

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin  
Państwowy Instytut Badawczy

**mgr Urszula Joanna Piechota**

Autoreferat pracy doktorskiej

**Identyfikacja genów odporności na mączniaka prawdziwego  
zbóż (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) w odmianach  
miejscowych jęczmienia jarego (*Hordeum vulgare* L.)**

Promotor:

dr hab. Paweł Czembor, prof. Instytutu  
Zakład Genetyki i Hodowli Roślin IHAR-PIB  
Pracownia Genetyki Stosowanej

Recenzenci:

Prof. dr hab. Małgorzata Jędrzycka  
Instytut Genetyki Roślin Polskiej Akademii Nauk  
Zakład Genetyki Patogenów i Odporności Roślin

Prof. dr hab. Piotr Masojć  
Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny  
Wydział Kształtowania Środowiska i Rolnictwa  
Katedra Genetyki, Hodowli i Biotechnologii Roślin

Radzików, 2020

Część badań została wykonana w ramach projektu finansowanego przez Ministerstwo Rolnictwa i Rozwoju Wsi: Program Wieloletni na lata 2015-2020 „*Tworzenie naukowych podstaw postępu biologicznego i ochrona roślinnych zasobów genowych źródłem innowacji wsparcia zrównoważonego rolnictwa oraz bezpieczeństwa żywnościowego kraju*” Obszar tematyczny 2: „*Zwiększanie wartości użytkowej roślin poprzez poszerzanie ich puli genetycznej i wdrażanie postępu biologicznego z przeznaczeniem na różne cele*”. Zadanie 2.2 (3-2-00-0-02): „*Poszerzenie puli genetycznej jęczmienia*”.

Część wyników ujętych w pracy doktorskiej została zawarta w publikacji:  
Piechota U, Czembor PC, Słowacki P, Czembor JH (2019) *Identifying a novel powdery mildew resistance gene in a barley landrace from Morocco*. *Journal of Applied Genetics* 60(3-4):243-254. DOI 10.1007/s13353-019-00505-y.

## Streszczenie

Jęczmień (*Hordeum vulgare* L.) jest jednym z najważniejszych gospodarczo zbóż i zajmuje czwarte miejsce pod względem areалу upraw na świecie. Mączniak prawdziwy, powodowany przez grzyb patogeniczny *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, jest jedną z najważniejszych chorób wpływających negatywnie na ilość i jakość plonu jęczmienia. Ograniczona pula genów odporności wykorzystywanych w odmianach uprawnych stwarza potrzebę poszukiwania i identyfikacji nowych źródeł odporności. Głównym celem pracy była identyfikacja nowych efektywnych genów odporności na mączniaka prawdziwego jęczmienia.

W pracy analizowano linie jęczmienia jarego 255-3-3 oraz 173-1-2 wyselekcjonowane z odmian miejscowych pochodzących z Maroka. Linie te różniły się reakcją odporności na zakażenie zestawem izolatów grzyba w porównaniu do genotypów jęczmienia zawierających znane geny odporności, co wskazuje na możliwość występowania w nich nowych genów odporności. Na potrzeby analiz genetycznych i molekularnych skrzyżowano badane linie z odmianą podatną Manchuria. Analizę genetyczną przeprowadzono dla populacji pokolenia F<sub>2</sub> oraz F<sub>3</sub> wyprowadzonych z kombinacji krzyżówkowych 255-3-3 × Manchuria oraz 173-1-2 × Manchuria. Analizę molekularną części homozygot F<sub>2</sub> wykonano na platformie DArTseq (Diversity Arrays Technology, Pty. Ltd.). Na podstawie otrzymanych wyników wyselekcjonowano markery DArTseq sprzężone z odpornością, które konwertowano na markery typu allelo-specyficznego PCR (AS-DArT). Wykorzystano je do analizy pełnych populacji F<sub>2</sub> 255-3-3 × Manchuria oraz 173-1-2 × Manchuria. Analiza polimorfizmu markerów DArTseq oraz AS-DArT posłużyła do konstrukcji map genetycznych zawierających geny odporności badanych linii.

Analiza genetyczna wykazała zgodność segregacji odporności z teoretycznym modelem dziedziczenia cechy warunkowanej pojedynczym genem. Otrzymane wyniki wskazują, że linia 255-3-3 ma gen dominujący, a linia 173-1-2 – gen recesywny odporności na mączniaka prawdziwego. Otrzymano częściowe mapy genetyczne chromosomu 2H oraz 6H. Zidentyfikowano locus odporności linii 255-3-3 na krótkim ramieniu 2H w pobliżu markera DArTseq 3255919 zlokalizowanego w pozycji 2,12 cM na konsensusowej mapie jęczmienia oraz o fizycznej lokalizacji chr2H:1839535-1839603 w genomie referencyjnym jęczmienia Hv\_IBSC\_PGSA\_v2, a linii 173-1-2 – na długim ramieniu 6H, sprzężony z markerem DArTseq 3432488 zmapowanym w pozycji 119,23 cM oraz o fizycznej lokalizacji chr6H:581611024-581611092.

W wyniku przeprowadzonych badań zidentyfikowano dwa nowe nie opisane dotąd w literaturze geny odporności jęczmienia na mączniaka prawdziwego. Zgodnie z przyjętą nomenklaturą gen odporności linii 255-3-3 nazwano *MIMor*, a linii 173-1-2 – *mlmr*.

