

INHERITANCE AND EFFICIENCY OF CROWN RUST RESISTANCE IN THE LINE PC 50-4 (*AVENA STERILIS* L.)

EFEKTIVNOST A DĚDIČNÉ ZALOŽENÍ REZISTENCE DERIVÁTU
AVENA STERILIS L. PC 50-4 KE RZI OVESNÉ (*PUCCINIA CORONATA*
CDA. F. SP. *AVENAE* ERIKSON)

Klenová H., Šebesta J.

Česká zemědělská univerzita v Praze, Kamýcká 129, 166 21, Praha 6 – Suchbátka, Výzkumný ústav
rostlinné výroby Praha, Drnovská 507, 161 06, Praha 6 - Ruzyně

E-mail: klenova@vurv.cz, sebesta@vurv.cz

ABSTRACT

Pc 50-4, resistance gene to oat crown rust, is a member of the set of genes transferred to cultivated *Avena sativa* L. from the wild *Avena sterilis* L. In our study, a high level of the effectiveness of Pc 50-4 to number of pathotypes originated from different European regions and Middle East, collected in the 2000-2004, is demonstrated. The value 0,9296 is comparable with the highest effectiveness of the set of genes which are used as differentials in the Research Institute of Crop Production in Prague as well as with genes successfully used in breeding programmes in North America. Hybridological F2 and F3 analyses, performed in field and glasshouse conditions, show that in the Pc 50-4 line the resistance to a new group of pathotypes of oat crown rust is conditioned by one major gene.

Keywords: oat, major resistance genes, crown rust, pathotype

ABSTRAKT

Major gen rezistence proti rzi ovesné, inkorporovaný do linie Pc 50-4, je jedním ze skupiny genů přenesených do *Avena sativa* L. z planého druhu *Avena sterilis* L. V předložené studii bylo prokázáno, že sledovaný gen je vysoce účinný proti řadě nových patotypů rzi ovesné pocházejících z různých regionů Evropy a Blízkého východu získaných v letech 2000–2004. Efektivnost tohoto genu v současnosti dosahuje hodnoty 0,9296, což je srovnatelná úroveň se skupinou genů rezistence s prokázanou nejvyšší efektivností odolnosti používanými jako diferenciatory ve Výzkumném ústavu rostlinné výroby v Praze a také s geny odolnosti úspěšně využívanými ve šlechtitelských programech Severní Ameriky. Hybridologickými analýzami v generacích F2 a F3 ve skleníkových a polních podmínkách bylo zjištěno, že dědičnost odolnosti linie Pc 50-4 je k této nové skupině patotypů založena monofaktoriálně.

Klíčová slova: oves, major geny rezistence, rez ovesná, patotyp

ÚVOD

Rez ovesná (*Puccinia coronata* Cda. f. sp. *avenae* Erikson) patří k nejzávažnějším chorobám napadajícím každoročně porosty ovsa (*Avena sativa* L.) v celosvětovém měřítku (Simons, 1985; Harder & Haber, 1992). Onemocnění ve svém důsledku způsobuje významné snížení množství i kvality sklizeného zrna (Šebesta, 1971; Šebesta et al., 1972; Šebesta & Sýkora, 1974) a také zvyšuje poléhání porostu (Ohm & Shaner, 1992).

Genetická ochrana, založená na využití rezistence (Šebesta, 1991), je nejefektivnějším a zároveň nejekonomičtější způsobem ochrany proti tomuto onemocnění (Harder & Haber, 1992). Při šlechtění na odolnost jsou využívány poznatky o genech virulence v rasových populacích parazita a o účinnosti genů rezistence včetně jejich vzájemných vztahů. Do konce 60. let 20. století byl ke studiu problematiky rzi ovesné celosvětově využíván standardní soubor deseti diferenciatorů, který sestavil Simons & Murphy (1955). Řada členů tohoto souboru byla využívána také jako donory rezistence při šlechtění na odolnost (Frey et al., 1977) Nicméně již na konci 50. let žádný z tehdy známých zdrojů rezistence v pěstovaných odrůdách ovsa neposkytoval adekvátní ochranu proti rzi ovesné (Martens & Dyck, 1989). Jak bylo ukázáno (Chong & Kolmer, 1993; Zhu & Kaeppler, 2003), tento patogen totiž vyniká schopností rychle vyvíjet nové patotypy, které mohou překonat stávající odolné genotypy.

