

A HŐSTRESSZ HATÁSA ÁRPALISZTHARMAT FERTŐZÉSRE KÜLÖNBÖZŐ ÁRPAFAJTÁKBAN ÉS NEMESÍTÉSI VONALAKBAN

Künstler András¹, Kolozsváriné Nagy Judit¹, Schwarzinger Ildikó¹, Bányai Judit², Kunos Viola², Fodor József¹, Mészáros Klára² és Király Lóránt¹

¹Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézet, ELKH, 1022 Budapest, Herman Ottó út 15.

²Agrártudományi Kutatóközpont, Mezőgazdasági Intézet, ELKH, 2462 Martonvásár, Brunszvik u. 2.

E-mail: kiraly.lorant@atk.hu

*A magas hőmérsékleti stressz (hőstressz) jelentősen csökkenti az árpa (*Hordeum vulgare*) termésátlagát, ugyanakkor magas hőmérsékleten a növény védekezési mechanizmusai is megváltoznak az egyik legjelentősebb kórokozójával, az árpalisztharmattal (*Blumeria graminis* f. sp. hordei) szemben. Korábbi kutatások elsősorban a rövid távú hőstressz, az ún. hősokk hatását vizsgálták. Jelen kutatás keretében magyar nemesítésű árpa vonalakban (MvHV07-17; MvHV118-17) és egy lisztharmat rezisztencia szempontjából jól jellemzett, nemzetközileg ismert árpafajtában (cv. Ingrid) és közel izogén vonalaiban (Ingrid Mla12, Mlg és mlo5) vizsgáltuk mind a rövid ideig tartó hősokk, mind a hosszabb ideig tartó hőhullámok hatását a lisztharmattal szembeni ellenálló képességre. Hőstressznek kitett árpa növényeken értékeltük a lisztharmat fertőzés tüneteit, valamint a lisztharmat gomba biomassza mennyiségének változását is vizsgáltuk RT-qPCR módszer segítségével. Eredményeink szerint a legtöbb vizsgált árpavonalban a hőstressz csökkentette a lisztharmattal szembeni rezisztenciát, amely mind a fokozott lisztharmatos tünetek megjelenésében, mind a nagyobb gomba biomassza mennyiségben nyilvánult. Egy magyar nemesítésű árpa vonalban (MvHV07-17) a hosszabb ideig tartó magas hőmérséklet hatására sem jelentek meg lisztharmatos tünetek és a gomba biomassza mennyiségének növekedése is jelentéktelen volt. Eredményeink rámutatnak arra, hogy a közeljövőben egyre fontosabb lesz annak vizsgálata, hogy az egyes termesztett növényfajták hogyan képesek megtartani betegség rezisztenciájukat szélsőséges környezeti körülmények között.*

Kulcsszavak: árpa, árpalisztharmat, hőstressz, klímaváltozás, növényi betegség rezisztencia

A napjainkban is zajló globális klímaváltozás miatt jelentkező szokatlan környezeti tényezők, mint például a tartós szárazság, illetve vízzel való borítottság, sóstressz, vagy éppen a hőhullámok alapvetően befolyásolják a termesztett növények kórokozókkal szembeni ellenállóképességét. Ezen környezeti tényezők közül a növényeket talán leginkább befolyásoló hatás a magas hőmérséklet. A globális klimatikus modellek előrejelzései szerint a XXI. század végére bolygónk átlaghőmérséklete 2–5 °C-kal lesz magasabb a mostani átlaghőmérséklethez képest (Bokszczanin és mtsai 2013). Ugyanakkor magyar kutatók kimutatták, hogy az átlaghőmérséklet 1 °C-os emelkedése 9,6–14,8%-kal csökkentette hazánkban a négy

legfontosabb gabonanövény termését 1981–2010 között (Pinke és Lövei 2017). Világszerte a különböző gabonaféléknek az élelmezésben és takarmányozásban betöltött szerepe elsődleges fontosságú, ezért ismernünk kell, hogy a hőmérséklet emelkedése milyen hatással van a gabonatermesztésre. Továbbá bolygónk lakosságának élelmiszer ellátásához várhatóan 70%-kal több élelmiszerre lesz szükség a XXI. század közepére, mint napjainkban, ezért az élelmiszer előállítás biztonsága elsődleges fontosságú (Tamburino és mtsai 2020). Az általunk is vizsgált árpa (*Hordeum vulgare* L.) a negyedik legfontosabb gabonanövény a világon (Cantalpedra és mtsai 2018), ezért a hőstressz hatásának vizsgálata az árpatermesztésre gaz-

daságilag is jelentős kérdés. A fenti adatokból is látszik, hogy a hőstressz önmagában súlyos probléma, azonban a termesztett növényeknek a szántóföldön sokféle stresszhatással kell egyidejűleg szembenéznük és mind az abiotikus (magas hőmérséklet, szárazság, UV-sugárzás stb.), mind a biotikus (kórokozók, kártevők, gyomok) tényezők jelentősen befolyásolják a növények termésmennyiségét (Atkinson és Urwin 2012; Desaint és mtsai 2021). Emellett az abiotikus és biotikus tényezők kölcsönhatása miatt a növények kórokozókkal szembeni ellenálló képessége is jelentősen megváltozik (Suzuki és mtsai 2014; Onaga és mtsai 2017). Valójában a legtöbb ismert növényi védekezési reakció megváltozik magas hőmérsékleten (Desaint és mtsai 2021). Összességében egyre több tanulmány mutat rá, hogy a magas hőmérsékleti stressz (hőstressz) negatív hatással van a legfontosabb növényi rezisztencia mechanizmusokra (Desaint és mtsai 2021).

