

JERZY H. CZEMBOR
ALEKSANDRA PIETRUSIŃSKA
URSZULA PIECHOTA

Pracownia Gromadzenia i Oceny Roślin, Krajowe Centrum Roślinnych Zasobów Genowych
Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — Państwowy Instytut Badawczy w Radzikowie

Hordeum bulbosum — jako źródło efektywnej odporności na rdzę karłową jęczmienia

Hordeum bulbosum — as a source of effective resistance to barley leaf rust

Rdza karłowa jęczmienia powodowana przez grzyb *Puccinia hordei* jest chorobą o dużym znaczeniu gospodarczym i ekonomicznym. Jęczmień bulwiasty (*Hordeum bulbosum* L.) stanowi pulę genetyczną jęczmienia II rzędu. Analizowano podatność/odporność 26 linii rekombinacyjnych otrzymanych w wyniku krzyżowania jęczmienia zwyczajnego (*Hordeum vulgare* L.) i *H. bulbosum* na 8 izolatów *P. hordei*. Otrzymane wyniki pozwoliły na wyodrębnienie 22 linii z genami odporności, w tym 7 linii wysoce odpornych o typie reakcji 0 na wszystkie izolaty. Spośród badanych linii 9 miało więcej niż jeden gen odporności. Dla 2 linii była postulowana obecność przynajmniej jednego genu warunkującego reakcję typu 2, która może świadczyć o odporności częściowej tych obiektów. Podatność odmian rodzicielskich *H. vulgare* potwierdza pochodzenie odporności badanych linii od *H. bulbosum*. Bazując na otrzymanych wynikach można stwierdzić, że są to nieznanne geny odporności. Odporne linie rekombinacyjne *H. bulbosum* × *H. vulgare* są dobrym materiałem wyjściowym dla programów hodowlanych mających na celu uzyskanie nowych wysoce odpornych na choroby odmian jęczmienia uprawnego.

Słowa kluczowe: gen odporności, *Hordeum bulbosum*, linia rekombinacyjna, *Puccinia hordei*, rdza karłowa

Leaf rust caused by fungus *Puccinia hordei* has a great economic importance. Bulbous barley grass (*Hordeum bulbosum* L.), is the member of the secondary barley gene pool. In the presented study, 26 recombinant lines obtained from crosses of barley cultivars of *H. vulgare* and *H. bulbosum* were tested with 8 differential isolates of leaf rust. Based on screening tests it was concluded that resistance to leaf rust was present in 22 from total 26 recombinant lines. Outstanding resistance to leaf rust was identified in 7 lines. These lines showed resistance reaction 0 for inoculation with all isolates used. However, based on resistance reaction we concluded that 9 lines may have had more than one resistance gene because they expressed different resistance reactions. For 2 lines we postulated presence of one or more resistance genes expressed as resistance reaction 2. In addition, expression of resistance reaction 2 is showing also a possibility for the presence in these lines of some level of partial resistance. Barley cultivars used as parents showed lack of resistance. It confirms that

resistance loci present in tested recombinant lines originated from *H. bulbosum* parents. Based on results it may be concluded that leaf rust resistance identified in recombinant lines may represent new unique type of resistance. Hybrid lines with identified resistance to leaf rust originating from *H. bulbosum* can be used in breeding programmes to provide farmers with cultivars with highly effective resistance to this disease.

Key words: *Hordeum bulbosum*, leaf rust, *Puccinia hordei*, recombinant line, resistance gene

WPROWADZENIE

Jęczmień zwyczajny (*Hordeum vulgare* L.) jest czwartym najistotniejszym gospodarczo zbożem na świecie. Powszechność jego wykorzystania wynika z możliwości uprawy i uzyskiwania plonu w niekorzystnych środowiskach, np. przy niskich opadach czy umiarkowanym zasoleniu gleb, gdzie nie jest możliwa uprawa innych zbóż (Bothmer i in., 1995; Fischbeck, 2003). Jednak na plonowanie jęczmienia znacząco wpływa porażenie rdzą karłową powodowaną przez grzyb *Puccinia hordei*. Choroba ta ma duże znaczenie ekonomiczne (Park, 2003; Woldeab i in., 2006; Dean i in., 2012). Efektem porażenia rdzą jest nie tylko spadek plonowania jęczmienia, ale także obniżenie wartości użytkowej uzyskiwanego ziarna, jak np. cech browarnych. Jednym z ważnych celów hodowców jest poprawa odporności współczesnych odmian jęczmienia (Niks i in., 2000; Czembor i Czembor, 2007a, 2007b; Golegaonkar i in., 2010). Ma to szczególne znaczenie w obliczu ocieplenia klimatu wpływającego na nasilenie objawów choroby i zwiększenie stopnia porażenia (Luck i in., 2011).

Dobrym sposobem ograniczania epidemii w uprawach i strat w plonowaniu jest użycie genotypów z efektywnymi genami odporności na główne patogeny (Brooks i in., 2000; Finckh i in., 2000; Fischbeck, 2003; Newton i in., 2010; Weibull i in., 2003). Hodowcy, genetycy i fitopatolodzy stale poszukują nowych źródeł odporności na rdzę karłową, celem wprowadzenia ich do odmian uprawnych jęczmienia (Czembor i in., 2007; Levine i Cherevick, 1952; Backes i in., 2003; Bonman i in., 2005).