Hledáním nových perspektivních genů odolnosti se ukázalo, že jedním z bohatých zdrojů jsou divoké populace ovsa jalového (*Avena sterilis* L.) pocházející ze Severní Afriky, Středomoří a Středního východu. Nepřetržitým studiem řady vzorků populací tohoto druhu došlo k významnému nárůstu identifikovaných genů rezistence a výzkum v této oblasti nadále pokračuje. V současné době je k dispozici celkově již více než 90 genů odolnosti proti rzi ovesné (http://www.cdl.umn.edu/res_gene/res_gene.html). Množství genů pocházející z *A. sterilis* významně přispělo k úspěšnému šlechtění odolných odrůd také v Severní Americe (Chong, 2000; Martens & Dyck 1989; Mc-Mullen & Peterson, 1992).

Jedním z identifikovaných genů rezistence je Pc 50 (Rajhathy et al., 1966). Isolinie Pc 50 (Pendek x CW 486-1) patří do skupiny linií odr. Pendek, do nichž byl přenesen gen z *A. sterilis* zpětným křížením (Fleischmann & Baker, 1971). Šebesta & Harder (1983) zjistili, že po umělé infekci této linie různými patotypy rzi ovesné se vyskytuje segregace odolných a náchylných rostlin. Šebesta (1983) provedl reselektce a získal deriváty Pc 50-2 a Pc 50-4, u nichž prokázal, že každý z derivátů nese odlišný major gen rezistence. Reselektované linie Pc 50-2 a Pc 50-4 v reakcích na různé patotypy patogena, získané z Evropské školky chorob (Šebesta & Zwatz, 1980), byly již homozygoty.

Cílem této studie bylo stanovit současnou efektivnost tohoto genu pomocí spektra patotypů rzi ovesné získaného v letech 2000-2004, její hodnotu porovnat s efektivností diferenciatorů používaných ve VÚRV Praze Ruzyni. V neposlední řadě bylo cílem potvrdit dědičné založení rezistence linie derivátu Pc 50-4 v F2 a F3 generaci. Předpokládáme, že výsledky práce poslouží jako výchozí podklady pro molekulárně-biologické analýzy tohoto genu.

MATERIÁL A METODIKA

Puccinia coronata f. sp. *avenae*

Ke stanovení efektivnosti genu Pc 50-4 byly použity izoláty rzi ovesné získané v letech 2000-2004. Patotypy rzi ovesné byly získány z přirozených výskytů choroby v polních podmínkách z různých regionů Evropy (Bělorusko, Česká republika, Estonsko, Maďarsko, Rakousko, Srbsko a Černá Hora, Švédsko) a Izraele. Jejich izoláty jsou udržovány ve sbírce Výzkumného ústavu rostlinné výroby v Praze.

Stanovení efektivnosti genu Pc 50-4

Základem se staly analýzy v juvenilní fázi rostlin ve skleníkových podmínkách. Jednotlivé patotypy rzi ovesné byly infikovány na plně vyvinuté, ovlhčené první listy rostlin linie Pc 50-4. Infekce byly provedeny rozprášením urediospór s talkem skleněnými cyklónovými separátory. Po infekci byly rostliny vzájemně prostorově izolovány pomocí skleněných inkubačních válců. Po celou dobu trvání testu byl nastaven 16ti hodinový světelný režim a teplota kolem 18 °C. (Šebesta, 1972). Pomocí stupnice pro hodnocení specifické rezistence obilnin ke rzím (Šebesta, 1991) bylo po 14 dnech od počátku infekce, na počátku otevřené sporulace, provedeno vyhodnocení testu. Rostliny s reakcí hodnocenou 0, 0; 1 a 2 byly považovány za rezistentní, rostliny vykazující reakci 3 a 4 byly hodnoceny jako náchylné.

Analýza dědičnosti genu Pc 50-4

Linie nesoucí gen odolnosti Pc 50-4 byla ve ŠS Krukanice nakřížena s odrůdou Atego. Odr. Atego byla do křížení zvolena pro svou vysokou náchylnost ke všem testovaným patotypům rzi ovesné. K analýze dědičnosti byly použity generace F2 a F3, testování proběhlo ve skleníkových a polních podmínkách.