## Wstęp i cel pracy

Jęczmień uprawny (*Hordeum vulgare* L.) zajmuje jedno z czołowych miejsc pod względem powierzchni uprawy i wielkości plonu zarówno w Polsce, jak i na świecie (FAOSTAT 2017; GUS 2017). Patogeny grzybowe są istotnym ekonomicznie czynnikiem limitującym wielkość i jakość plonu (Singh i in. 2019). Mączniak prawdziwy jęczmienia, powodowany przez *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, zaliczany jest do patogenów o największym negatywnym wpływie na plon (Savary i in. 2012; Walters i in. 2012). Szerokie rozpowszechnienie upraw jęczmienia, stosowanie zarówno form jarych i ozimych oraz lokalne warunki klimatyczne sprzyjają utrzymywaniu się patogenu oraz rozwojowi choroby. Intensywna ochrona chemiczna upraw budzi społeczny opór (Raport z konsultacji publicznych Strategii Zrównoważonego Rozwoju Wsi, Rolnictwa i Rybactwa 2030, 2019) oraz prowadzi do selekcji odpornych ras patogenu (Lucas i in. 2015). Odpowiedzialne stosowanie chemizacji i uprawa odmian odpornych wpisuje się w główne cele Wspólnej Polityki Rolnej Unii Europejskiej na lata 2021–2027 ([https://europa.eu/rapid/press-release\\_MEMO-18-3974\\_en.htm](https://europa.eu/rapid/press-release_MEMO-18-3974_en.htm)) oraz Agendy ONZ na Rzecz Zrównoważonego Rozwoju 2030 (<http://www.un.org.pl/>). Zawężona pula genowa współcześnie uprawianych elitarnych odmian jęczmienia budzi potrzebę poszukiwania nowych efektywnych genów odporności w odmianach lokalnych oraz dzikich gatunkach pokrewnych.

Celem niniejszej pracy jest:

- identyfikacja genów odporności na mączniaka prawdziwego powodowanego przez *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* w dwóch liniach jęczmienia wyselekcjonowanych z odmian miejscowych,
- określenie sposobu dziedziczenia cechy odporności,
- określenie alleliczności zidentyfikowanych genów w stosunku do znanych genów odporności,
- lokalizacja genów odporności tych linii na mapie genetycznej jęczmienia.

## Materiały i metody

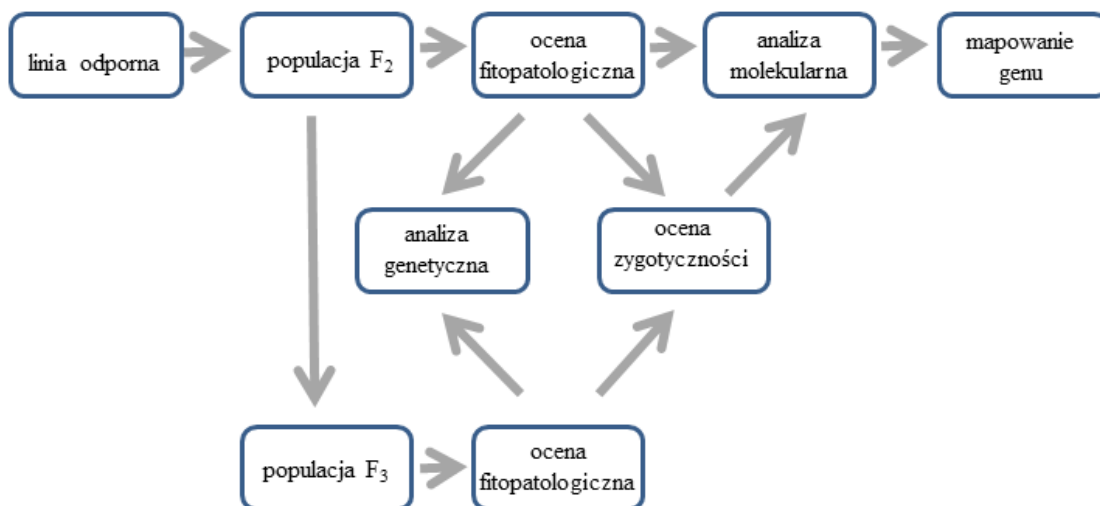
W badaniach wykorzystano:

- dwie linie jęczmienia jarego (*H. vulgare* ssp. *vulgare* L.) 255-3-3 oraz 173-1-2 wyselekcjonowane z odmian miejscowych pochodzących z Maroka;
- zestaw testowy 22 genotypów jęczmienia, obejmujący znane geny odporności: *Mla1*, *Mla3*, *Mla6*, *Mla8*, *Mla7*, *Mla9*, *Mla14*, *Mla12*, *Mla13*, *Mla(Tr3)*, *MI(Ab)*; *Mlat*, *MI(Bw)*, *MI(CP)*, *Mlg*, *Mlh*, *MI(IM9)*, *Mlk*, *MILa*, *MI(Lv)*, *Mlnn*, *Mlra*, *MI(Ru3)*, *MI(St1)*, *MI(St2)*, *MI(Tu2)*, *MI(1-B-53)*;
- 30 jednozarodnikowych izolatów *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* zebranych w Polsce w sezonach wegetacyjnych 2015, 2017–2019;
- podatną odmianę jęczmienia Manchuria.