Dostępne zasoby genowe jęczmienia zaklasyfikowane są do trzech pul genetycznych (Bothmer i in., 1995). Jęczmień zwyczajny (*H. vulgare* L.) i jęczmień dziki (*H. vulgare subsp. spontaneum*) stanowią pulę genową I rzędu (Nevo, 1985). *H. spontaneum* jest wykorzystywany w licznych programach hodowlanych jako źródło cech odporności na choroby oraz tolerancji na stresy abiotyczne (Brian i in., 1995; Fischbeck, 2003; Backes i in., 2003; Pickering i Johnston, 2005). Pulę genową II rzędu stanowi jęczmień bulwiasty (*H. bulbosum* L.) (2004b; Bothmer i in., 2003; Pickering i Johnston, 2005; Wendler i in., 2014; Wendler i in., 2015). Ten wieloletni gatunek występuje naturalnie w rejonie Basenu Morza Śródziemnego, Zachodniej Azji i Górach Kaukazu, a także częściowo w Azji Centralnej (Iran, Afganistan, Turkmenistan, Uzbekistan, Kazachstan). Występuje jako forma zarówno di- jak i autotetraploidalna (Bothmer i in., 1995). Pulę genową III rzędu tworzy 29 innych gatunków jęczmienia. Wśród nich zróżnicowane pod względem ploidalności (di-, tetra- i heksaploidy) formy występujące w obu Amerykach, Europie, na Środkowym Wschodzie, w Azji Centralnej i Południowej Afryce (Bothmer i in., 1995). Niektóre

programy hodowlane próbują wykorzystać te gatunki do krzyżowań z *H. vulgare*, lecz sukces limitowany jest silną barierą krzyżowalności (Bothmer i in., 1995, 2003; Pickering i Johnston, 2005). Od lat 70. ubiegłego wieku jęczmień bulwiasty jest używany głównie do uzyskiwania linii podwojonych haploidów (Kasha i Kao, 1970; Pickering i Johnston, 2005). Technika ta była doskonalona przez lata i obecnie jest często wykorzystywana w tworzeniu mieszańców międzygatunkowych (Pickering i Devaux, 1992).

H. bulbosum jest ponadto opisywany jako gatunek o wysokim poziomie odporności na inne patogeny jęczmienia (Pickering i in., 2004b; Pickering i Johnston, 2005). Opisano linie mieszańcowe *H. bulbosum* × *H. vulgare* cechujące się odpornością na rdzę żdźbłową, mączniaka prawdziwego, rynchosporiozę, septoriozę, wirusa mozaiki jęczmienia (BaYMV/BaMMV) oraz rdzę karłową (Czembor, 2007; Pickering i in., 1995, 2000a, 2006 b; Walther i in., 2000; Ruge i in., 2003, 2005; Fetch i in., 2004, Shtaya i in., 2007; Johnston i in., 2013; Johnston i in., 2015). Niewiele doniesień mówi jednakże o badaniach genetycznych i efektywnym wprowadzaniu genów odporności tego gatunku do jęczmienia uprawnego (Zhang i in., 2001; Pickering i Johnston, 2005). Głównym powodem niskiego wykorzystania zasobów genowych *H. bulbosum* są pre- i postzygoteczne bariery ograniczające krzyżowanie. Wśród nich można wymienić niezgodność łagiewki pyłkowej i znamienia słupka, degenerację endospermu, eliminację chromosomów (Thörn, 1992a, 1992b; Zhang i in., 1999, 2002; Pickering i in., 2005). Niektóre z tych barier mogą być efektywnie przezwyciężane przez odpowiedni i staranny dobór genotypów rodzicielskich oraz warunków krzyżowania (Pickering i in., 2004a, 2006a, Pickering, 1994; Pickering i in., 2000b). Pickering i współpracownicy opisali mieszańce *H. vulgare* × *H. bulbosum*, wśród których kilka linii rekombinacyjnych cechowała zwiększona odporność na główne patogeny jęczmienia (Pickering i in., 1995, 2000a; Pickering, 2000).

Celem niniejszych badań było określenie odporności na rdzę karłową jęczmienia linii rekombinacyjnych otrzymanych w wyniku krzyżowania *H. bulbosum* × *H. vulgare* (Pickering i in., 1994, 1995, 2000a, 2000b) na rdzę karłową jęczmienia.

MATERIAŁ I METODY

Materiał roślinny

Badano 26 rekombinacyjnych linii otrzymanych w wyniku krzyżowania prostego i krzyżowań wstecznych jęczmienia uprawnego z liniami jęczmienia bulwiastego (tab. 1). Linie rekombinacyjne zostały otrzymane w New Zealand Institute for Crop and Food Research w Nowej Zelandii (Pickering i in., 1998, 2000a). Testy odporności wykonano również dla dwu odmian rodzicielskich *H. vulgare* — Emir i Golden Promise.

Tabela 1

Linie rekombinacyjne, pochodzenie i lokalizacja introgresji z *H. bulbosum*
Recombinant lines, their pedigrees and chromosome location of *H. bulbosum* introgression

Lp. No	Linia Line	<i>H. vulgare</i> forma rodzicielska <i>H. vulgare</i> parent	<i>H. bulbosum</i> forma rodzicielska <i>H. bulbosum</i> parent	Lokalizacja introgresji <i>H. bulbosum</i> Location of <i>H. bulbosum</i> introgression
1	36L53/1/3-7/2/1	Emir	99SC3P20R1	4HL*
2	177L6/2/9	Emir	00SC4P15R4	
3	177L20/6/2-8/1/1-14	Emir	00SC7P11R5-6	2HS
4	181P94/1/3/1/1/1-2	Emir	00SC7P15R5-6	2HS
5	200A3	Emir	99SC8P3R5	
6	200A16/5/3	Emir	00SC7P18R4	
7	216L1	Emir	00SC2P8R4-5	4HL
8	216U3	Emir	99SC6P17R1	7HL
9	219W4	Emir	00SC4P19R4	7HL
10	36L36/4/1/7-17	Emir	98SC6P3R4	2HS
11	36L50/3/5/1	Emir	99SC3P19R1	5HL
12	38P18/8/1/10	Emir	00SC2P11R2-3	2HL
13	38U4/1/3/8/1	Golden Promise	99SC4P7R1	5HL + 6HS
14	38U20/3/4/5/1	Golden Promise	99SC4P15R3	2HL
15	65F17/4/2	Emir	00SC4P1R5	
16	102C2/14/3/1	Emir	00SC2P7R2-3	2HL
17	102C2/16/2	Emir	99SC5P14R4	(1HL?) + 2HL
18	102C2/70/1/3	Emir	00SC4P12R3	
19	102C2/97/1	Emir	00SC4P14R3	
20	119Y4/4/5/10	Emir	99SC2P5R3	6HS + 7HS + 7HL
21	169P15/8	Emir	99SC6P12R6	4HL
22	181P138/2	Emir	00SC5P2R3	
23	181P156/3	Emir	00SC5P3R2	
24	182Q20/1	Golden Promise	00SC3P12R2-3	
25	120G5a/17	Emir	Cb 2920/4 × Cb 2929/1	6HS (+7HS?)
26	172N1	Emir	Cb 2920/4 × Cb 2929/1	6HS (+7HS?)