Způsob infekce, teplotní i světelné podmínky ve skleníku byly pro tuto část studie shodné s výše popsáním postupem při prověřování efektivnosti tohoto genu.

V polních pokusech byly infekce prováděny vpichem vodní suspenze urediospór do rostliny nad vegetační vrchol na počátku sloupkování. Infikovány byly univerzálně náchylné odrůdy vysévané mezi testovaným materiálem pro dosažení jeho přirozeného napadení.

Při hodnocení testů byla pozorována segregace hybridů na rostliny rezistentní a rostliny náchylné. Na základě segregace bylo vypočítáno dědičné založení genu Pc 50-4, pomocí hodnoty χ^2 dle vzorce:

$$\chi^2_{(N)} = S \left(\frac{d^2}{m} \right),$$

kde „d2“ je diference každé jednotlivé třídy proti teoreticky očekávané hodnotě oné třídy „m“. Z tabulky pro χ^2 (Hrubý, 1961) byla dle vypočítané hodnoty odečtena příslušná pravděpodobnost.

VÝSLEDKY A DISKUZE

Stanovení efektivnosti genu Pc 50-4

Byla prověřována efektivnost genu Pc 50-4 použitím patotypů rzi ovesné pocházejících z různých regionů Evropy a Blízkého východu, získaných v letech 2000–2004. Celkem bylo použito 71 izolátů patotypů. Reakce genu, resp. reakční typ a uvedení konkrétní země původu patotyp jsou uvedeny v Tabulkách 1a, 1b a 1c. Reakce Pc 50-4 na 66 patotypů byla hodnocena jako rezistentní, přičemž byl pozorován pouze typ napadení 0, (tj. listy bez příznaků napadení, listy zůstaly zelené, bez pustulí a chloróz). U 5 patotypů byla zaznamenána reakce náchylná, s typem napadení 4 (tj. tvorba velkých pustulí, bez chloróz, se zjevnou tendencí se rozrůstat, bohatá sporulace). Těchto 5 patotypů pocházelo z různých geografických oblastí (Česká republika, Estonsko, Izrael, Rakousko, Srbsko a Černá Hora). Šebesta (1983) ve svých analýzách nezaznamenal žádný patotyp původem z Rakouska, Jugoslávie ani Československa, který by vykazoval virulenci k Pc 50-4. Toto pozorování je v souladu s tvrzením, že rez ovesná vyniká vysokou genetickou variabilitou virulence a že nové patotypy mohou překonat stávající geny odolnosti (Chong & Kolmer, 1993; Zhu & Kaeppler, 2003). Navzdory pozorovanému mírnému nárůstu výskytu virulentních patotypů je účinnost genu Pc 50-4 stále velmi vysoká. Efektivnost odolnosti (počítaná jako podíl avirulentních patotypů z počtu celkem testovaných) dosahuje 0,9296.

Tabulka 1a Efektivnost genu Pc 50-4 k patotypům rzi ovesné původem z České republiky

izolát rzi ovesné	reakce	reakční typ
1-02	R	0,
2-02	R	0,
3-02	R	0,
4-02	R	0,
5-02	R	0,
7-02	S	4
8-02	R	0,
4-04	R	0,
5-04	R	0,
6-04	R	0,
7-04	R	0,
8-04	R	0,
9-04	R	0,
10-04	R	0,
11-04	R	0,
30-04	R	0,

CZ = Česká republika

R = rezistentní reakce (reakční typ 0, 0; 1, 2); S = náchylná reakce (reakční typ 3, 4)

Tabulka 1b Efektivnost genu Pc 50-4 k patotypům rzi ovesné původem z východní Evropy a Blízkého východu

izolát rzi ovesné	původ	reakce	reakční typ
29-00	Bel	R	0,
39-00	Bel	R	0,
41-00	Bel	R	0,
74-99/1	Est	R	0,
44-00	Est	R	0,
32-04	Est	S	4
33-04	Est	R	0,
34-04	Est	R	0,
35-04	Est	R	0,
36-04	Est	R	0,
37-04	Est	R	0,
45-00	Izr	R	0,
46-00	Izr	R	0,
47-00	Izr	R	0,
25-04/1	Izr	R	0,
25-04/2	Izr	R	0,
27-04/1	Izr	R	0,
28-04	Izr	R	0,
29-04	Izr	S	4