Az árpának gazdasági szempontból talán legjelentősebb kórokozója az árpalisztharmat (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*). A lisztharmat fertőzése elleni egyik hatékony védekezési módszert az ún. *Mildew locus o* (*Mlo*) gén recesszív allélja (*mlo*) kordinálja (Jørgensen 1992). Ez egy nagyon hatékony rezisztenciaforma, amely tünetmentes és nem specifikus, mivel szinte minden lisztharmat rasszal szemben ellenálló az *mlo* allélt hordozó növény (Freialdenhoven és mtsai 1996), ezért a nemesítők több árpafajtában is létrehoztak ilyen típusú rezisztenciát. Emellett az árpában számos rassz-specifikus rezisztencia gén (pl. *Mla* és *Mlg*) is található (Jørgensen és Wolfe 1994). Az ezen gének által irányított rezisztencia hiperszenzitív reakcióval (HR) jár együtt, ami lokális sejtelhalások formájában jelentkezik a növényen a kórokozó behatolásának helyén.

A különböző rezisztencia formákat nemcsak a hőstressz során észlelhető tényleges hőmérséklet mértéke, hanem a stressz időtartama is jelentősen befolyásolja. A rövid ideig tartó (néhány másodperc és egy-két perc között) hőmérsékletemelkedést hősoknak nevezzük. Érdekes módon a hősokk hatása régóta kutatott terület az árpa – árpalisztharmat növény kórokozó kap-

csolatban (Schweizer és mtsai 1995; Vallélian-Bindschedler és mtsai 1998; Schwarzbach 2001). Például magyar kutatók igazolták, hogy genetikailag fogékony Ingrid árpafajtában a hősokk (a növényeket 20 másodpercre 48–49 °C-os vízbe merítve) tovább növelte az árpalisztharmattal szembeni fogékonyságot, míg az Ingrid árpafajta különböző rezisztenciagéneket hordozó lisztharmat-rezisztens árpa vonalaiban a rezisztencia fogékonysággá alakult (Barna és mtsai 2014). Érdekes módon a gazdasági szempontból jelentősebb hatású hőhullámoknak (napokig tartó hőmérsékletemelkedés) az árpa lisztharmattal szembeni rezisztenciájára gyakorolt hatását mindezidáig kevésbé tanulmányozták. Jelen kutatás keretében ezért mind a rövid, mind a hosszú távú hőstressz hatását egyszerre vizsgáljuk árpa – árpalisztharmat gazda kórokozó kapcsolatban.

Anyag és módszer

Felhasznált növények és kórokozó

A kísérleteinkhez felhasznált árpa (*Hordeum vulgare*) fajta és nemesítési vonalak a következők: cv. Ingrid Mlo (vad típus), valamint az Ingrid fajta közel izogén vonalai (cv. Ingrid Mla12, cv. Ingrid mlo5, cv. Ingrid Mlg) amelyek különböző lisztharmattal szembeni rezisztencia géneket hordoznak. Ezen kívül vizsgáltunk még két martonvásári nemesítési vonalat is (MvHV07-17; MvHV118-17) melyeknek lisztharmattal szembeni ellenálló képessége ismeretlen volt. Kezelésként 30 magból a két cserépbe vetett növényeket növénynevelő kamrákban neveltük szabályozott körülmények között (20 °C, 16 óra világos / 8 óra sötét fényperiódus). A kísérletekhez használt árpalisztharmatot (*B. graminis* f. sp. *hordei* (Bgh) A6-os rassz), fogékony gazdanövényen (cv. Ingrid Mlo) tartottuk fenn növénynevelő kamrákban a fent leírt körülmények között.

Hőkezelés

A hőstressz hatásának vizsgálatához az árpa növényeket különböző időtartamú hőke-

zelésnek vetettük alá (35 °C; 30 másodperc, 1 perc, 1 óra, 2 óra, 6 óra, 24 óra, 48 óra és 120 óra). A hőkezelést növénynevelő kamrákban végeztük 16 óra világos / 8 óra sötét fényciklus mellett. A hosszabb ideig tartó hőstressz (24, 48 és 120 óra) során a hőmérsékletet 25 °C-ra csökkentettük a 8 órás sötét periódus alatt. A kontroll növényeket végig 20 °C-os hőmérsékleten tartottuk. A hőkezelési időtartam végén erősen fertőzött növényekről származó árpalisztharmat konídiumokkal inokuláltuk a hőstresszelt árpa egyedek elsődleges leveleit (Künstler és mtsai 2018). Az inokulált növényeken a konídium sűrűség kb. 50 konídium mm⁻² volt.