Zastosowane metody badawcze obejmowały:

- testy fitopatologiczne siewek badanych linii jęczmienia po inokulacji izolatami *B. graminis* f. sp. *hordei* oraz porównanie profili ich reakcji z odpowiedzią genotypów zestawu testowego;
- wyprowadzenie populacji mapujących 255-3-3 × Manchuria oraz 173-1-2 × Manchuria oraz analizę genetyczną dziedziczenia odporności w pokoleniu F<sub>2</sub> i F<sub>3</sub>;
- analizę DArTseq (<https://www.diversityarrays.com/>) 22 homozygot odpornych oraz 21 homozygot podatnych pokolenia F<sub>2</sub> każdej z badanych populacji;
- analizę sprzężeń markerów DArTseq z odpornością (MapQTL 6), analizę bioinformatyczną (<https://plants.ensembl.org/>, <https://www.ebi.ac.uk/interpro/>) oraz konwersję wybranych markerów DArTseq na allelo-specyficzne markery PCR (AS-DArT) (BatchPrimer 3.0, Primer BLAST NCBI);
- analizę molekularną 94 roślin (24 homozygot podatnych, 24 homozygot odpornych oraz 46 heterozygot) pokolenia F<sub>2</sub> obu populacji z wykorzystaniem opracowanych markerów AS-DArT;
- konstruowanie map genetycznych zawierających geny odporności badanych linii (JoinMap 4.0) i analizę porównawczą otrzymanych map z mapami referencyjnymi (MapChart 2.31);
- test alleliczności genu odporności linii 255-3-3 i genu *MILa* zlokalizowanych na tym samym chromosomie.

Na schemacie (Rys. 1) przedstawiono strategię badawczą mapowania genów odporności zastosowaną w trakcie realizacji pracy.



Rys. 1. Schemat przeprowadzonych prac w celu identyfikacji genu odporności.

## Wyniki i dyskusja

W pracy analizowano odporność linii jęczmienia wyselekcjonowanych z odmian miejscowych. Odmiany miejscowe są bogatym źródłem zmienności genetycznej, w tym odporności na patogeny (Czembor 2000a, 2000b, 2002; Comadran i in. 2009; Newton i in. 2010; Spies i in. 2012). We wcześniejszych doniesieniach Czembor (2000a, 2002) wykazał, że linie 255-3-3 oraz 173-1-2 były odporne na izolaty *B. graminis* f. sp. *hordei* o szerokim spektrum wirulencji. W niniejszej pracy analizę odporności tych linii poszerzono o izolaty patogenu zebrane w sezonach wegetacyjnych 2015, 2017–2019. Linie jęczmienia 255-3-3 i 173-1-2 wykazały odmienne profile reakcji na inokulację w porównaniu do genotypów użytego zestawu testowego. Linia 255-3-3 była odporna na 26, a linia 173-1-2 na 27 z 28 zastosowanych izolatów *B. graminis* f. sp. *hordei*. Wynik ten wskazuje, że badane linie niosą nowe geny odporności, nie reprezentowane w zastosowanym zestawie testowym.

Analiza genetyczna dziedziczenia odporności pozwoliła stwierdzić, że odporność linii 255-3-3 jest warunkowana pojedynczym genem dominującym ( $F_2$ :  $\chi^2=0,18$ ,  $P=0,68$ ;  $F_3$ :  $\chi^2=2,69$ ,  $P=0,26$ ), a odporność linii 173-1-2 – pojedynczym genem recesywnym ( $F_2$ :  $\chi^2=0,36$ ,  $P=0,55$ ;  $F_3$ :  $\chi^2=4,91$ ,  $P=0,09$ ). Spośród 11 genów odporności na mączniaka o znanej lokalizacji w genomie jęczmienia, dziewięć jest dominujących. Gen warunkujący odporność linii 255-3-3 jest klasycznym genem głównym warunkującym odporność na *B. graminis* f. sp. *hordei*. Natomiast odporność recesywna w interakcji z patogenem grzybowym jest stosunkowo rzadko identyfikowana, w porównaniu do odporności warunkowanej genem dominującym. Szeroko stosowany w odmianach uprawnych jęczmienia recesywny gen *mlo*, warunkuje częściową i rasowo niespecyficzną odporność na mączniaka prawdziwego. Recesywny gen *mlo* jest przykładem modyfikacji typu utrata

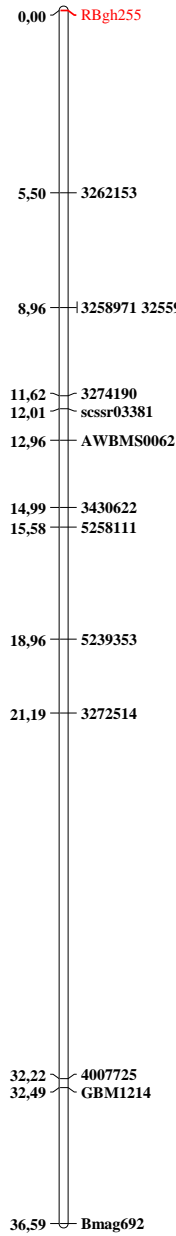
funkcji (ang. *loss of function*) genu podatności gospodarza *Mlo*. Taką odporność nazywa się odpornością typu utrata podatności (ang. *loss of susceptibility*) (Pavan i in. 2010). Eliminacja genów podatności jest alternatywą dla wprowadzenia genów *R* do hodowli. Odporność niesiona przez geny recesywne jest uważana za jedną ze strategii przedłużających trwałość odporności (Pavan i in. 2010). Poza *mlo*, tylko recesywny gen *mlt* ma dobrze udowodnioną lokalizację w genomie jęczmienia, jednak nie jest stosowany w europejskich odmianach uprawnych (Schönfeld i in. 1996; Chełkowski i in. 2003; Ordon 2009; Dreiseitl 2014).