Bel = Bělorusko; Est = Estonsko; Izr = Izrael

R = rezistentní reakce (reakční typ 0, 0; 1, 2); S = náchylná reakce (reakční typ 3, 4)

Tabulka 1c Efektivnost genu Pc 50-4 k patotypům rzi ovesné původem ze západní, jižní a severní Evropy

izolát rzi ovesné	původ	reakce	reakční typ
3-00	A	R	0,
5-00	A	R	0,
5-00/3-2	A	R	0,
5-00/3-4	A	R	0,
10-00	A	R	0,
11-00	A	R	0,
15-00	A	R	0,
16-00	A	S	4
21-00	H	R	0,
1-04	H	R	0,
20-00	Y	R	0,
28-00	Y	R	0,
4-01	Y	R	0,
12-04	Y	R	0,
13-04	Y	R	0,
14-04	Y	R	0,
16-04	Y	R	0,
15-04	Y	S	4
16-04	Y	R	0,
17-04	Y	R	0,
18-04	Y	R	0,
19-04	Y	R	0,
19-04/2	Y	R	0,
20-04	Y	R	0,
21-04	Y	R	0,
22-04	Y	R	0,
23-04	Y	R	0,
24-04	Y	R	0,
59-99	Sv	R	0,
74-99	Sv	R	0,
101-99	Sv	R	0,
102-99	Sv	R	0,
102-99/1	Sv	R	0,
23-00	Sv	R	0,
35-00	Sv	R	0,

A = Rakousko; H = Maďarsko; Y = Srbsko a Černá Hora; Sv = Švédsko

R = rezistentní reakce (reakční typ 0, 0; 1, 2); S = náchylná reakce (reakční typ 3, 4)

Porovnání efektivnosti odolnosti genu Pc 50-4 s dalšími geny rezistence

Efektivnost Pc 50-4 byla porovnávána s efektivností diferenciatorů nesoucích geny Pc, které jsou v současné době využívány ve VÚRV při určování rozsahu a kombinací virulence patotypů rzi ovesné. Pro srovnání bylo použito celkem 28 diferenciatorů, jejich označení, genealogie a vypočtená efektivnost je uvedena v Tabulce 2.

Dle dosažené hodnoty efektivnosti odolnosti bylo možno z testovaných genů (diferenciátorů) vytvořit 4 pracovní skupiny. První skupina s *nízkou efektivností*, do níž byly zařazeny Pc 40, Pc 45 a odr. Azur, dosahovala hodnot 0 – 0,399. Druhá skupina se *střední efektivností*, do níž spadaly geny Pc 38, Pc 46, Pc 51, Pc 54, Pc 56, Pc 64, Pc 67, VIR 343-1 a VIR 343-2, vykazovala efektivnost 0,400 – 0,799. Třetí skupina s *vysokou efektivností* o hodnotě 0,800 - 0,899 je tvořena diferenciátory Pc 60, Pc 61, Pc 96 a odr. Vok. Poslední skupina, jejíž efektivnost byla definována jako *velmi vysoká*, dosahovala hodnot 0,900 – 1,0. Do této skupiny byly zařazeny Pc 39, Pc 48, Pc 50-2, Pc 50-4, Pc 52, Pc 54-1, Pc 55, Pc 58, Pc 59, Pc 62, Pc 68, Pc 94.

Z uvedených výsledků vyplývá, že námi studovaný gen Pc 50-4 s dosaženou hodnotou 0,9296 je srovnatelný s geny s nejvyšší pozorovanou efektivností odolnosti proti patotypům rzi ovesné pocházejících z regionů Evropy a Blízkého východu a je stále opodstatněně využitelný ve šlechtění ovsa na odolnost ke zmíněnému patogenu.

