

Antje Habekuß¹, Margret Scholz²

***Hordeum bulbosum* – Eine Quelle wertvoller Resistenzen gegenüber biotischen und abiotischen Stressfaktoren – Bericht über eine Sammelreise nach Israel zu den natürlichen Standorten dieser Gerstenwildart**

Hordeum bulbosum – a source of valuable resistances to biotic and abiotic stresses – Report about a collecting journey to the natural habitats of this wild barley in Israel

241

Zusammenfassung

Die Wildgerste *Hordeum bulbosum* (Hb) ist eine bedeutende Quelle für wertvolle Gene bzw. Genvarianten im Hinblick auf die Anpassung der Kulturgerste *Hordeum vulgare* an sich ändernde Umweltbedingungen. Dies belegen die bereits in *H. bulbosum* identifizierten und in die Kulturgerste übertragenen Resistenzen gegenüber pilzlichen Schaderregern und verschiedenen Virose. Im Rahmen einer vom Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) geförderten bilateralen deutsch-israelischen Zusammenarbeit wird über eine Sammelreise berichtet, die den systematischen Aufbau einer Kollektion dieser Wildgerste zum Ziel hat, um Erkenntnisse über die genetische Diversität zu gewinnen und neue Resistenzquellen zu identifizieren.

Stichwörter: *Hordeum bulbosum*, Sammelreise in Israel, Genotypisierung, Phänotypisierung

Abstract

Wild barley *Hordeum bulbosum* is an important genetic resource for the adaptation of cultivated barley to climate

changes, especially for the improvement of resistance to biotic and abiotic stress. Within a bilateral German-Israeli cooperation project supported by the Federal Ministry of Food and Agriculture (BMEL) a collection trip was carried out in June 2013 with the aim to develop a systematic collection of *H. bulbosum* from most of the natural habitats in Israel to get more detailed information about the genetic diversity of this species and to identify new sources of resistance.

Key words: *Hordeum bulbosum*, collecting tour in Israel, genotyping, phenotyping

Der sekundäre Genpool der Gerste als Quelle neuer genetischer Diversität

Der sekundäre Genpool der Gerste ist eine bisher nur wenig genutzte Quelle wertvoller Resistenzgene gegen pilzliche und virale Schaderreger. Als einzige Art repräsentiert die Wildgerste *Hordeum bulbosum* L. den sekundären Genpool der Kulturgerste (*H. vulgare*). *H. bulbosum* ist ein obligater Fremdbefruchter mit einem gut funktionierenden Selbstinkompatibilitätssystem (LUNDQVIST, 1962). Diese Wildgerste verdankt ihren Namen zwiebelartigen

Institut

Julius Kühn-Institut – Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Institut für Resistenzforschung und Stresstoleranz, Quedlinburg¹

Julius Kühn-Institut – Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Institut für Züchtungsforschung an landwirtschaftlichen Kulturen, Groß Lüsewitz²

Kontaktanschrift

Dr. Antje Habekuß, Julius Kühn-Institut, Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Institut für Resistenzforschung und Stresstoleranz, Erwin-Baur-Str. 27, 06484 Quedlinburg, Germany, E-Mail: antje.habekuss@jki.bund.de

Zur Veröffentlichung angenommen

22. Januar 2014

Verdickungen an der Halmbasis, den sogenannten Bulben. Während die oberirdischen Sprosssteile in den Sommermonaten absterben, überdauern die meristematischen Zellen der Bulben die Trocken- und Hitzeperioden und regenerieren mit Beginn der Niederschläge ihre vegetativen Organe. *H. bulbosum* verfügt über zahlreiche Resistenzeigenschaften gegenüber biotischen und abiotischen Stressfaktoren, was sie zu einer besonders wertvollen pflanzen-genetischen Ressource macht. Die erste umfangreiche Resistenzbeschreibung eines Sortimentes von 109 *H. bulbosum*-Akzessionen mit Herkünften aus Europa, Nord- und Südamerika, Asien und Australien erfolgte durch MICHEL (1996). MICHEL (1996) detektierte *H. bulbosum*-Akzessionen mit kombinierten Resistenzen gegenüber Mehltau, Zwergrost, Typhula-Fäule sowie den bodenbürtigen Gerstengelmosaikviren (BaMMV, BaYMV-1 und -2). Andere Akzessionen zeigten Resistenz gegenüber nur einem, zwei oder drei dieser Krankheitserreger. XU und SNAPE (1989) wiesen rassenspezifische Resistenzen gegenüber Mehltau, Gelbrost und Braunrost in vier Akzessionen nach. Darüber hinaus wurde in *H. bulbosum* auch Resistenz gegenüber der Russischen Weizenblattlaus *Diuraphis noxia* (GIANOLI und NIEMEYER, 1998) beobachtet.