W wyniku analizy populacji 255-3-3 × Manchuria otrzymano 12 255 markerów DArTseq. Analiza wykazała sprzężenie markerów zlokalizowanych na dystalnym końcu krótkiego ramienia chromosomu 2H z cechą odporności. Marker 3255919 (chr2H:1839535-1839604), zmapowany w pozycji 2,12 cM na konsensusowej mapie 2H(consensus\_DArTseq) (Rys. 2), był najsilniej sprzężony z odpornością. Na podstawie sekwencji wyselekcjonowanych markerów DArTseq opracowano 9 markerów AS-DArT. Do analiz molekularnych włączono cztery markery SSR zlokalizowane na 2H.

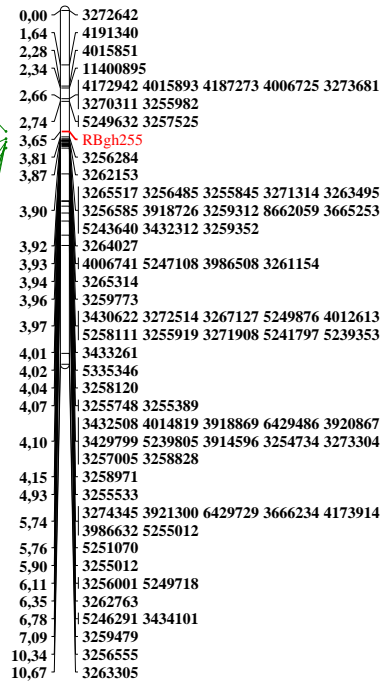
Opracowano dwie częściowe mapy genetyczne chromosomu 2H zawierające marker fenotypowy odporności RBgh255. Mapę 2H(AS-DArT) otrzymano po analizie 94 roślin F<sub>2</sub> populacji 255-3-3 × Manchuria zestawem markerów AS-DArT i SSR, a mapę 2H(PAV-DArTseq) – dla markerów silicoDArT otrzymanych po analizie DArTseq 43 homozygot F<sub>2</sub>. Analiza porównawcza otrzymanych częściowych map genetycznych chromosomu 2H oraz mapy konsensusowej 2H(consensus\_DArTseq) została przedstawiona na Rysunku 2.

Przedstawione wyniki pozwalają wnioskować, że gen odporności linii 255-3-3 na mączniaka prawdziwego jest zlokalizowany na krótkim ramieniu chromosomu 2H. Spośród głównych genów odporności na *B. graminis* f. sp. *hordei*, tylko *MILa* jest zlokalizowany na tym chromosomie (Jørgensen i Wolfe 1994). Rozszczepienie cechy odporności w pokoleniu F<sub>2</sub> populacji mieszańcowej 255-3-3 × P23(*MILa*) (test alleliczności) oraz niedawno opublikowane badania, wskazujące położenie *MILa* na dystalnym końcu długiego ramienia 2H (Hoseinzadeh i in. 2019), świadczą, że geny są zlokalizowane w odrębnych loci. Analiza doniesień literaturowych wskazuje, że również inne loci odporności przypisane do chromosomu 2H nie są tożsame z genem odporności linii 255-3-3 ze względu na bariery krzyżowalności (Pickering i in. 1995), odmienną lokalizację na 2H (Comadran i in. 2009; Řepková i in. 2009; Tuterová i in. 2010) i warunkowanie odporności typu QTL (von Korff i in. 2005; Aghnoum i in. 2010; Spies i in. 2012; Ames i in. 2015).

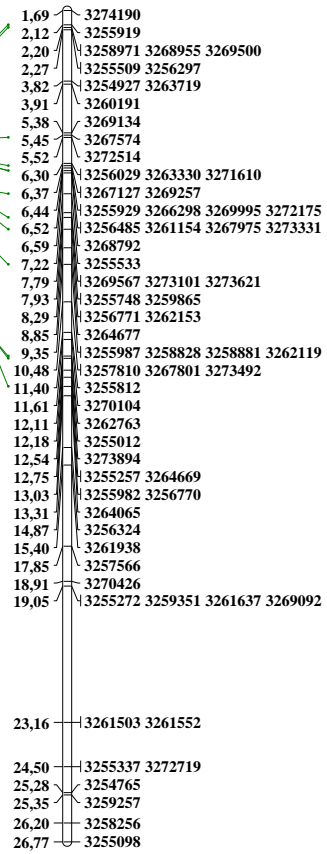
2H(AS-DArT)



2H(PAV-DArTseq)



2H(consensus\_DArTseq)



Rys. 2. Analiza porównawcza częściowych map genetycznych chromosomu 2H jęczmienia dla populacji  $F_2$  255-3-3 × Manchuria oraz mapy konsensusowej 2H(consensus\_DArTseq). Mapę 2H(AS-DArT) otrzymano po analizie AS-DArT 94 obiektów, mapę 2H(PAV-DArTseq) – DArTseq 43 obiektów.