A lisztharmat fertőzöttség tüneti értékelése

Az inokulált növények elsődleges levelein értékeltük a lisztharmatos tüneteket 7 nappal az inokulációt követően. A fertőzés súlyosságát a lisztharmattal borított levélfelület százalékos arányában becsültük meg levelenként. Három független biológiai kísérletet végeztünk, és kísérletenként 360 növényt értékeltünk.

A lisztharmat biomassa mennyiségi elemzése

Hét nappal az inokuláció után a tüneti értékelést követően a fertőzött elsődleges levelekből (5 elsődleges véletlenszerűen kiválasztott teljes levél / minta) mintát vettünk és lefagyasztottuk folyékony nitrogénben a lisztharmat mennyiségének meghatározásához. A lisztharmat biomassa mennyiségi elemzéséhez reverz transzkripciót követő kvantitatív valós idejű polimeráz láncreakció (RT-qPCR) módszert alkalmaztunk. Az árpalisztharmat

kimutatásához a lisztharmat *glicerinaldehid-3-foszfát-dehidrogenáz* (*BgGAPDH*) génjére tervezett indítószekvenciát használtunk (Pennington és mtsai 2016). Referencia génként az árpa *Ubiquitin* (*HvUbi*) génjét használtuk a génre tervezett indítószekvenciák segítségével (1. táblázat). Az RT-qPCR reakciót Künstler és mtsai (2020) leírása alapján végeztük. A génexpresszió változásait a 2^{-ΔΔCT} módszerrel számítottuk ki (Schmittgen és Livak 2008).

Statisztikai elemzés

A varianciaanalízist (ANOVA) Statistica 13 szoftverrel végeztük (TIBCO Software, Palo Alto, CA, USA). A lisztharmat borítottság és a gomba biomassa génkifejeződési értékeknek a logaritmusát vettük annak érdekében, hogy teljesüljenek az ANOVA feltételei. A homogenitás vizsgálatához Bartlett próbát, a normál eloszlás ellenőrzéséhez pedig Kolmogorov-Szmirnov próbát alkalmaztunk. Kétszempontú ANOVA és Tukey post-hoc teszt mellett a statisztikai szignifikancia értékét p≤0,05 szinten vettük figyelembe.

Eredmények és megvitatásuk

Kísérleteink kezdetén két martonvásári árpa vonal (MvHV 07-17 és MvHV 118-17) felhasználásával vizsgáltuk a hőstressz hatását a lisztharmat rezisztenciára. Előzetesen annyi információnk volt a vizsgált növényekről hogy az MvHV 07-17 fokozott szárazságtűrést mutat az MvHV 118-17-es vonalhoz képest (Mészáros és mtsai 2020). A két vizsgált vonal A6-os razzsal szembeni lisztharmat rezisztenciája nem

1. táblázat

Az árpalisztharmat mennyiségi kimutatásához szükséges primerek adatai. (bp= bázispár)

Génbanki azonosító	Gén neve	Primer szekvencia 5' – 3'		PCR termék hossza
CAUH01004767	<i>glicerinaldehid-3-foszfát-dehidrogenáz</i> (<i>BgGAPDH</i>)	Fw	GGAGCCGAGTACATAGTAGAGT	105 bp
		Rev	GGAGGGTGCCGAAATGATAAC	
M60175	<i>Ubiquitin</i> (<i>HvUbi</i>)	Fw	ACCCTCGCCGACTACAACAT	240 bp
		Rev	CAGTAGTGGCGGTCAAGTG	

volt ismert ezért először optimális hőmérsékleten (20 °C) teszteltük a két vonalat. Eredményeink szerint a tüneti értékelés alapján az MvHV 07-17-es vonal ellenálló volt az A6-os lisztharmantrasszal szemben: a növényeken nem voltak megfigyelhető lisztharmantratos tünetek 7 nappal az A6-os rasszal történő inokulációt követően. Ezzel szemben az MvHV 118-17-es vonal fogékonynak bizonyult, az inokulált leveleken erős lisztharmantratos tüneteket észleltünk (1. ábra). A továbbiakban azt vizsgáltuk, hogy az A6-os lisztharmantrasszal szemben rezisztens (MvHV 07-17) és fogékony (MvHV 118-17) vonalban hogyan változik a lisztharmantrattal szembeni ellenálló képesség magas hőmérsékleten. A növényeket a fertőzés előtt különböző időtartamú hőstressznek (35 °C; 30 másodperc, 1 perc, 1 óra, 2 óra, 6 óra, 24 óra, 48 óra és 120 óra) tettük ki. A kontroll növényeket végig 20 °C-os hőmérsékleten tartottuk. A hőstresszt követően inokuláltuk a növényeket az A6-os lisztharmantrasszal és 7 nappal az inokulációt követően értékeltük a tüneteket. Eredménye-