Problematikou rezistence kulturních ovsa ke rzi ovesné se s úspěchem zabývají také šlechtitelské programy v Kanadě a USA. Do skupiny genů využívaných v této geografické oblasti patří díky svým charakteristikám mj. Pc 48, Pc 68 a nověji také Pc 94 a Pc 96 (Chong & Zegeye, 2004; Chong, 2000; Mc Mullen & Patterson, 1992; Martens & Dyck, 1989). Tyto 4 geny byly zařazeny i do našich analýz; Pc 48 a Pc 68 jsou ve VÚRV sledovány dlouhodobě, geny Pc 94 a Pc 96 od r. 2003. Z výsledků je patrné, že tyto geny jsou velmi efektivní také proti evropským populacím rzi ovesné. Pc 96 je námi hodnocen jako vysoce efektivní s hodnotou efektivnosti odolnosti 0,857, Chong & Brown (1996) zaznamenali dokonce odolnost tohoto genu proti > 94 % izolátům rzi ovesné z oblastí Severní Ameriky. Výsledky našich analýz u Pc 48, Pc 68 a Pc 94 řadí tyto geny do stejné skupiny jako námi studovaný Pc 50-4, tj. do skupiny s velmi vysokou efektivností. Jejich hodnoty efektivnosti dosahovaly 0,9859 - 1,00. I když je efektivita genů Pc 94 a Pc 96 monitorována zatím necelé 3 roky, dosavadní výborné výsledky naznačují možnost zařazení také těchto genů do českých šlechtitelských programů.

Tabulka 2 Seznam diferenciátorů používaných ve VÚRV – seřazené dle dosažené hladiny efektivity

označení genu/odr.	původ	linie	efektivnost genu	
Pc 40	<i>A. sterilis</i> F-83	Pendek x Pc40	0,2571	nízká
Pc 45	<i>A. sterilis</i> F-169	Pendek x Pc45	0,3000	
Odr. Azur	[(Hin. x Veles) x Fl.] x S 325/81 *		0,3732	
VIR 343-2	<i>A. sterilis</i>	Reselekce VÚRV Praha	0,4718	střední
Pc 54	<i>A. sterilis</i> CAV 1832	Pendek x Pc54	0,5286	
VIR 343-1	<i>A. sterilis</i>	Reselekce VÚRV Praha	0,6338	
Pc 51	<i>A. sterilis</i> Wahl No. 8	Iowa isolines X270 & X434	0,6571	
Pc 64	<i>A. sterilis</i> CAV 4248	Makuru//Sun II Pc64	0,7125	
Pc 67	<i>A. sterilis</i> CAV 4656	Makuru//Sun II Pc67	0,7254	
Pc 38	<i>A. sterilis</i> CW491-4	Pendek x Pc38	0,7436	
Pc 56	<i>A. sterilis</i> CAV 1964	Pendek x Pc56	0,7887	
Odr. Vok	[(Fl. x Ar.) x (Fl. x KR-81-1122)] x {(Fl. x Ardo) x [Fl. x (KR-81-1010 x Dr.)]} **		0,8028	vysoká
Pc 96	<i>A. sativa</i>		0,8571	
Pc 61	<i>A. sterilis</i> PI 287211	Coker 234	0,8732	
Pc 60	<i>A. sterilis</i> PI 287211	Coker 227	0,8803	
Pc 50 - 4	<i>A. sterilis</i> CW-488	Pendek x Pc50	0,9296	velmi vysoká
Pc 55	<i>A. sterilis</i> CAV 4963	Pendek x Pc55	0,9296	
Pc 58	<i>A. sterilis</i> PI 295919	TAM-O-301	0,9296	
Pc 50 - 2	<i>A. sterilis</i> CW-487	Pendek x Pc50	0,9437	
Pc 62	<i>A. sterilis</i> CAV 4274	Fraser Pc62	0,9718	
Pc 39	<i>A. sterilis</i> F-366	Pendek x Pc39	0,9789	
Pen ² CAV	<i>A. sterilis</i>	Pen ² x CAV 1376	0,9789	
Pc 48	<i>A. sterilis</i> F-158	Pendek x Pc48	0,9859	
Pc 54 - 1	<i>A. sterilis</i> CAV 1833	Pendek x Pc54	0,9859	
Pc 59	<i>A. sterilis</i> PI 296244	TAM-O-312	0,9859	
Pc 68	<i>A. sterilis</i> CAV 4904	Makuru//Sun II Pc68	0,9859	
Pc 52	<i>A. sterilis</i> Wahl No. 2	Iowa isoline X421	1,0000	
Pc 94	<i>A. strigosa</i> (RL1697)		1,0000	