W wyniku analizy populacji 173-1-2 × Manchuria otrzymano 12 332 markerów DArTseq. Analiza wykazała sprzężenie markerów zlokalizowanych na długim ramieniu chromosomu 6H z cechą odporności. Najwyższą wartość sprzężenia otrzymano dla 12 markerów DArTseq zlokalizowanych na 115,93 – 126,49 cM mapy konsensusowej jęczmienia. Na podstawie sekwencji wyselekcjonowanych markerów DArTseq opracowano 15 markerów AS-DArT.

Opracowano dwie częściowe mapy genetyczne chromosomu 6H zawierające marker fenotypowy odporności RBgh173. Mapę 6H(AS-DArT) otrzymano po analizie 94 roślin F<sub>2</sub> populacji 173-1-2 × Manchuria zestawem markerów AS-DArT, a mapę 6H(PAV-DArTseq) dla markerów silicoDArT otrzymanych po analizie DArTseq 43 homozygot F<sub>2</sub>. Analiza porównawcza otrzymanych częściowych map genetycznych chromosomu 6H oraz mapy konsensusowej 6H(consensus\_DArTseq) została przedstawiona na Rysunku 3.

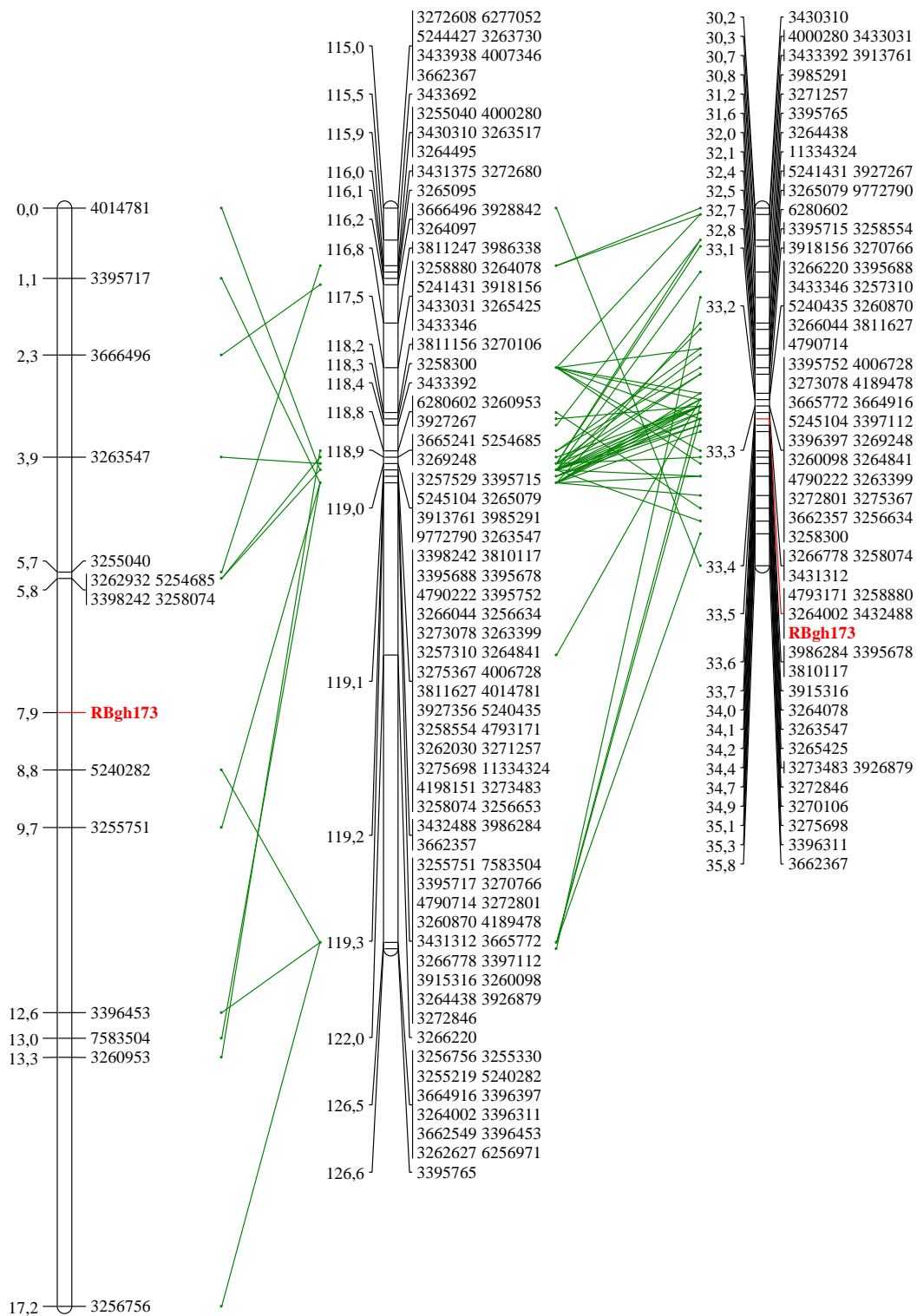
Na chromosomie 6H został zmapowany wcześniej tylko gen odporności *Mlh*. W przeciwieństwie do RBgh173, gen *Mlh* jest dominujący i zlokalizowany na krótkim ramieniu 6H (Ordon 2009). Doniesienia literaturowe wskazują na obecność QTL odporności na 6H (Aghnoum i in. 2010; Spies i in. 2012; Ames i in. 2015). Charakter ilościowy oraz lokalizacja w znacznej odległości od RBgh173 wskazują, że loci te nie są tożsame z genem odporności linii 173-1-2.