ink szerint az MvHV 07-17-es rezisztens vonal magas hőmérsékleten is megőrizte lisztharmantr rezisztenciáját, hiszen a különböző időtartamú hőstresszek közül egyik kezelés hatására sem volt kimutatható szignifikáns emelkedés a lisztharmantratos tünetek mértékében a 20 °C-on tartott kontroll növényhez képest (2A. ábra; 3. ábra). Ezzel szemben a fogékony (MvHV 118-17) növényen jelentősen emelkedett a lisztharmantr borítottság a hőkezelés hatására. Elsősorban a hosszabb ideig tartó hőstressz (24 óra, 48 óra és 120 óra) hatására tapasztaltunk növekedést a lisztharmantr borítottságban (2A. ábra; 3. ábra). A tüneti értékelés megerősítésére elvégeztük a lisztharmantr mennyiségének meghatározását is RT-qPCR módszerrel. A lisztharmantr biomassza mérésének adatai hasonló tendenciát mutattak, mint amit a tüneti értékelésnél tapasztaltunk, a kórokozó szintje végig alacsony maradt a rezisztens növényen (MvHV 07-17), csak az 5 napig tartó magas hőmérsékletű előkezelés (35 °C) hatására nőtt minimális mértékben (2B. ábra). Ezzel szem-

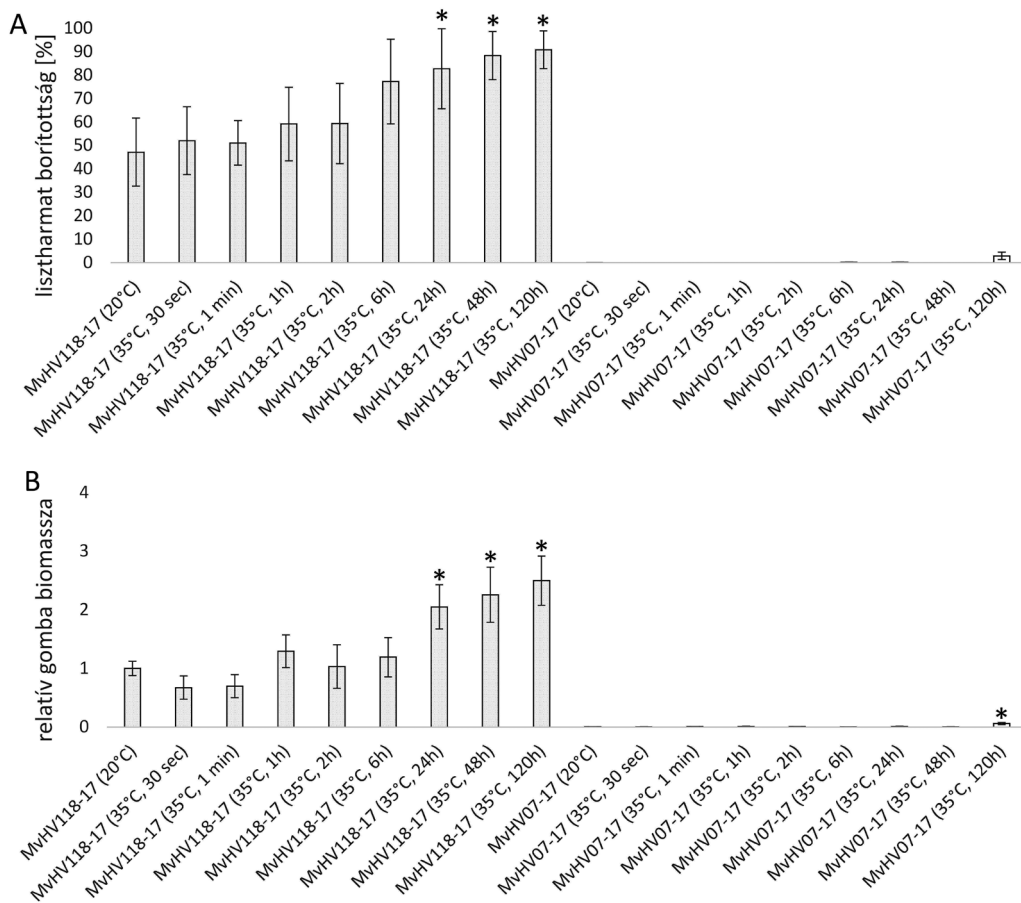
ben a fogékony vonalban (MvHV 118-17) a hosszabb időtartamú hőstressz (24 óra, 48 óra és 120 óra) hatására jelentősen emelkedett a lisztharmantr szintje (2B. ábra). Ezek után megvizsgáltuk, hogy a lisztharmantrattal szembeni védekezés szempontjából jól jellemzett (Hückelhoven és mtsai 1999, 2000, 2001; Babaeizad és mtsai 2009; Torres és mtsai 2017) Ingrid Mlo fajtában és közel izogén vonalaiban, melyek különböző lisztharmantr rezisztenciagéneket (*Mla12*, *Mlg*, *mlo5*) tartalmaznak, hogyan befolyásolja a magas hőmérséklet a lisztharmantrattal szembeni rezisztenciát. Ezzel a kísérlet sorozattal arra kerestük a választ, hogy a genetikai szempontból homogén közel izogén vonalakban milyen hatása van a magas hőmérsékletnek a különböző jól jellemzett lisztharmantr rezisztencia gének