* oznaczenie chromosomu jęczmienia, L — ramię długie, S — ramię krótkie

* barley chromosome indication, L — long arm, S — short arm

Tabela 2

Typ reakcji linii testowych jęczmienia na zastosowane izolaty *P. hordei*
Differential *P. hordei* isolates and their infection types on differential set

Nazwa linii Accession name	Numer akcesyjny Accession number	Gen Gene	Izolaty Isolates							
			9	5	4	6	31	21	17	25
Sudan	CIho 6489	<i>Rph1</i>	4	4	4	4	4	4	4	4
Peruwian	CI 935	<i>Rph2</i>	4	4	4	4	4	4	2	4
Estate	CI 3410	<i>Rph3</i>	0	4	0	4	4	0	4	4
Gold	CI 1145	<i>Rph4</i>	4	4	0	4	4	4	4	4
Magnif	CI 13860	<i>Rph2+Rph5</i>	4	1	4	0	0	0	1	4
Bolivia	CI 1257	<i>Rph2+Rph6</i>	4	4	4	4	0	4	4	4
Cebada Capa	CI 6193	<i>Rph7</i>	0;	0;	0;	0;	0;	0;	0;	0;
Egypt 4	CI 6481	<i>Rph8</i>	4	4	0	4	4	4	4	4
HOR 2596	CI 1243	<i>Rph9</i>	4	4	4	4	4	1	4	4
Cliper C8	None	<i>Rph10</i>	4	4	4	4	4	4	4	4
Cliper C67	None	<i>Rph11</i>	4	4	4	4	4	4	4	4
Triumph	PI 290195	<i>Rph12</i>	4	4	4	4	4	0;	4	4

Zastosowane izolaty patogena

W doświadczeniu użyto 8 różnych jednozarodnikowych izolatów *Puccinia hordei* (tab. 2). Izolaty, pochodzące z kolekcji IHAR Radzików, zostały wybrane ze względu na różne spektrum porażania 12 linii/odmian testowych jęczmienia ze znanymi genami odporności. Żaden z zastosowanych izolatów nie umożliwił rozróżnienia genów *Rph4* i *Rph8* oraz *Rph1*, *Rph10* i *Rph11*.

Testy porażenia

Rośliny w liczbie 5 do 10 pojedynków z każdej testowanej linii były inokulowane niezależnie 8 izolatami *P. hordei* w warunkach kontrolowanych. Odmiana L94 *H. vulgare* stanowiła wzorzec podatności.

Inokulacja

Rośliny rosły w warunkach 16-godzinnego fotoperiodu, w temperaturze 20–22°C. Siewki 7-dniowe (pierwszy liść w pełni rozwinięty) inokulowano przez rozpylanie używając 3 mg urediniospor *P. hordei* zawieszonych w 10 ml dejonizowanej wody z dodatkiem Tween®20 na 100 siewek. Następnie rośliny inkubowano przez 24 godz. w ciemności, temperaturze 12–15°C i pełnej wilgotności powietrza uzyskanej przez zastosowanie nawilzacza ultradźwiękowego. Po tym czasie siewki przenoszono do warunków uprawy w 16-godzinnym fotoperiodzie i temperaturze 20–24°C.

Ocena reakcji na zakażenie

Reakcję na zakażenie *P. hordei* oceniano 12–14 dnia po inokulacji na pierwszym liściu wg czterostopniowej skali Levine i Cherewick (1952) (tab. 3). Typy infekcji 0, 0;, 1 i 2 były oceniane jako reakcja niekompatybilna — rośliny odporne, natomiast 3 i 4 jako reakcja kompatybilna — rośliny podatne.

Tabela 3

Opis typów reakcji roślin na infekcję rdzą i zastosowanych kodów, za Levine i Cherewick 1952
Description of infection types and codes used (adapted from Levine and Cherewick 1952)

Typ infekcji Infection type	Typ reakcji rośliny gospodarza Host response	Symptomy Symptoms
0	Immunia Immune	Brak symptomów porażenia No visible uredia
0;	Wysoka odporność Very resistant	Reakcja nadwrażliwości Hypersensitive flecks
1	Odporność Resistant	Małe uredia, obecność nekroz Small uredia with necroses
2	Średnia odporność Moderately resistant	Uredinia małe do średnich na zielonych wyspach otoczonych chlorozą lub nekrozą Small to medium sized uredia with green islands and surrounded by necrosis or chlorosis
3	Średnia podatność Moderately susceptible	Średnie uredia, możliwa chloroza Medium sized uredia with or without chlorosis
4	Podatność Susceptible	Duże uredia bez chlorozy Large uredia without chlorosis

Postulowanie genów odporności na rdzę jęczmienia

Postulowanie obecności specyficznych genów odporności dokonano porównując reakcję na poszczególne izolaty *P. hordei* badanych linii z odpowiednimi reakcjami linii/odmian testowych jęczmienia o znanych genach odporności.

WYNIKI

Według uzyskanych wyników (tab. 4) 22 badane linie rekombinacyjne miały gen odporności na *P. hordei*.