Nutzung von *Hordeum bulbosum* in der Pflanzenzüchtung

H. bulbosum ($2n = 2x = 24$) diente in der Vergangenheit zur Gewinnung doppelhaploider (DH) Pflanzen durch die sogenannte Bulbosum-Technik. Dabei entstehen die DH-Pflanzen durch Eliminierung der *H. bulbosum*-Chromosomen in den jungen Embryonen kurz nach der Bestäubung von *Hordeum vulgare* mit Pollen von *H. bulbosum* und anschließender identischer Verdopplung des Chromosomensatzes durch eine Colchizinbehandlung (THOMAS und PICKERING, 1983). Inzwischen werden DH-Linien weltweit durch Antherenkultur erzeugt.

Nicht in jedem Fall führt die Kreuzung von Gerste mit *H. bulbosum* zu einer vollständigen Eliminierung des Chromosomensatzes der Wildgerste. Mitunter bleiben einzelne ihrer Chromosomen in den Hybriden erhalten oder es kommt zum Austausch von Chromosomensegmenten zwischen Kultur- und Wildgerste. Diese Segmente können wertvolle Resistenzgene tragen. Eigene kürzlich gewonnene Ergebnisse zeigen, dass die Größe der übertragenen Segmente beträchtlich variieren kann. So wurden nach In-situ-Hybridisierung Individuen mit einem vollständigen Chromosomenarm der Wildgerste beobachtet, während andere übertragene Segmente aufgrund ihrer geringen Größe nur schwer nachweisbar waren. In den meisten Fällen jedoch werden nur die terminalen Enden der Chromosomen ausgetauscht. Seltener befinden sich die Segmente des Wildelters im subterminalen Bereich.

Weltweit wurden zahlreiche Artkreuzungen sowohl mit diploider ($2n = 2x = 14$) als auch mit tetraploider ($2n = 4x = 28$) *H. bulbosum* durchgeführt (LANGE, 1969; BENNETT et al., 1976; POHLER und SZIGAT, 1982; XU und SNAPE, 1989; XU und KASHA, 1992; PICKERING et al., 1997).

Den Autoren gelang es, das bisher nicht erschlossene Potential des sekundären Genpools der Gerste nutzbar zu machen. Neben Resistenzfaktoren gegen verschiedene pilzliche Erreger wurden auch Gene in die Gerste übertragen, die Resistenz gegenüber den bodenbürtigen Gelbmosaikviren bewirken (Tab. 1). Darüber hinaus wurde in einer aus Uruguay stammenden Akzession ein bislang einzigartiges Resistenzgen gegenüber dem Gerstengelverzweigungsvirus (BYDV-PAV) nachgewiesen, dass die Übertragung des Virus durch die Blattläuse verhindert, die inokulierten Pflanzen sind virusfrei (HABEKUSS et al., 2004; SCHLIEPHAKE et al., 2013). SCHOLZ et al. (2009) gelang die Überführung dieses Resistenzgens in die Kulturgerste.