MvHV 118-17 (fogékony)

MvHV 07-17 (rezisztens)

1. ábra. Árpalisztharmantr (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6) által okozott tünetek fogékony (MvHV 118-17) és rezisztens (MvHV 07-17) árpa nemesítési vonalakon hét nappal az inokulációt követően. *Figure 1* Symptoms caused by barley powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6) in a susceptible and a resistant barley breeding line (MvHV 118-17 and MvHV 07-17, respectively) seven days after inoculation.

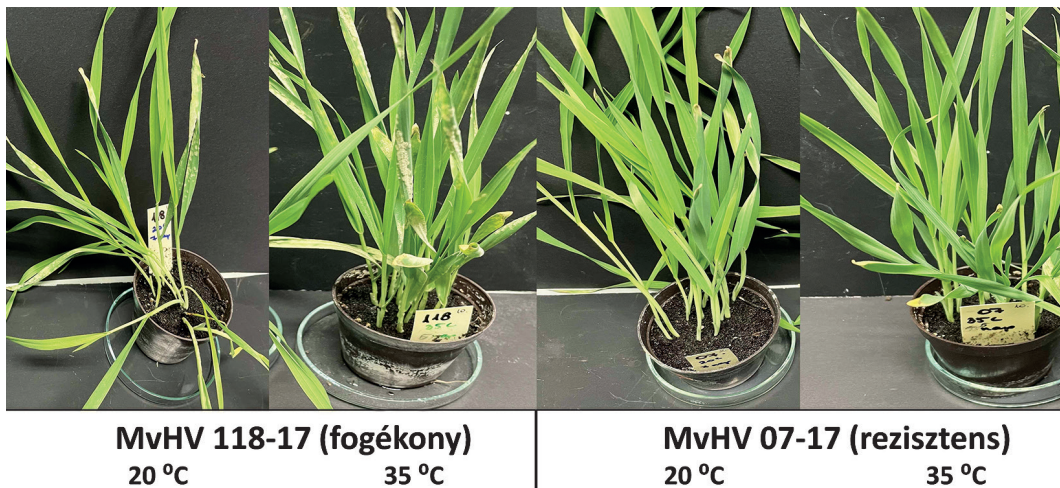


2. ábra. Hőstressz hatásának értékelése az árpalisztharmat (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6) tüneteinek (A) és a gomba biomasza (B) mennyiségének alakulására egy fogékony (MvHV 118-17) és egy rezisztens (MvHV 07-17) nemesítési vonalban hét nappal a fertőzés után. A vizsgált növények a fertőzést megelőzően magas hőmérsékleti stressznek voltak kitéve (35 °C; 30 sec, 1 min, 1 h, 2 h, 6 h, 24 h, 48 h és 120 h). A kontroll növényeket 20 °C-os hőmérsékleten tartottuk. A tünetek súlyosságát a lisztharmattal borított terület százalékos arányában számítottuk ki. A grafikonok három független kísérlet átlagát mutatják. A hibásávok a szórást jelentik. A csillagok (*) statisztikailag szignifikáns különbségeket jeleznek a nem hőkezelt- és hőkezelt növények között a megfelelő árpa genotípuson belül, $p \leq 0,05$ hibaszinten.

Figure 2 Effect of heat stress on symptom severity (A) and fungal biomass (B) in a susceptible and a resistant barley breeding line (MvHV 118-17 and MvHV 07-17, respectively) seven days after inoculation with barley powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6). Barley plants were exposed to high temperature stress (35 °C; 30 sec, 1 min, 1 h, 2 h, 6 h, 24 h, 48 h és 120 h) immediately before inoculation. Control plants were kept at 20 °C. Severity of symptoms were calculated as the percentage of leaf area covered by powdery mildew. Graphs depict the mean \pm SD from three independent experiments. Asterisks (*) depict statistically significant differences between non-treated and heat-treated plants within the respective genotype at $p \leq 0.05$.

működésére? A tüneti értékelés eredményei azt mutatták, hasonlóan az előző kísérletben leírtakhoz, hogy a fogékony vonalban (Ingrid Mlo) a hosszabb ideig tartó hőstressz (48 és 120 óra) hatására megnőtt a lisztharmat borított-

ság a fertőzött leveleken (4A. ábra és 5. ábra). A fogékony növényeken a hőstressz hatására a lisztharmatos tünetek nem csak a levélen, hanem a száron is megjelentek (5. ábra). Hasonlóan, mindhárom rezisztens vonalban