* [(Hinoat x Veles) x Flämingsnova] x S 325/81

** [(Flämingsone x Ardo) x (Flämingsone x KR-81-1122)] x {(Flämingsone x Ardo) x [Flämingsone x (KR-81-1010 x Dragon)]}

Analýza dědičnosti genu Pc 50-4

Dalším cílem této studie bylo potvrdit dědičné založení rezistence linie Pc 50-4. Ve dvou testech ve skleníkových podmínkách bylo testováno 257 F2 rostlin, resp. 357 F2 rostlin (Pc 50-4 x Atego). Třetí test byl proveden v polních podmínkách s 58 F2 rostlinami, u nichž byla hodnocena odolnost v dospělosti. Rostliny byly inokulovány patotypy rzi ovesné 15-04 a 30-04 avirulentními k Pc 50-4. Počty odolných a náchylných rostlin s příslušným výpočtem pravděpodobnosti jsou uvedeny v Tabulce 3. Výsledky ukazují, že hybridy F2 segregují v poměru 3 : 1 (rezistentní : náchylné), který odpovídá monofaktoriálnímu založení genu Pc 50-4.

Monofaktoriální založení bylo potvrzeno také provedením hybridologických analýz v generaci F3. Celkově bylo vyseto 52 rodin, po jejich infekci avirulentními patotypy 11-05, resp. 30-04 došlo ke štěpení v poměru 1 : 2 : 1 (rodiny rezistentní : segregující : náchylné) v počtu 13 : 28 : 11. Vypočítaná pravděpodobnost dosáhla hodnoty $P = 0,8-0,7$.

Tyto výsledky jsou v souladu s dřívějšími analýzami dědičnosti odolnosti při reSelekci genu Pc 50 (Šebesta, 1983).

Tabulka 3 Segregace rostlin F2 (křížení Pc 50-4 x Atego) v reakci na napadení patotypy rzi ovesné avirulentní k Pc 50-4

test	generace	křížení	patotyp rzi	počet rostlin			štěpný poměr	P
				R	S	Σ		
skleník 05 - 1	F2	Pc 50-4 x Atego	30-04	201	67	268	3:1	1,00
skleník 05 - 2	F2	Pc 50-4 x Atego	15-04	260	97	357	3:1	0,5 - 0,3
pole 05	F2	Pc 50-4 x Atego	30-04	46	12	58	3:1	0,5 - 0,3

R = rezistentní reakce; S = náchylná reakce, Σ = rostlin celkem; P = pravděpodobnost dle vypočtené hodnoty χ^2

ZÁVĚR

Bylo zjištěno, že efektivnost genu Pc 50-4 v současnosti dosahuje 0,9296 a je hodnocena jako velmi vysoká. Tato úroveň je zároveň srovnatelná se skupinou genů rezistence s prokázanou nejvyšší efektivností odolnosti, které jsou používány jako diferenciátory ve Výzkumném ústavu rostlinné výroby v Praze, tj. Pc 39, Pc 48, Pc 50-2, Pc 52, Pc 54-1, Pc 55, Pc 58, Pc 59, Pc 62 a Pc 68 a také s geny odolnosti úspěšně využívanými ve šlechtitelských programech Severní Ameriky, Pc 94 a Pc 96. Gen Pc 50-4 je proto stále opodstatněně využitelný ve šlechtění ovsa na odolnost ke zmíněnému patogenu.

Hybridologickými analýzami v generacích F2 a F3 ve skleníkových a polních podmínkách bylo potvrzeno, že dědičnost odolnosti linie Pc 50-4 je k této nové skupině patotypů založena monofaktoriálně.

Poděkování:

Studie byla zpracována s finanční podporou Výzkumného záměru **MZE ČR 0002700603**.

Autoři by rádi poděkovali Lence Urbánkové za výbornou technickou asistenci.

LITERATURA

Chong J. (2000): Incidence and virulence of *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in Canada from 1996 to 1998. Can. J. Plant Pathol., (22): 99-109.

Chong J., Kolmer J.A. (1993): Virulence dynamics and phenotypic diversity of *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in Canada from 1974 to 1990. Can. J. Bot., (71): 248-255.

Chong J., Brown P.D. (1996): Genetics of resistance to *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in two *Avena sativa* accessions. Can. J. Plant Pathol., (18): 286-292.