Pośród markerów DArTseq blisko sprzężonych z odpornością linii 173-1-2, sześć zostało zlokalizowanych w obrębie sekwencji przewidywanego genu w genomie referencyjnym jęczmienia Hv\_IBSC\_PGSB\_v2 ([www.plants.ensembl.org](http://www.plants.ensembl.org)). Dla czterech z nich jest określona jest sekwencja aminokwasowa przewidywanego białka mogącego brać udział w procesie odporności. Jednym z nich jest gen syntazy sacharozy (ang. *sucrose synthase*). Wykazano, że podczas infekcji metabolizm cukrów w komórkach gospodarza w ulega przeprogramowaniu (Berger i in. 2007; Hamann i in. 2009). Drugi z genów koduje RPA (ang. *replication protein A*), konserwowane białko wiążące DNA. Badania wykazały związek genu *RPA1D Arabidopsis* z odpowiedzią na stresy biotyczne (Aklilu i Culligan 2016). Trzeci z genów koduje transbłonowy transporter należący do nadrodziny Msf (ang. *major facilitator superfamily*). Wykazano indukcję ekspresji *Zm-Mfs1* w kukurydzy podczas infekcji *Cochliobolus heterostrophus* i *C. carbonum* (Simmons i in. 2003). Gen kodujący transferazę ubikwityny (*RING-type E3 ubiquitin transferase*), enzym posttranslacyjnie modyfikujący białka, jest czwartym genem przypisanym na markerze DArTseq sprzężonym z RBgh173. Wykazano, że ligaza E3 ubikwityny jest negatywnym regulatorem odporności w *Arabidopsis* i ryżu (Trujillo i in. 2008; Lu i in. 2011). Należy zaznaczyć, że w pracy analizowano mapy sprzężeń o wysokiej rozdzielczości, jednak stosunkowo niskiej dokładności ze względu na małą liczebność analizowanej populacji. Niemniej jednak podobna wielkość badanej populacji – 61 obiektów genotypowanych na platformie DArTseq – posłużyła analizie potencjalnych genów kandydujących warunkujących odporność jęczmienia na rdzę karłowatą we wcześniejszej pracy (Dracatos i in. 2014).

6H(AS-DArT)

6H(consensus\_DArTseq)

6H(PAV-DArT)

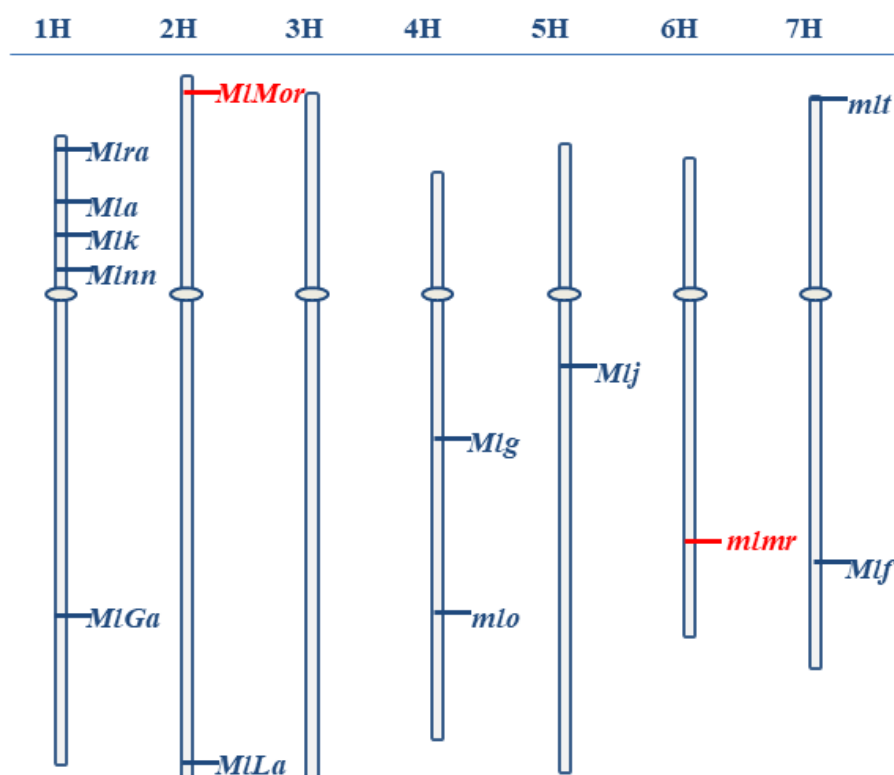


Rys. 3. Analiza porównawcza częściowych map genetycznych chromosomu 6H jęczmienia uzyskanych w analizie markerów DArTseq dla populacji 173-1-2 × Manchuria oraz mapy konsensusowej 6H(consensus\_DArTseq). Mapę 6H(AS-DArT) otrzymano po analizie AS-DArT 94 obiektów, mapę 6H(PAV-DArT) – DArTseq 43 obiektów.