Tabela 4

Typ reakcji 26 linii rekombinacyjnych i 2 odmian jęczmienia na infekcję 8 izolatami *Puccinia hordei*
Reaction of 26 recombinant lines and 2 cultivars to infection with 8 isolates of *Puccinia hordei*

Lp. No	Linia/odmiana Line/cultivar	Izolat Isolate								Znane geny odporności Known resistance genes	Postulowane geny odporności Possible resistance genes
		9	5	4	6	31	21	17	25		
1	36L53/1/3-7/2/1	4	4	0	2	1	2	4	4	?	<i>Rph4,? / Rph8, ?</i>
2	177L6/2/9	2	2	0	0	0	0	0	0	?	
3	177L20/6/2-8/1/1-14	4	4	4	4	4	4	4	4	brak — none	<i>Rph1 / Rph10 / Rph11</i>
4	181P94/1/3/1/1-2	2	1	4	2	0;	0;	0;	1	?	
5	200A3	2	2	4	4	2	0;	0;	1	?	
6	200A16/5/3	4	4	4	4	4	4	4	4	brak — none	<i>Rph1 / Rph10 / Rph11</i>
7	216L1	2	2	4	4	4	4	4	4	?	
8	216U3	4	4	4	4	4	4	4	4	brak — none	<i>Rph1 / Rph10 / Rph11</i>
9	219W4	4	2	4	2	2	4	4	2	?	
10	36L36/4/1/7-17	4	4	0	0	0	0	1	1	?	
11	36L50/3/5/1	2	0	0	4	0	1	2	4	?	
12	38P18/8/1/10	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
13	38U4/1/3/8/1	2	3	0	0	0	1	2	2	?	
14	38U20/3/4/5/1	4	0;	4	0	0	0	0	0	?	
15	65F17/4/2	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
16	102C2/14/3/1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
17	102C2/16/2	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
18	102C2/70/1/3	0	Oi*4	Oi4	0	0	2	Oi4	Oi4	?	
19	102C2/97/1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
20	119Y4/4/5/10	0;	0;	0;	0;	1	0;	0;	0;	?	<i>Rph7</i>
21	169P15/8	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
22	181P138/2	0	0	0	0	0	0	0	0	?	
23	181P156/3	0	0	0	0	0	2	4	4	?	
24	182Q20/1	0	0	0	0	0	4	0	4	?	
25	120G5a/17	0;i4	nd**	Oi4	0;	nd	1	4	0;	?	
26	172N1	4	4	4	4	4	4	4	4	brak — none	<i>Rph1 / Rph10 / Rph11</i>
	Emir	4	4	4	4	4	2	4	4	?	<i>Rph9</i>
	Golden Promise	4	4	4	4	4	4	4	4	brak — none	<i>Rph1 / Rph10 / Rph11</i>

*i - segregacja cechy odporności (np. 0 i 4 oznacza, że część roślin wykazywało typ reakcji 0, a pozostałe - 4); segregation of resistance reaction (e.g. 0 and 4 means some plants had 0 resistance reaction and another 4)

**nd — brak danych; no data

Najbardziej odporne linie 38P18/8/1/10, 65F17/4/2, 102C2/14/3/1, 102C2/16/2, 102C2/97/1, 169P15/8 i 181P138/2 (7 linii) wykazywały typ reakcji 0 na każdy z testowanych izolatów *P. hordei*. 10 linii było odpornych na 7 do 4 z izolatów. Linie

36L53/1/3-7/2/1, 181P94/1/3/1/1-2, 200A3, 36L36/4/1/7-17, 36L50/3/5/1, 38U4/1/3/8/1, 102C2/70/1/3, 119Y4/4/5/10 i 120G5a/17 (9 linii) wykazywały różny typ odporności, co może świadczyć o obecności więcej niż jednego genu odporności. W przypadku dwu linii (216L1 i 219W4) postulowana jest obecność przynajmniej jednego genu warunkującego odpowiedź typu 2, co może świadczyć o odporności częściowej. Reakcję heterogeniczną zaobserwowano u dwóch linii: 102C2/70/1/3 i 120G5a/17. Generalnie, najczęstszym typem reakcji roślin na infekcję było 0. Odmiany uprawne jęczmienia Emir i Golden Promise były podatne. Wśród testowanych linii rekombinacyjnych 4 (177L20/6/2-8/1/1-14, 200A16/5/3, 216U3 i 172N1) były podatne na wszystkie izolaty. Na podstawie otrzymanych wyników można stwierdzić, że te linie nie mają genu warunkującego odporność na rdzę.

DYSKUSJA

Dziki gatunki roślin uprawnych były używane jako źródło pożądanej zmienności jęczmienia uprawnego, zwłaszcza w obszarze odporności i tolerancji na stropy biotyczne i abiotyczne (Pickering i in., 1995, 2000a; Walther i in., 2000; Ruge i in., 2003; Thomas, 2003). Odporność jęczmienia na rdzę karłową została przypisana do 19 genów głównych: *Rph1*, *Rph2bj*, *Rph2k*, *Rph2l*, *Rph2m*, *Rph2n*, *Rph2q*, *Rph2r*, *Rph2s*, *Rph2t*, *Rph2u*, *Rph2y*, *Rph3c*, *Rph3w*, *Rph3aa*, *Rph4*, *Rph5*, *Rph6*, *Rph7g*, *Rph7ac*, *Rph8*, *Rph9*, *Rph10*, *Rph11*, *Rph12*, *Rph13*, *Rph14*, *Rph15*, *Rph16*, *Rph17*, *Rph18*, *Rph19* (Franckowiak i in., 1997; Park i Karakousis, 2002; Steffenson, 2002; Park i in., 2003; Weerasena i in., 2004). Większość z nich było zidentyfikowanych w starych, tradycyjnych lub miejscowych odmianach jęczmienia (Czembor i in., 2006). *Rph10*, *Rph11* i *Rph16* zostały wprowadzone z *H. spontaneum*, natomiast *Rph17* i *Rph18* - z *H. bulbosum* (Pickering i in., 1998, 2000a; Franckowiak, 2000).