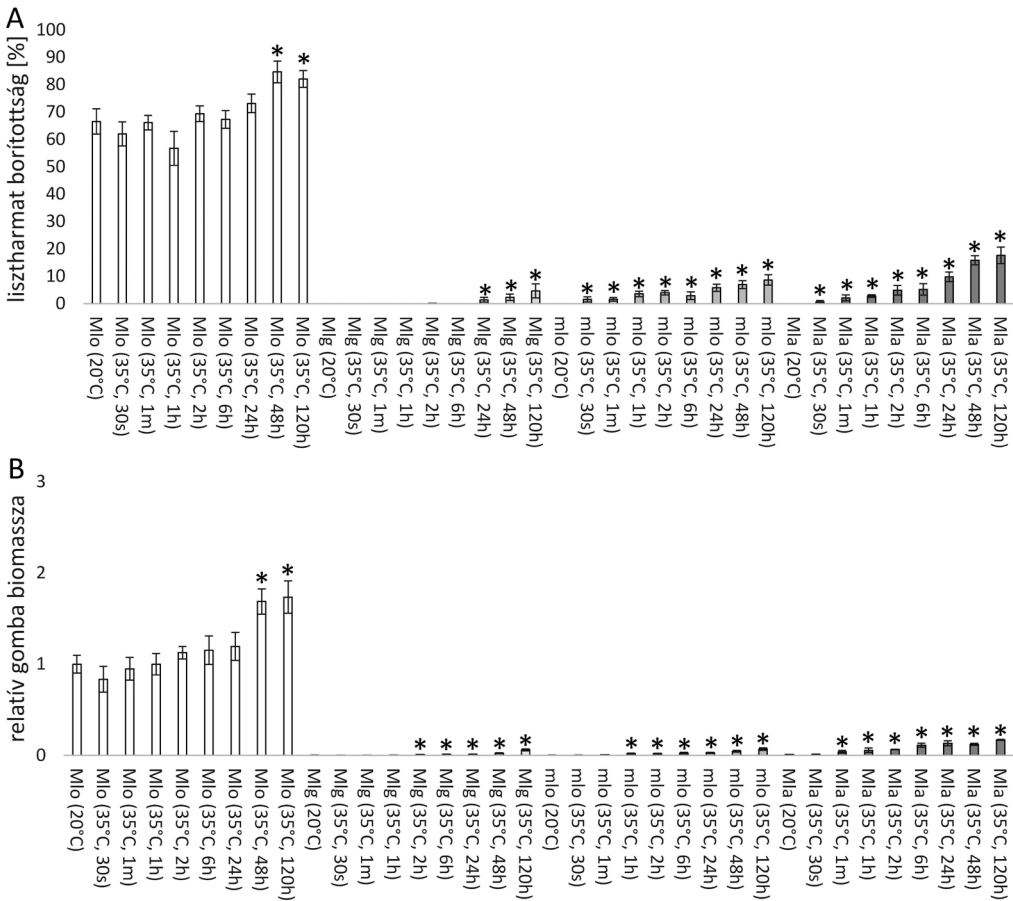
3. ábra. Hőstressz hatása a lisztharماس tünetek alakulására egy fogékony (MvHV 118-17) és egy rezisztens (MvHV 07-17) árpa nemesítési vonalban hét nappal az árpalisztharmattal (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6) történő inokulációt követően. A növények közvetlenül a fertőzés előtt 120 órán át 35 °C-os hőmérsékletnek voltak kitéve. A kontroll növényeket 20 °C-os hőmérsékleten tartottuk.

Figure 3 Effect of heat stress on symptom severity in a susceptible and a resistant barley breeding line (MvHV 118-17 and MvHV 07-17, respectively) seven days after inoculation with barley powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6). Plants were exposed to 35 °C for 120 hours immediately before inoculation. Control plants were kept at 20 °C.

(Mla12, Mlg, mlo5) a hőstressz hatására a lisztharماس borítottság növekedését tapasztaltuk, érdekes módon azonban már rövid ideig tartó hőstressz hatására is kimutatható volt a lisztharماس tünetek erősödése (4A. ábra). A hőstressz időtartamának növekedésével együtt nőtt a lisztharماس borítottság mértéke is, valamint az Mla12 és mlo5 rezisztenciagént hordozó vonalakban a levelek mellett a száron is megfigyelhető volt a lisztharماس megjelenése (5. ábra). A három vizsgált rezisztens vonal közül az Mla12 rezisztenciagént hordozó vonalban tapasztaltuk a legerősebb emelkedést a lisztharماس borítottságban (4A. ábra). Ezeket az eredményeket a lisztharماس biomassa mérések is megerősítették, vagyis mind a fogékony, mind a rezisztens cv. Ingrid közel izogén vonalakban a hőstressz hatására nőtt a kórokozó biomasszájának mennyisége (5B. ábra).