Aufbau eines definierten israelischen *H. bulbosum*-Sortiments

Um über ein gut definiertes *H. bulbosum*-Sortiment für die Übertragung wünschenswerter Gene zu verfügen, wurde im Rahmen einer bilateralen deutsch-israelischen Kooperation zwischen dem Julius Kühn-Institut – Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen (JKI) (Institut für Züchtungsforschung an landwirtschaftlichen Kulturen; Institut für Resistenzforschung und Stresstoleranz) und dem Institute for Cereal Crops Improvement (ICCI) der Universität Tel Aviv vereinbart, ein neues Sortiment zu entwickeln, das das gesamte Verbreitungsspektrum dieser Wildgerste in Israel abdeckt. Auf der Grundlage des Geografischen Informationssystems Israels (GIS, (<http://www.biogis.huji.ac.il/>)) sollen 100 Akzessionen mit den über GPS ermittelten Koordinaten der Fundorte gesammelt werden. Diese Koordinaten gestatten, den geografischen Bezug der einzelnen Sammlungsmuster herzustellen. Dabei stellt jeder Sammelpunkt eine Akzession dar. Ein Teil des Saatgutes jeder Akzession soll in der Genbank des ICCI gelagert und vermehrt werden. Der Rest dient der Phänotypisierung und Genotypisierung, die im ICCI sowie im Institut für Resistenzforschung und Stresstoleranz des JKI erfolgen werden. Auf der Grundlage molekularer Verwandtschaftsanalysen soll die genetische Diversität (Inzuchtkoeffizient, Grad der Heterozygotie) der *H. bulbosum*-Kollektion dargestellt und ihr Bezug zu ökogeografischen Faktoren gesetzt werden. Die Ergebnisse werden Informationen über den GenFlow und den Effekt der natürlichen Selektion auf die Populationsstruktur liefern. Darüber hinaus stellen sie eine wichtige Entscheidungshilfe bei der zukünftigen Auswahl der Kreuzungseltern für die Übertragung von Eigenschaften zur Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen in die Kulturgerste dar.

Bisherige Sammelregionen für das Sortiment

Unsere Sammelreise fand unter Leitung des Kurators der ICCI-Genbank, Dr. Hanan SELA, vom 4. bis 6. Juni 2013 statt. Um die Diversität von *H. bulbosum* zu erfassen, führte uns die Route über ca. 1000 km zu 37 Sammelorten

in geografisch verschiedene Regionen mit unterschiedlichen Bodenarten entlang eines Klimagradienten von Süden nach Norden. Für Israel werden 39 Hauptbodentypen beschrieben (DAN, 1988). Die Sammelreise erstreckte sich von der Negev-Wüste im Süden (Breitengrad 31,3) bis zum Berg Meiron in Galilea (Breitengrad 32,9). Der Höhenunterschied reichte von 100 m unter dem Meeresspiegel (u.d.M.) bis 1100 m über dem Meeresspiegel (ü.d.M.). Die jährlichen Niederschlagsmengen in dieser Region variieren zwischen 230 und 920 mm. Die Abb. 1 zeigt die 37 Sammelorte.

Im Gebiet der Judäischen Berge

Der erste Sammlungstag führte von Tel Aviv in südöstliche Richtung in das Gebiet der Judäischen Berge (Abb. 2) mit

seinen sanften Hügelketten (9 Sammelpunkte). In dieser Region erreichen die jährlichen Niederschläge 500 bis 600 mm. In dem 100 bis 200 m ü.d.M. gelegenen Gebiet gedeiht *H. bulbosum* auf löss- und lehmhaltigem Boden in Gemeinschaft zahlreicher Wildpflanzen (Abb. 3). Stängel und Blätter von *H. spontaneum* und Wildhafer wiesen starken Schwarzrostbefall auf, während dagegen die in unmittelbarer Nachbarschaft stehenden *H. bulbosum*-Pflanzen keine Symptome zeigten. Von hier aus ging es auf die 200 bis 700 m hohen Berge der Judean Mountains mit ihrer charakteristischen mediterranen Roterde (Terra rossa, Abb. 4). Jährlich fallen hier ca. 100 mm mehr Niederschläge als im Flachland. In 400 m ü.d.M. ist der durch seine zahlreichen Höhlen bekannte Nationalpark Bet Guvrin-Maresha gelegen. In den unterirdischen Glocken-

Tab. 1. Durch interspezifische *H. vulgare* × *H. bulbosum*-Kreuzungen übertragene Resistenzen und ihre chromosomale Lokalisation