Uzyskane wyniki potwierdzają dotychczas publikowane dane, iż linie mieszańcowe *H. bulbosum* × *H. vulgare* niosą odporność na główne patogeny jęczmienia, łącznie z rdzą karłową (Czembor i Czembor, 2008; Pickering i in., 1995, 2000a, 2006b; Walther i in., 2000; Ruge i in., 2003; Pickering i in., 2004b; Pickering i Johnston, 2005; Shtaya i in., 2007). Bazując na wykonanych doświadczeniach można wnioskować o obecności genów odporności na rdzę jęczmienia w 22 z 26 badanych linii rekombinacyjnych. Wysoka odporność na rdzę została zidentyfikowana w 7 liniach (38P18/8/1/10, 65F17/4/2, 102C2/14/3/1, 102C2/16/2, 102C2/97/1, 169P15/8 i 181P138/2), o reakcji typu 0 na wszystkie izolaty *P. hordei*. Otrzymane wyniki pozwalają stwierdzić, że 9 linii (36L53/1/3-7/2/1, 181P94/1/3/1/1-2, 200A3, 36L36/4/1/7-17, 36L50/3/5/1, 38U4/1/3/8/1, 102C2/70/1/3, 119Y4/4/5/10 i 120G5a/17) ma więcej niż jeden gen odporności, na co wskazują różne typy reakcji odporności. Dwie linie - 216L1 i 219W4 — wykazują typ reakcji 2 na część izolatów. Typ 2 reakcji może świadczyć o odporności częściowej. Odmiany rodzicielskie, Emir i Golden Promise, wykazują brak odporności na testowane izolaty *P. hordei*. Jest to obserwacja potwierdzająca założenie, że geny odporności badanych linii mieszańcowych pochodzą z puli *H. bulbosum*.

Testy odporności siewek wyrażone jako ocena porażenia w czterostopniowej skali są wystarczające i szeroko stosowane w programach hodowlanych do wykazania obecności genów odporności w tworzonych odmianach oraz poszukiwania ich w nowych potencjalnych źródłach (Brooks i in., 2000; Shtaya i in., 2006b; Czembor i Bladenopoulos, 2007; Czembor i Czembor, 2007a, 2007b). Jednakże w przypadku odporności częściowej testy wykonane na siewkach są często niewystarczające, a interpretacja mało wiarygodna. Odporność ta podlega silniejszej ekspresji na osobnikach dojrzałych (Martinez i in., 2001; Shtaya i in., 2006a; Ochoa i Parlevliet, 2007; Wang i in., 2010). Do ostatecznego potwierdzenia liczby genów oraz typów odporności przez nie warunkowanych niezbędne są testy alleliczności, analiza mieszańców otrzymanych w wyniku krzyżowań testowych z genotypami niosącymi znane geny odporności (Czembor i Czembor, 2001; Czembor i in., 2006; Derevnina i in., 2015).

Trwałość odporności na rdzę karłową w odmianach jęczmienia może być zwiększona przez wykorzystanie różnych strategii wprowadzania genów do odmian uprawnych, np. łączenia cech odporności częściowej z genami głównymi (Finckh i in., 2000, McDonald i Linde, 2002, Brown i Hovmöller, 2002; Boyd i in., 2012). Znaczące jest użycie nowych źródeł odporności, łącznie z tymi opisanymi w niniejszej pracy (Brown i Hovmöller, 2002; McDonald i Linde, 2002; Park, 2003; Shtaya i in., 2006c).

Wielu badaczy podziela pogląd, że zasoby genowe odmian uprawnych są ograniczone. Hodowcy w wielu przypadkach również zawężają pracę do krzyżowań w ramach puli I rzędu, współczesnych odmian, form lokalnych oraz blisko z nimi spokrewnionego diploidalnego *H. spontaneum* (Russell i in., 2000; Pickering i Johnston, 2005). Poszerzanie puli genowej jęczmienia uprawnego oraz opisywanie potencjalnych nowych źródeł odporności jest ważne z punktu widzenia przyszłych strategii hodowli odpornościowej. Kontrola rozprzestrzeniania się epidemii chorób w uprawach będzie skupiała się coraz bardziej na ekologicznych metodach (Walters i in., 2012; Walters i in., 2013; Wulff i in., 2011; Ney i in., 2013). Użycie chemicznych środków, jak pestycydy, fungicydy, herbicydy, budzi sprzeciw opinii publicznej w wielu krajach. Za metodami ekologicznymi przemawiają także argumenty ekonomiczne, jak zużycie paliwa, koszty pracy ludzkiej i parku maszynowego podczas zabiegów agrotechnicznych (Nierobca i in., 2003). Linie mieszańcowe ze zidentyfikowanymi genami odporności pochodzącymi z jęczmienia bulwiastego, zwłaszcza te warunkujące odporność o szerokim spectrum, są dobrym materiałem wyjściowym do wykorzystania w programach hodowlanych celowanych na otrzymanie nowych odmian o wysokiej odporności na choroby.

LITERATURA

- Backes G., Madsen L. H., Jaiser H., Stougaard J., Herz M., Mohler V., Jahoor A. 2003. Localisation of genes for resistance against *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* and *Puccinia graminis* in a cross between a barley cultivar and a wild barley *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* line. Theor. Appl. Genet. 106: 353 — 362.
- Bonman J. M., Bockelman H. E., Jackson L. F., Steffenson B. J. 2005. Disease and insect resistance in cultivated barley accessions from the USDA National Small Grains Collection. Crop Sci. 45: 1271 — 1280.