Chong J., Zegeye T. (2004): Physiologic specialization of *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, the cause of oat crown rust, in Canada from 1999 to 2001. Can. J. Plant Pathol., (26): 97-108.

Fleischmann G., Baker F.J. (1971): Oat crown rust differentiation: replacement of the standard differential varieties with a new set of single resistance gene lines derived from *A. sterilis*. Can. J. Bot., (49): 1433-1437.

Frey K.J., Browning J.A., Simons M.D. (1977): Management systems for host genes to control disease loss. Ann. N.Y. Acad. Sci., (287): 255-274.

Harder D.E., Haber S. (1992): Oat diseases and pathological techniques. In Oat science and technology. Agron. Monogr. 33. Edited by Marshall H.G. and Sorrells M.E. American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisc., and Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisc.: 307-425.

Hrubý K. (1961): Genetika. Nakladatelství Československé Akademie Věd. První vydání. Praha: 589-590.

Martens J.W., Dyck P.L. (1989): Genetics of resistance to rust in cereals from a Canadian perspective. Can. J. Plant Path., (11): 78-85.

McMullen M.S., Patterson F.L. (1992): Oat cultivar development in the USA and Canada. In: Oat Science and Technology. Edited by Marshall H.G. and Sorrells M.E. American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisc., and Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisc.: 573-612.

Ohm H.W., Shaner G. (1992): Breeding oat for resistance to diseases. In: Oat science and technology. Agron. Monogr. 33. Edited by Marshall H.G. and Sorrells M.E. American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisc., and Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisc.: 657-698.

Rajhathy T., Zillinsky F.J., Hayes J.D. (1966): A collection of wild oat species in the Mediterranean Region. Report of the Canada-Welsh Expedition, Can. Dept. Agric. Ottawa Res. Sta.

Simons M.D., Murphy H.C. (1955): Certain combinations of oat varieties as crown rust differentials. Techn. Bull., (1112): 1-22.

Simons M.D. (1985): Crown rust.. In The cereal rusts: diseases, distribution, epidemiology, and control. Edited by Roelfs A.P. and Bushnell W.R. Academic Press, Orlando, FL., (2): 131-172.

Šebesta J. (1971): Effect of stem rust and crown rust on the yield of oats (English summary). Ochrana rostlin, (7): 253-260.

Šebesta J. (1972): Infektionsmethoden zur Selektion auf Rostresistenz des Getreides im Gewächshaus und im Freiland. Bericht Arbeitstagung 1972 Arbeitsgemeinschaft der Aatzuchtleiter, Gumpenstein (Austria), November 1972, 185-197.

Šebesta J., Mouchová H., Sýkora J. (1972): Effect of rusts on protein and bound amino acids content in oat kernels (English summary). *Ochrana rostlin*, (8): 5-10.

Šebesta J., Sýkora J. (1974): The harmfulness of rusts to oats as a racial and varietal peculiarity (English summary). *Ochrana rostlin*, (10): 265-269.

Šebesta J., Zwatz B. (1980): Virulenz der mitteleuropäischen Rassenpopulationen des Schwarzrostes des Hafers (*P. graminis* Pers. f. sp. *avenae* Erikss. et Henn) unter besonderer Berücksichtigung der Wirksamkeit der Resistenzgene. *Pflanzenschutzberichte XLVI*, (1/5): 1-41.

Šebesta J. (1983): Race-specific expression of oat crown rust resistance conditioned by major and minor genes. *Euphytica*, (32): 857-861.

Šebesta J., Harder D.E. (1983): Occurrence and distribution of virulence in *Puccinia coronata* var. *avenae* in Europe, 1977 - 1980. *Plant Disease*, (67): 56-59.

Šebesta J. (1991): Hodnocení chorob polních plodin z hlediska šlechtění na odolnost. Studie VTR, ÚVTIZ, *Rostlinná výroba*, (10): 63.

Zhu S., Kaeppler F. (2003): Identification of quantitative trait loci for resistance to crown rust in oat line MAM17-5. *Crop science*, (43): 358-366.

Catalog of Rust Resistance Genes in Small Grains. [cit. 6.10. 2005], available from Internet: http://www.cdl.umn.edu/res_gene/res_gene.html