## Podsumowanie

Postęp w hodowli roślin jest kluczowy dla wzmocnienia bezpieczeństwa żywnościowego i zrównoważonej produkcji. Warunkiem jego jest dostępność bogatej puli genowej, która pozwoliłaby hodowcom na korzystne zestawianie ważnych cech z tłem genetycznym odmian. Wiele pożądaných cech istnieje w odmianach miejscowych i dawnych. Potrzebne są badania w celu odtworzenia takich odmian oraz oceny możliwości ich adaptacji. Współczesna biologia molekularna dysponuje szerokim wachlarzem technik i narzędzi, które razem z dostępną pełną sekwencją referencyjną genomu jęczmienia mogą wydajnie przyczynić się do identyfikacji podłoża niesionych cech oraz wspomagania hodowli przy wprowadzeniu ich do odmian elitarnych. Stosowanie odmian odpornych w integrowanej ochronie roślin (ang. *integrated pest management*) jest wpisane w Dyrektywę Parlamentu Europejskiego na rzecz zrównoważonego rozwoju (Dyrektywa 2009/128/WE, 2009).

Przedstawione badania pozwoliły zidentyfikować i zlokalizować na mapie genetycznej dwa nowe geny odporności jęczmienia na mączniaka prawdziwego (Rys. 4). Zgodnie z przyjętą nomenklaturą (Jørgensen 1987; Franckowiak i Lundqvist 2009) geny odporności linii 255-3-3 został nazwany *MLMor* (Piechota i in. 2019), a linii 173-1-2 – *mlmr*.



Rys. 4. Konsensusowa mapa genetyczna jęczmienia (*H. vulgare* L.) z naniesionymi genami odporności na *B. graminis* f. sp. *hordei*, na podstawie Chełkowski i in. (2003), zmienione.

## Wnioski

1. Odmiany miejscowe jęczmienia mogą być źródłem nieznanymi genów odporności.
2. Geny zidentyfikowane w liniach jęczmienia 255-3-3 oraz 173-1-2 poszerzyły dostępną pulę genową jęczmienia o dwa nowe geny odporności na *B. graminis* f. sp. *hordei*.
3. Linie jęczmienia 255-3-3 oraz 173-1-2 są dobrym źródłem odporności dla hodowli nowych odmian, ponieważ niosą odporność na izolaty *B. graminis* f. sp. *hordei* o szerokim spektrum wirulencji, reprezentujące populację patogenu występującą obecnie na terenie Polski, a dodatkowo odporność linii 173-1-2 ma potencjalnie przedłużoną trwałość.
4. Analiza DArTseq pul homozygot przeciwstawnych jest efektywną metodą badawczą, umożliwiającą zlokalizowanie genu na mapie genetycznej, a konwertowanie markerów DArTseq na allelo-specyficzne markery PCR jest ekonomiczną metodą, pozwalającą na szerokie zastosowanie markerów DArTseq.

## Spis literatury

- Agenda ONZ na Rzecz Zrównoważonego Rozwoju 2030. <http://www.un.org.pl/>.
- Aghnoum R, Marcel TC, Johrde A, Pecchioni N, Schweizer P, Niks RE (2010) Basal host resistance of barley to powdery mildew: connecting quantitative trait loci and candidate genes. *Mol Plant Microbe Interact* 23(1):91-102.
- Aklilu BB, Culligan KM (2016) Molecular evolution and functional diversification of Replication Protein A1 in plants. *Front Plant Sci* 7:33.
- Ames N, Dreiseitl A, Steffenson BJ, Muehlbauer GJ (2015) Mining wild barley for powdery mildew resistance. *Plant Pathol* 64:1396-1406.
- Berger S, Sinha AK, Roitsch T (2007) Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. *J Exp Bot* 58(15-16):4019-4026.
- Chełkowski J, Tyrka M, Sobkiewicz A (2003) Resistance genes in barley (*Hordeum vulgare* L.) and their identification with molecular markers. *J Appl Genet* 44(3):291-309.
- Comadran J, Thomas WTB, van Eeuwijk FÁ, Ceccarelli S, Grandó S, Stanca AM i in. (2009) Patterns of genetic diversity and linkage-disequilibrium in a high structured *Hordeum vulgare* association-mapping population for the Mediterranean basin. *Theor Appl Genet* 119:175-187.
- Czembor JH (2000a) Resistance to powdery mildew in barley landraces from Morocco. *J Plant Pathol* 82(3):187-200.
- Czembor JH (2000b) Resistance to powdery mildew in populations of barley from Morocco. *Genet Resour Crop Evol* 47:439-449.
- Czembor JH (2002) Resistance to powdery mildew in selections from Moroccan barley landraces. *Euphytica* 125:397-409.
- Dracatos P, Khatkar MS, Singh D, Park RF (2014) Genetic mapping of a new race specific resistance allele effective to *Puccinia hordei* at the *Rph9/Rph12* locus on chromosome 5HL in barley. *BMC Plant Biol* 14:1598.
- Dreiseitl A (2014) Pathogenic divergence of Central European and Australian populations of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. *Ann Appl Biol* 165:364-372.
- Dyrektywa 2009/128/WE (2009) Dyrektywa Parlamentu Europejskiego na rzecz zrównoważonego rozwoju. Załącznik III Ogólne zasady integrowanej ochrony roślin.
- FAOSTAT (2017) Statistical Division of the UN Food and Agriculture Organization. <http://www.fao.org/faostat>.
- Franckowiak JD, Lundqvist U (2009) Rules for nomenclature and gene symbolization in barley. *Barley Genetics Newsletter* 40:178-182.
- GUS (2017) Główny Urząd Statystyczny. <https://stat.gov.pl/>.
- Hamann T, Bennett M, Mansfield J, Somerville C (2009) Identification of cell-wall stress as a hexosedependent and osmosensitive regulator of plant responses. *Plant J* 57:10151026.
- Hoseinzadeh P, Zhou R, Mascher M, Himmelbach A, Niks RE, Schweizer P, Stein N (2019) High resolution genetic and physical mapping of a major powdery mildew resistance locus in barley. *Front Plant Sci* 10:146.
- Jørgensen JH (1987) Specific recommendation B. Designations of barley powdery mildew resistance and virulence in Europe. W: Wolfe MS, Limpert E (Ed) Integrated control of cereal mildews: monitoring the pathogen. *Advances in agricultural biotechnology. Proceedings of seminar in the community programme of coordinated research of energy in agriculture*, Freising-Weihenstephan, Federal Republic of Germany, 4-6 November 1986, pp 1-4.
- Jørgensen JH, Wolfe M (1994) Genetics of powdery mildew resistance in barley. *Crit Rev Plant Sci* 13(1):97-119.