A hőstressz jelentősen befolyásolhatja a növény-kórokozó kölcsönhatásokat. Az általunk kapott eredmények szerint a hőstressz hatására jelentősen nőtt a lisztharماس fertőzöttség a legtöbb vizsgált árpafajtán és neme-

sítési vonalon (MvHV 118-17, cv. Ingrid Mlo, Mla12, Mlg és mlo5), egyedül az egyik vizsgált vonal (MvHV 07-17) őrizte meg rezisztenciáját magas hőmérsékleten. A korábbi tanulmányok azt mutatják, hogy az elhúzódó hőstressz gyakran elnyomja a növényeknek a különféle kórokozókkal szembeni rezisztenciáját, ennek hátterében feltehetően a növényi rezisztencia/védekezési gének fehérjetermékeiben a hőstressz hatására bekövetkező konformáció változások állnak (Moury és mtsai 1998; Wang és mtsai 2009; Menna és mtsai 2015; Desaint és mtsai 2021). Azt még azonban tisztázni kell, hogy az általunk vizsgált magas hőmérsékleten (35 °C) is rezisztens vonalban hogyan védi ki a növény a magas hőmérséklet hatására bekövetkező fehérje konformáció változásokat és őrzi meg rezisztenciáját? Gabonafélékben a rövid távú (30 másodperctől 2 óráig tartó) hőstressz hatását a lisztharmattal szembeni rezisztenciában korábban tanulmányozták. Kimutatták, hogy a rövid távú magas hőmérsékletnek való kitettség (a növények 49 °C-os vízbe merítése 20 másodpercre) megnövekedett érzékenységet okozott lisztharmattal

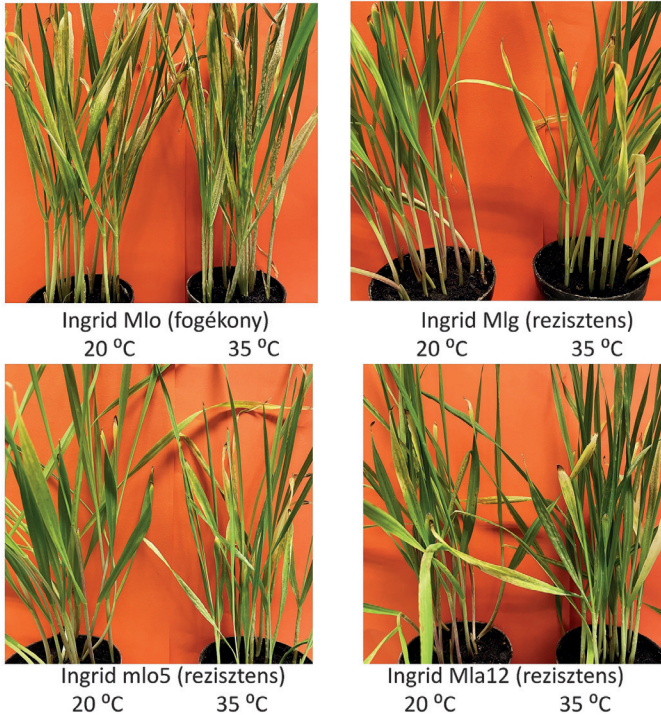


4. ábra. Hőstressz hatásának értékelése az árpalisztharमत (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6) tüneteinek (A) és a gomba biomasz (B) mennyiségének alakulására egy fogékony (Mlo) és három rezisztens, közel izogén cv. Ingrid árpa vonalban (Mlg, mlo5 és Mla12), hét nappal a fertőzés után. A vizsgált növények a fertőzést megelőzően magas hőmérsékleti stressznek voltak kitéve (35 °C; 30 sec, 1 min, 1 h, 2 h, 6 h, 24 h, 48 h és 120 h). A kontroll növényeket 20 °C-os hőmérsékleten tartottuk. A tünetek súlyosságát a lisztharmattal borított terület százalékos arányában számítottuk ki. A grafikonok három kísérlet átlagát mutatják. A hibásávok a szórást jelentik. A csillagok (*) statisztikailag szignifikáns különbségeket jeleznek a nem hőkezelt- és hőkezelt növények között a megfelelő árpa genotípuson belül, $p \leq 0,05$ hibaszinten.