Resistenz	<i>H. bulbosum</i> Donor	<i>H. vulgare</i> Elter	Chromosom	Resistenzgen	Quelle
Mehltau	A17	'Emir'	2HS		SHTAYA et al., 2007
	2032	'Emir'	2HS		ZHANG et al., 2001
	S1	'Vada'	2HS	<i>Mlhb</i> ¹	PICKERING et al., 1995; SHTAYA et al., 2007
	A42	'Vogelsanger Gold', Stamm 5, 'Borwina'	2HS	<i>Mlhb</i>	SZIGAT und SZIGAT, 1991; MICHEL, 1996
	GBC141	'Su Pie'	2HL		XU und KASHA, 1992; KASHA et al., 1996
	A17	'Emir'	7HL		SHTAYA et al., 2007
Zwergrost	Cb2920/4	'Emir'	2HS		PICKERING et al., 2004
	2032	'Emir'	2HL	<i>Rph18</i>	SHTAYA et al., 2007; JOHNSTON et al., 2013
	A42	'Vogelsanger Gold', Stamm 5, 'Borwina'	n.l. ²		WALTHER et al., 2000
	A17	'Golden Promise'	2HL	<i>Rph22</i>	JOHNSTON et al., 2013
	A17	'Emir'	4HL		PICKERING et al., 2004
Schwarzrost	2920/4	'Golden Promise'	6HS	<i>rpg6</i>	FETCH et al., 2009
<i>Septoria speckled leaf blotch</i>	2920/4	'Emir'	4HL		TOUBIA-RAHME et al., 2003
<i>Rhynchosporium secalis</i>	Crete 6/2	'Emir'	2HL		SINGH et al., 2004
	A17	'Emir'	4HS	<i>Rrs16</i> ^{Hb}	PICKERING et al., 2006
Gerstengelmosaikvirus	A42	'Borwina'	2HL	<i>Rym16</i> ^{Hb}	SZIGAT und SZIGAT, 1991; MICHEL, 1996; WALTHER et al., 2000; RUGE-WEHLING et al., 2006
	A42	'Borwina'	6HS	<i>Rym14</i> ^{Hb}	SZIGAT und SZIGAT, 1991; MICHEL, 1996; WALTHER et al., 2000; RUGE et al., 2003
Gerstengelverzweigungsvirus	A17	'Igri'	3HL	<i>Ryd4</i> ^{Hb}	SCHOLZ et al., 2009

¹ ein dominantes Gen, das allel ist zu *Mlhb* (MICHEL, 1996); ² n.l. nicht lokalisiert



Abb. 1. Übersicht zu den 37 Sammelorten von *Hordeum bulbosum* (Fähnchen).

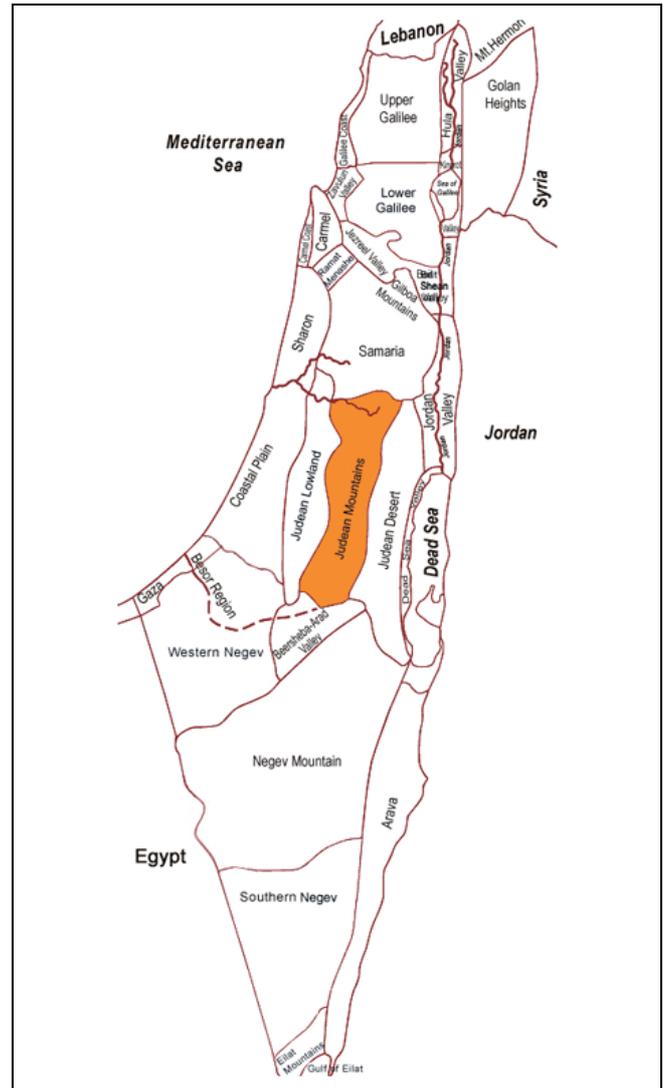


Abb. 2. Regionen in Israel.