- Bothmer von R., Jacobsen N., Rikke C. B., Jørgensen B., Linde-Laursen I. 1995. An ecogeographical study of the genus *Hordeum*. IPGRI, Rome, Italy: 1 — 129.
- Bothmer von R., Sato K., Komatsuda T., Yasuda S., Fischbeck G. 2003. The domestication of cultivated barley. In: Bothmer von R., Hintum van Th, Knüpfner H, Sato K. eds., Diversity in Barley *Hordeum vulgare*. Elsevier Science B. V., Amsterdam, The Netherlands: 9 — 27.
- Boyd L. A., Ridout C., O'Sullivan D. M., Leach J. E., Leung H. 2013. Plant-pathogen interactions: disease resistance in modern agriculture. Trends in Genetics 29: 233 — 240.
- Brooks W. S., Griffey C. A., Steffenson B. J., Vivar H. E. 2000. Genes governing resistance to *Puccinia hordei* in thirteen spring barley accessions. Phytopathol 90: 1131 — 1136.
- Brown J. K. M., Hovmöller M. S. 2002. Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease. Science 297: 537 — 541.
- Czembor J. H. 2007. Powdery mildew resistance in recombinant lines originating from crosses between *Hordeum vulgare* and *Hordeum bulbosum*. Plant Breeding and Seed Science 56: 85 — 99.
- Czembor J. H., Bladenopoulos K. 2007. Resistance to leaf rust *Puccinia hordei* in Greek barley cultivars and breeding lines. Cereal Rusts and Powdery Mildews Bull., [www.crpm.org/] 2007/021czembor.
- Czembor J. H., Czembor H. J. 2001. Inheritance of resistance to powdery mildew *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* in selections from Moroccan landraces of barley. Cereal Res. Comm. 293 — 4: 281 — 288.
- Czembor H. J., Czembor J. H. 2007a. Leaf rust resistance in spring barley cultivars and breeding lines. Plant Breeding and Seed Science 55: 5 — 19.
- Czembor H. J., Czembor J. H. 2007b. Leaf rust resistance in winter barley cultivars and breeding lines. Plant Breeding and Seed Science 56: 47 — 56.
- Czembor J. H., Czembor H. J. 2008. Leaf rust resistance in hybrid lines derived from crosses between *Hordeum vulgare* and *Hordeum bulbosum*. Plant Breeding and Seed Science 57: 13 — 20.
- Czembor J. H., Czembor H. J., Attene G., Papa R. 2007. Leaf rust resistance in selections from barley landraces collected in Sardinia. Plant Breeding and Seed Science 56: 73 — 84.
- Czembor P. C., Pietrusińska A., Czembor H. J. 2006. Mapping new resistance gene to *Puccinia hordei* Otth. in barley. In: Cereal Science and Technology for Feeding Ten Billion People: Genomics Era and Beyond. Proceedings from EUCARPIA — Cereal Section Conference, 13-17 Nov. Lleida, Spain: 54.
- Dean R., Van Kan J. A. L., Pretorius Z. A., Hammond-Kosack K. E., Di Pietro A., Spanu, Rudd J. J., Dickman M., Kahmann R., Ellis J., Foster G. D. 2012. The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. Molecular Plant Pathology 13: 414 — 430.
- Derevnina L., Singh D., Park R. F. 2015. The genetic relationship between barley leaf rust resistance genes located on chromosome 2HS. Euphytica 203: 211 — 220.
- Finckh M. R., Gacek E. S., Goyeau H., Lannou C., Merz U., Mundt C. C., Munk L., Nadziak J., Newton A. C., de Vallavielle-Pope C., Wolfe M. S. 2000. Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. Agronomie 20: 813 — 837.
- Fischbeck G. 2003. Diversification through breeding. In: Bothmer von R., Hintum van Th., Knüpfner H., Sato K. Eds, Diversity in Barley *Hordeum vulgare*, Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands, pp. 29 — 52.
- Fetch T. Jr., Pickering R. A., Johnston P. A. 2004. Novel stem rust resistance in barley lines with introgressions of *Hordeum bulbosum* chromatin. 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference: Abstracts, Norwich, England, 24–27 August 2004: A2.18.
- Franckowiak J. D. 2000. Coordinator's report: Chromosome 2H 2. Barley Genetic Newsl. 30: 68 — 71.
- Golegaonkar P. G., Park R. F., Singh D. 2010. Genetic analysis of adult plant resistance to *Puccinia hordei* in barley. Plant Breeding 129: 162—166.
- Johnston P. A., Nicks R. E., Meiyalaghan V., Blanchet E., Pickering R. 2013. Rph22: mapping of a novel leaf rust resistance gene introgressed from the non-host *Hordeum bulbosum* L. into cultivated barley *Hordeum vulgare* L.. Theor. Appl. Genet. 126: 1613 — 1625.
- Johnston P. A., Meiyalaghan Y., Forbes M. E., Habekuß A., Butler R. C., Pickering R. 2015. Marker assisted separation of resistance genes *Rph22* and *Rym16Hb* from an associated yield penalty in a barley: *Hordeum bulbosum* introgression line. Theor. Appl. Genet. 128:1137 — 1149.