- Lu D, Lin W, Gao X, Wu S, Cheng C, Avila J, Heese A, Devarenne TP, He P, Shan L (2011) Direct ubiquitination of pattern recognition receptor FLS2 attenuates plant innate immunity. *Science* 332(6036):1439-1442.
- Lucas JA, Hawkins NJ, Fraaije BA (2015) The evolution of fungicide resistance. *Adv Appl Microbiol* 90:29-92.
- Newton AC, Akar T, Baresel JP, Bebeli PJ, Bettencourt E i in. (2010) Cereal landraces for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30(2):237-269.
- Ordon F (2009) Coordinator's Report: Disease and Pest resistance genes. W: Lundqvist U (Ed.) Reports of the Coordinators. Overall coordinator's report. *Barley Genetics Newsletter* 39:24-76, pp 58-69.
- Pavan S, Jacobsen E, Visser RGF, Bai Y (2010) Loss of susceptibility as a novel breeding strategy for durable and broad-spectrum resistance. *Mol Breed* 25:1-12.
- Pickering RA, Hill AM, Michel M, Timmerman-Vaughan GM (1995) The transfer of a powdery mildew resistance gene from *Hordeum bulbosum* L. to barley (*H. vulgare* L.) chromosome 2 (2L). *Theor Appl Genet* 91:1288-1292.
- Piechota U, Czembor PC, Słowacki P, Czembor JH (2019) Identifying a novel powdery mildew resistance gene in a barley landrace from Morocco. *J Appl Genetics*. 60(3):243-254.
- Raport z konsultacji publicznych Strategii Zrównoważonego Rozwoju Wsi, Rolnictwa i Rybactwa 2030, 2019 Warszawa, 2 sierpnia 2019r. [www.gov.pl](http://www.gov.pl).
- Řepková J, Tuterová K, Dreiseitl A, Soldánová M (2009) Characterization and chromosomal location of powdery mildew resistance genes from wild barley PI282605. *J Plant Dis Protect* 116(6):257-259.
- Savary S, Ficke A, Aubertot JN, Hollier C (2012) Crop losses due to diseases and their implications for global food production losses and food security. *Food Sec* 4:519-537.
- Schönfeld M, Ragni A, Fischbeck G, Jahoor A (1996) RFLP mapping of three new resistance loci for resistance genes to powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*) in barley. *Theor Appl Genet* 93:48-56.
- Simmons CR, Fridlender M, Navarro PA, Yalpani N (2003) A maize defense-inducible gene is a major facilitator superfamily member related to bacterial multidrug resistance efflux antiporters. *Plant Mol Biol* 52:433-446.
- Singh B, Mehta S, Aggarwal SK, Tiwari M, Bhuyan SI, Bhatia S, Islam MA (2019) Barley, disease resistance and molecular breeding approaches. W: Wani SH (Ed) Disease resistance in crop plants. Springer Nature, Switzerland. pp. 261-299.
- Spies A, Korzun V, Bayles R, Rajaraman J, Himmelbach A, Hedley PE, Schweizer P (2012) Allele mining in barley genetic resources reveals genes of race-non-specific powdery mildew resistance. *Front Plant Sci* 2:113.
- Trujillo M, Ichimura K, Casais K, Shirasu K (2008) Negative regulation of PAMP-triggered immunity by an E3 ubiquitin ligase triplet in *Arabidopsis*. *Curr Biol* 18:1396-1401.
- Tuterová K, Řepková J, Lizal P, Dreiseitl A (2010) Mapping of powdery mildew resistance gene in newly determined accession of *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*. *Ann Appl Biol* 156(2):157-165.
- von Korff M, Wang H, Léon J, Pillen K (2005) AB-QTL analysis in spring barley. I. Detection of resistance genes against powdery mildew, leaf rust and scald introgressed from wild barley. *Theor Appl Genet* 111(3):583-590.
- Walters DR, Avrova A, Bingham IJ, Burnett FJ, Fountaine J, Havis ND, Hoad SP, Hughes G, Looseley M, Oxley SJP, Renwick A, Topp CFE, Newton AC (2012) Control of foliar diseases in barley: towards an integrated approach. *Eur J Plant Pathol* 133(1):33-73.
- Wspólna Polityka Rolna Unii Europejskiej na lata 2021-2027. [https://europa.eu/rapid/press-release\\_MEMO-18-3974\\_en.htm](https://europa.eu/rapid/press-release_MEMO-18-3974_en.htm).