Abb. 3. Pflanzenbestand mit *H. bulbosum*.



Abb. 4. Roterde (Terra rossa).

höhlen wurde in der muslimischen und byzantinischen Zeit Kalkstein abgebaut (Abb. 5). Der letzte Fundort des ersten Sammlungstages lag 200 bis 300 m ü.d.M. südlich von Hashfela.

Von der Negev-Wüste bis zur Grenze Jordaniens

Am folgenden Tag fuhren wir in südliche Richtung in die Negev-Wüste bis an die jordanische Grenze (Abb. 6). Die 100 bis 200 m hoch gelegene Negev-Wüste nimmt 60% des Landes ein. Charakteristisch für diese Region ist der trockene, lösshaltige, braune Boden. In den Wintermonaten fallen 300 bis 400 mm Niederschlag. Wir trafen hier auf nomadisierende Beduinen. Die intensive Beweidung mit Schafen und Ziegen übt auf die Vegetation der Halbwüsten einen starken Selektionsdruck aus (fünf Sammelpunkte). In südliche Richtung weiterfahrend setzten wir unsere Sammlung in 400 bis 800 m Höhe auf dem Mt. Hebron fort (fünf Sammelpunkte). Die Bodentypen wechseln hier von kalkreichen, oft dunkelgraubraunen Rendzinen über gelbe, sehr kalkhaltige, lehmig bis sandig lehmige Steppenböden bis zu den schon bekannten mediterranen Roterden. Mit jährlich 200 bis 250 mm Niederschlä-



Abb. 5. Glockenhöhle im Nationalpark Bet Guvrin-Maresha.



Abb. 6. Felswüste des Jordantals als Folge des Kahlschlags ehemals flächendeckender Wälder.

gen ist dies die trockenste Region, in der wir *H. bulbosum*-Ähren sammelten.

Von hier fuhren wir zur 50 bis 150 m hoch gelegenen, niederschlagsreicheren (400 bis 500 mm/Jahr) West Negev, wo wir an drei weiteren Standorten Wildgerste fanden (Abb. 7).

In der Region Galilea

Der letzte Tag der Sammelreise führte uns in nördliche Richtung in die Region Galilea. Wir erweiterten unsere Sammlung mit *H. bulbosum*-Ähren von neun verschiedenen Standorten in einem 100 bis 400 m hoch gelegenen Areal mit jährlichen Niederschlagsmengen von 500 bis 650 mm. Die Wildgerste gedeiht hier auf verschiedenen Bodentypen. Man findet sie auf den „Terra rossa“-Böden, auf humusarmen, lehmigen Böden und sie wächst ebenso zwischen Basaltgesteinen vulkanischen Ursprungs (Abb. 8).

Weitere sechs Standorte in der Nähe des 100 m u.d.M. gelegenen Sees Galilea (Abb. 9) bis hin zum Mt. Meron mit einer Höhe von 1200 m ergänzten die Sammlung. Die jährlichen Niederschlagsmengen reichen hier von 470 bis 900 mm.



Abb. 7. *H. bulbosum* in der Negev-Wüste.



Abb. 8. *H. bulbosum* auf einem Standort vulkanischen Ursprungs.



Abb. 9. Blick auf den See von Galilea.



Abb. 10. Zunehmender Industrie- und Siedlungsbau verdrängen die natürlichen Standorte der Wildpflanzen.

Fazit

Auf der Sammelreise wurde deutlich, dass als Folge der zunehmenden Bebauung (Straßenbau, Siedlungsbau, Industriebauten, Abb. 10) von bisher wenig bzw. nicht genutzten Gebieten und intensiv betriebener Landwirtschaft, insbesondere Weidewirtschaft (Abb. 11), die natürlichen Habitate der genetischen Ressourcen zurückgedrängt und zum Teil auch völlig zerstört werden. Umso mehr kommt der Sicherung dieser wertvollen genetischen Ressourcen eine große Bedeutung zu.