- Kasha K. J., Kao K. N. 1970. High frequency haploid production in barley *Hordeum vulgare* L. *Nature* 225: 874 — 876.
- Levine M. N., Cherewick W. J. 1952. Studies on dwarf leaf rust of barley. U.S. Department of Agric. Tech. Bull. No. 1056, Washington, DC: 1 — 17.
- Luck J., Spackman M., Freeman A., Trębicki P., Griffiths W., Finlay K., Chakraborty S. 2011. Climate change and diseases of food crops. *Plant Pathology* 60: 113 — 121.
- Martinez F., Niks R. E., Rubiales D. 2001. Partial resistance to leaf rust in a collection of ancient Spanish barleys. *Hereditas* 135: 199 — 203.
- Mazaraki M., Grabowska J. 1998. Population structure of barley leaf rust *Puccinia hordei* Oth. in Poland. *Biul. IHAR* 207: 81 — 86.
- McDonald B.A., Linde C. 2002. The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica* 124: 163 — 180.
- Nevo E. 1985. Origin, evolution, population genetics and resources for breeding of wild barley, *Hordeum spontaneum*, in the fertile crescent. In: Shewry PR Ed, *Barley: Genetics, Biochemistry, Molecular Biology and Biotechnology*, CAB International, Wallingford: 19 — 43.
- Newton A. C., Akar T., Baresel J. P., Bebeli P. J., Bettencourt E., Bladenopoulos K. V., Czembor J. H., Fasoula D. A., Katsiotis A., Koutis K., Koutsika-Sotiriou M., Kovacs G., Larsson H., Pinheiro de Carvalho M. A. A., Rubiales D., Russell J., Dos Santos T. M. M., Vaz Patto M. C. 2010. Cereal landraces for sustainable agriculture. *A review Agronomy for Sustainable Development*. 302: 237 — 269.
- Ney B., Bancal M. O., Bancal P., Bingham I. J., Foulkes J., Gouache D., Paveley N., Smith J. 2013. Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory. Mechanisms to limit crop losses. *Eur. J. Plant Pathol.* 135: 561 — 580.
- Nieróbca A., Horoszkiewicz-Janka J., Czembor J. H. 2003. Plant protection as an important element of cereals cultivation technology in the European Union. *Pamiętnik Puławski* 132: 311 — 320.
- Niks R. E., Walther U., Jaiser H., Martinez F., Rubiales D., Andersen O., Flath K., Gymer P., Heinrichs F., Jonsson R., Kuntze L., Rasmussen M., Richter E. 2000. Resistance against barley leaf rust *Puccinia hordei* in West-European spring barley germplasm. *Agronomie* 20: 769 — 782.
- Ochoa J., Parlevliet J. E. 2007. Effect of partial resistance to barley leaf rust, *Puccinia hordei*, on the yield of three barley cultivars. *Euphytica* 1533: 309 — 312.
- Park R. F. 2003. Pathogenic specialization and phenotype distribution of *Puccinia hordei* Oth. in Australia, 1992–2001. *Plant Dis.* 87: 311 — 316.
- Park R. F., Karakousis A. 2002. Characterisation and mapping of gene *Rph19* conferring resistance to *Puccinia hordei* in the cultivar Reka 1 and several Australian barleys. *Plant Breed.* 121: 232 — 236.
- Park R. F., Poulsen D., Barr A. R., Cakir M., Moody D. B., Raman H., Read B. J. 2003. Mapping genes for resistance to *Puccinia hordei* in barley. *Australian J. Agric. Res.* 54: 1323 — 1333.
- Pickering R. A. 1994. The chromosome stability of *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. chromosome substitution plants grown at two temperatures. *Hereditas* 1211: 39 — 43.
- Pickering R. A. 2000. Do the wild relatives of cultivated barley have a place in barley improvement? *Barley Genetics VIII. Proceedings of the 8th International Barley Genetics Symposium, Adelaide, Australia, 22–27 October, 2000* 1: 223 — 230.
- Pickering R.A., Devaux P. 1992. Haploid production: approaches and use in plant breeding. In: Shewry PR Ed, *Barley: Genetics, Biochemistry, Molecular Biology and Biotechnology*, CAB International, Wallingford: 519 — 547.
- Pickering R. A., Johnston P. A. 2005. Recent progress in barley improvement using wild species of *Hordeum*. *Cytogenet. Genome Res.* 109: 344 — 349.
- Pickering R. A., Timmerman G. M., Cromey M. G., Melz G. 1994. Characterisation of progeny from backcrosses of triploid hybrids between *Hordeum vulgare* L. 2× and *H. bulbosum* L. 4× to *H. vulgare*. *Theor. Appl. Genet.* 88: 460 — 464.
- Pickering R. A., Hill A. M., Michel M., Timmerman-Vaughan G. M. 1995. The transfer of a powdery mildew resistance gene from *Hordeum bulbosum* L. to barley *H. vulgare* L. chromosome 2 21. *Theor. Appl. Genet.* 91: 1288 — 1292.

