-1-16</b>	<b>0.129</b>	<b>0.031</b>	<b>0.313</b>	<b>R</b>

Tableau 7 : Concentrations virales chez les descendances des lignées TC/PV 6-3 et 8-1.

\* la plante-mère a été très multiplicatrice en 2009 = témoin de sensibilité.

La lignée 6-3 n'était pas homozygote pour *Pch1* étant donné les disjonctions observées au sein des descendances 6-3-8 et 6-3-11. La descendance 6-3-3 est comme attendu homozygote sensible (*bdv2/bdv2*) à la jaunisse et homozygote pour *Pch1*.

Les 4 descendances issues de la lignée 8-1 sont homozygotes *Pch1/Pch1*. Elles sont de deux types quant à la résistance à la jaunisse (Figure 3) :

- en disjonction (*Bdv2/bdv2*) ou homozygotes sensibles (*bdv2/bdv2*) chez les trois premières descendances. Ce résultat démontre que la lignée 8-1 (Tableau 6) n'était pas fixée.
- homozygote *Bdv2/Bdv2* dans le cas de la descendance 8-1-16 en raison des valeurs faibles de sa D.O. moyenne (0.129) et de la D.O. la plus élevée observée (0.313). La descendance 8-1-16 serait par conséquent de type recombiné *Bdv2-Pch1/ Bdv2-Pch1*.

### ► Recherche dans la lignée TC/PV 8-1-16 de marqueurs moléculaires présents sur l'introgression initiale portant *Bdv2*

Nous avons précédemment publié une carte de l'introgression *Bdv2* (Jahier *et al.* 2009), (Figure 4). Quatre des marqueurs de l'introgression ont été recherchés chez la lignée TC/PV 8-1-16 : SCAR AD2, OpAK8, BYAgi ainsi que le marqueur RAPD OPAD2 à l'origine du SCAR AD2. Aucun d'entre eux n'y est présent. Nous concluons donc que, si *Bdv2* est présent dans la lignée, une recombinaison homéologue s'est produite entre les deux introgressions.

Dans le cas de l'introgression portant *Bdv2*, elle se serait produite entre le gène *Bdv2* et le SCAR AD2.

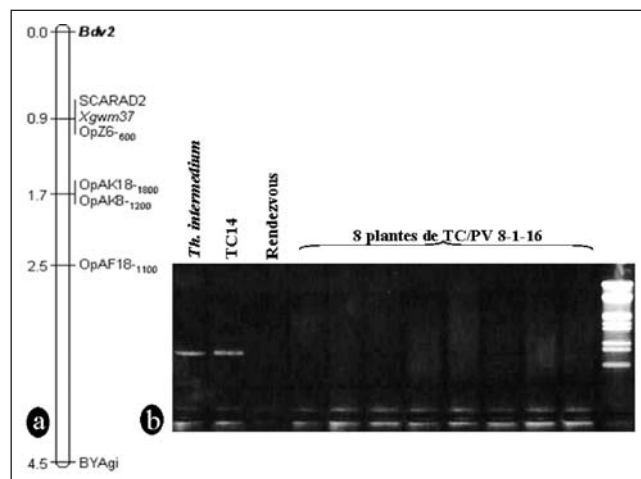


Figure 4 : Gauche a : carte de l'introgression portant *Bdv2* (Jahier *et al.* 2009). Droite b : amplification du marqueur SCAR AD2 chez *Th. intermedium* et la lignée d'introgression TC14 ; par contre la lignée TC/PV 8-1-16 et Rendezvous n'ont pas ce marqueur.

## 3. Conclusions

Nous allons en 2011 réévaluer vis-à-vis de la jaunisse les descendances des plantes de 8-1-16 analysées en 2010. Si la résistance partielle à la jaunisse est confirmée, nous réaliserons des croisements entre la lignée et la variété australienne cv. Sunstar qui est très sensible dans nos conditions à la jaunisse et au piétin. En fonction ou non de la co-ségrégation de *Pch1* et *Bdv2*, nous concluons définitivement quant à la présence du linkat *Pch1-Bdv2*.

Si le linkat *Pch1-Bdv2* n'était pas présent, nous serons amenés à conclure que la résistance partielle à la jaunisse de la lignée 8-1-16 est due à un cumul de gènes mineurs de résistance présents dans les lignées entrant dans le pedigree de 8-1-16 (dont Courtot, Orvantis et Rendezvous).

Si le linkat *Pch1-Bdv2* a effectivement été produit, les sélectionneurs seront donc en mesure de créer des variétés qui auront un haut niveau de résistance au piétin-verse et une résistance intermédiaire à la jaunisse. Pour faciliter la sélection, il sera indispensable d'avoir un marqueur du nouveau linkat. La première initiative sera de vérifier que les marqueurs (biochimique EpD1b ou moléculaire ORW1) de l'introgression portant *Pch1* ont été conservés. On peut raisonnablement penser que c'est le cas car il a été montré que ces deux marqueurs sont très liés à *Pch1*.

## Références bibliographiques

Banks P.M., Larkin P.J., Bariana H.S., Lagudah E., Appels R., Waterhouse P.M., Brettell R.I.S., Chen X., Xu H.J., Xin Z.Y., Qian Y.T., Zhou X.M., Cheng Z.M., Zhou G.H., (1995). The use of cell culture for sub-chromosomal introgressions of BYD virus resistance from *Thinopyrum intermedium* to wheat. *Genome* 38, 395-405.

Barloy D., Étienne C., Lemoine J., Saint-Ouen Y., Jahier J., Banks P.M., Trottet M. (2003). Comparison of TAF46 and Zhong 5 resistances to barley yellow dwarf virus from *Thinopyrum intermedium* in wheat. *Euphytica* 129, 361-369.

Jahier J., Chain F., Barloy D., Tanguy A.M., Lemoine J., Riault G., Margale E., Trottet M., Jacquot E., (2009). Effect of combining

two genes for partial resistance to Barley yellow dwarf virus-PAV (BYDV-PAV) derived from *Thinopyrum intermedium* in wheat. *Plant Pathology* 58:807-814.

Larkin P.J., Banks P.M., Lagudah E.S., Appels R., Chen X., Xin Z., Ohm H.W., McIntosh R.A., (1995). Disomic *Thinopyrum intermedium* addition lines in wheat with barley yellow dwarf virus resistance and with rust resistances. *Genome* 38, 385-394.

Sears E.R., (1977). An induced mutant with homoeologous pairing in wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 19: 585-593.