Im Verlauf der Reise konnte ein Drittel der geplanten *H. bulbosum*-Kollektion gewonnen werden. In ersten Tests wurden Akzessionen mit Resistenz gegen die Netzfleckenkrankheit identifiziert, einer Gerstenkrankheit, die in Israel aufgrund ihres epidemischen Auftretens in den 1950er Jahren zum starken Rückgang des Gerstenanbaues führte. Nach vorläufigen Ergebnissen aus den Virusresistenzprüfungen konnten zwei von 70 getesteten Pflanzen aus 21 Akzessionen nicht mit dem Gerstengelverzweigungsvirus (BYDV-PAV) infiziert werden. Eine Weiterführung der Arbeiten ist im Rahmen der bilateralen Kooperation geplant.



Abb. 11. Intensive Weidewirtschaft gefährdet die *H. bulbosum*-Bestände.

Literatur

- BENNETT, M.D., R.A. FINCH, I.R. BARCLAY, 1976: The time, rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids. *Chromosoma* **54**, 175-200.
- DAN, J., 1988: The soils of the land of Israel. In: YOM-TOV, Y., E. TCHERNOV (Eds.): *The Zoogeography of Israel. The distribution and abundance at a zoogeographical crossroad*, 95-128. Dordrecht, Junk Publishers, 1-600.
- FETCH, T., P.A. JOHNSTON, R. PICKERING, 2009: Chromosomal location and inheritance of stem rust resistance transferred from *Hordeum bulbosum* into cultivated barley (*H. vulgare*). *Phytopathology* **99**, 339-343.
- GIANOLI, E., H.M. NIEMEYER, 1998: DIBOA in wild Poaceae: sources of resistance to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) and the greenbug (*Schizaphis graminum*). *Euphytica* **102**, 317-321.
- HABEKUSS, A., E. SCHLIEPHAKE, F. EHRIG, 2004: *Hordeum bulbosum* – a source for BYDV resistance. *Proceedings 9th International Barley Genetics Symposium*, Brno, 20-26 June 2004, 787-791.
- JOHNSTON, P.A., R.E. NIKS, V. MEIYALAGHAN, E. BLANCHET, R. PICKERING, 2013: *Rph22*: mapping of a novel leaf rust resistance gene introgressed from the non-host *Hordeum bulbosum* L. into cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* **126**, 163-1625.
- KASHA, K.J., R.A. PICKERING, H.M. WILLIAM, A. HILL, R. ORO, S. READER, J.W. SNAPE, 1996: GISH and RFLP facilitated identification of a barley chromosome carrying powdery mildew resistance from *Hordeum bulbosum*. *Proceedings 7th International Barley Genetics Symposium*, Saskatoon, Canada, 30 July – 6 August 1996.
- LANGE, W., 1969: Zytogenetische und embryologische Untersuchungen von *H. vulgare* × *H. bulbosum*-Kreuzungsnachkommen. Wageningen, Zentrum für Landbaupublikation und Landbaudokumentation, 162 S.
- LUNDQVIST, A., 1962: Self-incompatibility in diploid *H. bulbosum* L. *Hereditas* **48**, 138-152.
- MICHEL, M., 1996: Untersuchungen zur Übertragung von Resistenzgenen aus der Wildart *Hordeum bulbosum* L. in die Kulturgerste *Hordeum vulgare* L. PhD Thesis, Lehrstuhl für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Technische Universität München, 117 S.
- PICKERING, R.A., A.M. HILL, M. MICHEL, G.M. TIMMERMANN-VAUGHAN, 1995: The transfer of a powdery mildew resistance gene from *Hordeum bulbosum* L. to barley (*H. vulgare* L.) chromosome 2(2L). *Theoretical and Applied Genetics* **91**, 1288-1292.
- PICKERING, R.A., W.F. RENNI, M.G. CROMEY, 1997: Disease resistant material available from the wide hybridization programme at DSIR. *Barley Genetic Newsletter* **31**, 248-259.
- PICKERING, R.A., B.J. STEFFENSON, A.M. HILL, I. BOROVKOVA, 1998: Association of leaf rust and powdery mildew resistance in a recombinant derived from a *Hordeum vulgare* × *Hordeum bulbosum* hybrid. *Plant Breeding* **117**, 83-84.
- PICKERING, R.A., S. HUDAKOVA, A. HOUBEN, P.A. JOHNSTON, R.C. BUTLER, 2004: Reduced metaphase I associations between the short arms of homoeologous chromosomes in a *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. diploid hybrid influences the frequency of recombinant progeny. *Theoretical and Applied Genetics* **109**, 911-916.