- Pickering R. A., Steffenson B. J., Hill A. M., Borovkova I. 1998. Association of leaf rust and powdery mildew resistance in a recombinant derived from a *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* hybrid. *Plant Breed.* 117: 83 — 84.
- Pickering R. A., Malyshev S., Künzel G., Johnston P.A., Korzun V., Menke M., Schubert I. 2000a. Locating introgressions of *Hordeum bulbosum* chromatin within the *H. vulgare* genome. *Theor. Appl. Genet.* 100: 27 — 31.
- Pickering R., Johnston P.A., Timmerman-Vaughan G. M., Cromeley M. G., Forbes E. M., Steffenson B. J., Fetch Jr. T. G., Zhang L., Murray B. G., Proesler G., Habekuß A., Kopahnke D., Schubert I. 2000b. *Hordeum bulbosum* — A new source of disease and pest resistance genes for use in barley breeding programmes. *30: 6 — 9.*
- Pickering R., Niks R., Johnston P.A., Butler R. 2004a. Importance of the secondary gene pool in barley genetics and breeding. II. Disease Resistance, agronomic performance and Quality. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 40: 79 — 85.
- Pickering R. A., Hudakova S., Houben A., Johnston P. A., Butler R. C. 2004b. Reduced metaphase I associations between the short arms of homologous chromosomes in a *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* diploid hybrid influences the frequency of recombinant progeny. *Theor. Appl. Genet.* 109: 911 — 916.
- Pickering R., Klatt S., Butler R. C. 2005. Reduced chromosome association between the short arms of 5H homologues in *Hordeum vulgare* L. at metaphase I. *Plant Breed.* 124: 416 — 418.
- Pickering R., Klatt S., Butler R. C. 2006a. Identification of all chromosome arms and their involvement in meiotic homoeologous associations at metaphase I in 2 *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. hybrids. *Genome* 49: 73 — 78.
- Pickering R., Ruge-Wehling B., Johnson P.A., Schweizer G., Ackermann P., Wehling P. 2006b. The transfer of a gene conferring resistance to scald *Rynchosporium secalis* from *Hordeum bulbosum* into *H. vulgare* chromosome 4HS. *Plant Breed.* 125: 576 — 579.
- Ruge B., Linz A., Pickering R., Proeseler G., Greif P., Wehling P. 2003. Mapping of Rym14Hb, a gene introgressed from *Hordeum bulbosum* and conferring resistance to BaMMV and BaYMV in barley. *Theor. Appl. Genet.* 107: 965 — 971.
- Russell J. R., Ellis R. P., Thomas W. T. B., Waugh R., Provan J., Booth A., Fuller J., Lawrence P., Young G., Powell W. 2000. A retrospective analysis of spring barley germplasm development from foundation genotypes' to currently successful cultivars. *Mol. Breed.* 6: 553 — 568.
- Shtaya M. J. Y., Sillero J. C., Rubiales D. 2006a. Search of partial resistance against *Puccinia hordei* in barley landraces from the Fertile Crescent. *Plant Breed.* 125:343 — 346.
- Shtaya M. J. Y., Sillero J. C., Rubiales D. 2006b. Screening for resistance to leaf rust *Puccinia hordei* in collections of Spanish barleys. *Breed Sci.* 56:173 — 177.
- Shtaya M. J. Y., Sillero J. C., Rubiales D. 2006c. Infection of new pathotype of *Puccinia hordei* with virulence for the resistance gene *Rph7*. *European J. Plant Pathol.* 162: 103 — 106.
- Shtaya M. J. Y., Sillero J. C., Flath K., Pickering R., Rubiales D. 2007. The resistance to leaf rust and powdery mildew of recombinant lines of barley *Hordeum vulgare* L. derived from *H. vulgare* × *H. bulbosum* crosses. *Plant Breed.* 126: 259 — 267.
- Smit G., Parlevliet J. E. 1990. Mature plant resistance of barley to leaf rust, another type of resistance. *Euphytica* 50: 159 — 162.
- Steffenson B. J. 2002. Coordinator's report: Disease and pest resistance genes. *Barley Gen. Newsl.* 32: 179 — 184.
- Thomas W. T. B. 2003. Prospects for molecular breeding of barley. *Ann. Appl. Biol.* 142: 1 — 12.
- Thörn E. C. 1992a. The influence of genotype and environment on seed and embryo development in barley *Hordeum vulgare* L. after crossing with *Hordeum bulbosum* L. *Euphytica* 59:109 — 118.
- Thörn E. C. 1992b. Embryo development in two barley genotypes after self-pollination and pollination with *Hordeum bulbosum* L. *Euphytica* 65: 93 — 98.
- Walters D. R., Avrova A., Bingham I. J., Burnett F. J., Fountaine J., Havis N. D., Hoad S. P., Hughes G., Looseley M., Oxley S. J. P., Renwick A., Topp C. F. E., Newton A. C. 2012. Control of foliar diseases in barley: towards an integrated approach. *Eur. J. Plant Pathol.* 133: 33 — 73.

- Walters D. R., Ratsep J., Havis N. D. 2013. Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *J. Experimental Botany* 64: 1263 — 1280.
- Walther U., Rapke H., Proeseler G., Szigat G. 2000. *Hordeum bulbosum* — a new source of disease resistance — transfer of resistance to leaf rust and mosaic viruses from *H. bulbosum* into winter barley. *Plant Breed.* 119: 215 — 218.
- Wang L., Wang Y., Wang Z., Marcel T.C., Niks R. E., Qi X. 2010. The phenotypic expression of QTLs for partial resistance to barley leaf rust during plant development. *Theor. Appl. Genet.* 121: 857 — 864.
- Weerasena J. S., Steffenson B. J., Falk A. B. 2004. Conversion of an amplified fragment length polymorphism marker into a co-dominant marker in the mapping of the *Rph15* gene conferring resistance to barley leaf rust, *Puccinia hordei* Oth. *Theor. Appl. Gen.* 1084: 712 — 719.
- Weibull J., Walther U., Sato K., Habekuß A., Kopahnke D., Proeseler G. 2003. Diversity in resistance to biotic stresses. In: von Bothmer R., Van Hintum Th., Knüpffer H., Sato K. Eds, *Diversity in Barley Hordeum vulgare*, Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands: 143 — 178.
- Wendler N., Mascher M., Nöh C., Himmelbach A., Scholz U., Ruge-Wehling B., Stein N. 2014. Unlocking the secondary gene-pool of barley with next-generation sequencing. *Plant Biotechnology Journal* 12: 1122 — 1131.
- Wendler N., Mascher M., Himmelbach A., Johnston P., Pickering P., Stein N. 2015. Bulbosum to Go: A Toolbox to Utilize *Hordeum vulgare*/bulbosum Introgressions for Breeding and Beyond. *Molecular Plant* 8: 1507 — 1519.
- Woldeab G., Finisz C., Singh H., Yuen J. 2006. Virulence spectrum of *Puccinia hordei* in barley production systems in Ethiopia. *Plant Pathol.* 55: 351 — 357.
- Wulff B. B. H., Horvath D. M., Ward E. R. 2011. Improving immunity in crops: new tactics in an old game. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 468 — 476.
- Zhang L., Pickering R., Murray B. 1999. Direct measurement of recombination in interspecific hybrids between *Hordeum vulgare* and *H. bulbosum* using genomic in situ hybridization. *Heredity* 83: 304 — 309.
- Zhang L., Pickering R. A., Murray B. G. 2001. A *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* tetraploid hybrid provides useful agronomic introgression lines for breeders. *NZ J. Crop and Hort Sci.* 29: 239 — 246.
- Zhang L., Murray B. G., Pickering R. A. 2002. Variable patterns of chromosome synapsis at pachytene in *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* hybrids and their parents. *Hereditas* 137: 90 — 95.