- PICKERING, R.A., S. MALYSHEV, G. KÜNZEL, P.A. JOHNSTON, V. KORZUN, M. MENKE, I. SCHUBERT, 2000: Locating introgressions of *Hordeum bulbosum* chromatin within the *H. vulgare* genome. *Theoretical and Applied Genetics* **100**, 27-31.
- PICKERING, R., B. RUGE-WEHLING, P.A. JOHNSTON, G. SCHWEIZER, P. ACKERMANN, P. WEHLING, 2006: The transfer of a gene conferring resistance to scald (*Rhynchosporium secalis*) from *Hordeum bulbosum* into *H. vulgare* chromosome 4HS. *Plant Breeding* **125**, 576-579.
- POHLER, W., G. SZIGAT, 1982: Versuche zur rekombinativen Genübertragung von der Wildgerste *Hordeum bulbosum* auf die Kulturgerste *H. vulgare*. 1. Mitt. Die Rückkreuzung VV × BBVV. *Archiv für Züchtungsforschung* **12**, 87-100.
- RUGE-WEHLING, B., A. LINZ, A. HABEKUSS, P. WEHLING, 2006: Mapping of *Rym16^{Hb}*, the second soil-borne virus-resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum*. *Theoretical and Applied Genetics* **113**, 867-873.
- RUGE, B., A. LINZ, R. PICKERING, G. PROESELER, P. GREIF, P. WEHLING, 2003: Mapping of *Rym14^{Hb}*, a gene introgressed from *Hordeum bulbosum* and conferring resistance to BaMMV and BaYMV in barley. *Theoretical and Applied Genetics* **107**, 965-971.
- SCHLIEPHAKE, E., A. HABEKUSS, M. SCHOLZ, F. ORDON, 2013: Barley yellow dwarf virus transmission and feeding behaviour of *Rhopalosiphum padi* on different *Hordeum bulbosum* clones. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **146**, 347-356.
- SCHOLZ, M., B. RUGE-WEHLING, A. HABEKUSS, O. SCHRADER, G. PENDINE, K. FISCHER, P. WEHLING, 2009: *Ryd4^{Hb}*: a novel resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum* into barley and conferring complete and dominant resistance to the barley yellow dwarf virus. *Theoretical and Applied Genetics* **119**, 837-849.
- SHTAYA, M.J.Y., J.C. SILLERO, K. FLATH, R. PICKERING, D. RUBIALES, 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 Breeding* **126**, 259-267.
- SZIGAT, G., G. SZIGAT, 1991: Amphidiploid hybrids between *Hordeum vulgare* and *H. bulbosum* – basis for the development of new initial material for winter barley breeding. *Vorträge für Pflanzenzüchtung* **20**, 34-39.
- SINGH, A.K., B.G. ROSSNAGEL, G.J. SCOLES, R.A. PICKERING, 2004: Identification of a quantitatively inherited source of *Hordeum bulbosum* derived scald resistance from barley line 926K2/11/1/5/1. *Canadian Journal of Plant Science* **84**, 935-938.
- THOMAS, H.M., R.A. PICKERING, 1983: Chromosome elimination in *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* hybrids 1. Comparison of stable and unstable amphidiploids. *Theoretical and Applied Genetics* **66**, 135-140.
- TOUBIA-RAHME, H., P.A. JOHNSTON, R.A. PICKERING, B.J. STEFFENSON, 2003: Inheritance and chromosomal location of *Septoria passerinii* resistance introgressed from *Hordeum bulbosum* into *Hordeum vulgare*. *Plant Breeding* **122**, 405-409.
- WALTHER, U., H. RAPKE, G. PROESELER, G. SZIGAT, 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 Breeding* **119**, 215-218.
- XU, J., K.J. KASHA, 1992: Transfer of a dominant gene for powdery mildew resistance and DNA from *Hordeum bulbosum* into cultivated barley (*H. vulgare*). *Theoretical and Applied Genetics* **84**, 771-777.
- XU, J., W. SNAPE, 1989: The resistance of *Hordeum bulbosum* and its hybrids with *H. vulgare* to common fungal pathogens. *Euphytica* **41**, 273-276.
- ZHANG, L., R.A. PICKERING, B.G. MURRAY, 2001: *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* tetraploid hybrid provides useful agronomic introgression lines for breeders. *New Zealand Journal of Crop and Horticulture Science* **29**, 239-246.