Figure 4 Effect of heat stress on symptom severity (A) and fungal biomass (B) in a susceptible (Mlo) and three resistant (Mlg, mlo5 és Mla12), near isogenic cv. Ingrid barley lines seven days after inoculation with barley powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6). Barley plants were exposed to high temperature stress (35 °C; 30 sec, 1 min, 1 h, 2 h, 6 h, 24 h, 48 h és 120 h) immediately before inoculation. Control plants were kept at 20 °C. Severity of symptoms were calculated as the percentage of leaf area covered by powdery mildew. Graphs depict the mean \pm SD from three independent experiments. Asterisks (*) depict statistically significant differences between non-treated and heat-treated plants within the respective genotype at $p \leq 0.05$.

szemben a közel izogén árpa vonalakban (Barna és mtsai 2014), hasonlóan az általunk kapott eredményekhez, ahol a lisztharमत-rezisztens árpavonalakban (cv. Ingrid Mla12, Mlg és mlo5) a rövid ideig tartó hőstressz hatására a rezisztencia fogékonyságba fordult át. Ezzel

szemben mások azt találták, hogy fogékony árpa növényekben a hőstressz (50 °C; 30–40 másodpercig) hatására rezisztencia indukálódott lisztharmattal szemben (Schweizer és mtsai 1995; Vallélian-Bindschedler és mtsai 1998). Ezeket az eredményeket azonban nem



5. ábra. Hőstressz hatása a lisztharmatos tünetek alakulására egy fogékony (Mlo) és három rezisztens (Mlg, mlo5 és Mla12) cv. Ingrid árpa növényen hét nappal az árpalisztharmattal (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6) történő inokulációt követően. A növények közvetlenül a fertőzés előtt 120 órán át 35 °C-os hőmérsékletnek voltak kitéve. A kontroll növényeket 20 °C-os hőmérsékleten tartottuk.

Figure 5 Effect of heat stress on symptom severity in a susceptible (Mlo) and three resistant (Mlg, mlo5 és Mla12), near isogenic cv. Ingrid barley lines seven days after inoculation with barley powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei* A6). Plants were exposed to 35 °C for 120 hours immediately before inoculation. Control plants were kept at 20 °C.

lehet közvetlenül összehasonlítni az általunk kapott eredményekkel, mert mind az alkalmazott hőmérséklet, mind a hőkezelés módszere eltérő volt a két kísérletben. Árpában Schwarzbach (2001) kimutatta, hogy magas hőmérsékletnek (36 °C 30, 60 és 120 percig) kitétt, a rezisztens *mlo* rezisztenciagént hordozó árpa fokozott fogékonyságot mutat lisztharmattal szemben. Az *mlo* rezisztenciagént hordozó Ingrid árpában mi is hasonló eredményt kaptunk, ahol mind az egy, mind a két órás hőstressz kimutathatóan növelte a lisztharmat szintet a rezisztens növényen. Ezzel szemben azt találtuk, hogy a fogékony növényeken (Ing-

rid Mlo és MvHV 118-17) csak a hosszabb ideig tartó hőstressz (24, 48 és 120 óra) hatására növekedett a lisztharmat mennyisége, Schwarzbach (2001) eredményei szerint azonban a rövid ideig tartó (36 °C 30, 60 és 120 percig) hőstressz hatására is erősödtek a lisztharmatos tünetek a fogékony árpában. Feltehetően az eltérő kísérleti módszer okozhatja ezt az ellentmondást, mert amíg mi intakt növényeket használtunk a kísérletekhez, addig Schwarzbach (2001) eredményei levágott és Petri-csészébe rakott levélszegmensek vizsgálatából származnak.

Összességében elmondható, hogy a hőstressz hatása kedvezőtlen volt a vizsgált növényekre, hiszen az MvHV 07-17 nemesítési vonal kivételével az összes árpafajtában erősödtek a lisztharmatos tünetek és nőtt a kórokozó mennyisége. A közeljövő fontos feladata lesz olyan növények nemesítése, melyek képesek alkalmazkodni a megváltozott környezeti tényezőkhöz, és megőrizni kórokozókkal szembeni rezisztenciájukat kedvezőtlen viszonyok között is (Fatima és mtsai 2020).

Köszönetnyilvánítás

A szerzők munkáját a következő pályázatok támogatták: NKFIH FK 131401, NKFIH K 128868, NKFIH K 124131. Küntler András munkáját a Bolyai ösztöndíj (BO/719/21) is támogatta.

IRODALOM

Atkinson N.J. and Urwin P.E. (2012): The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, 63: 3523–3544.

- Babaeizad V., Imani J., Kogel K.H., Eichmann R. and Hüchelhoven R. (2009): Over-expression of the cell death regulator BAX inhibitor-1 in barley confers reduced or enhanced susceptibility to distinct fungal pathogens. *Theoretical and Applied Genetics* 118: 455–463.
- Barna, B., Harrach, B., Viczián, O. and Fodor, J. (2014): Heat induced susceptibility of barley lines with various types of resistance genes to powdery mildew. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 49:177–188.
- Bokszczanin K.L., Fragkostefanakis S., Bostan H., Bovy A., Chaturvedi P., Chiusano M.L., Firon N., Iannaccone R., Jegadeesan S., Klaczynskid K., Li H., Mariani C., Müller F., Paul P., Paupiere M., Pressman E., Rieu I., Scharf K.D., Schleiff E., Van Heusden A.W., Vriezen W., Weckwerth W. and Winter, P. (2013): Perspectives on deciphering mechanisms underlying plant heat stress response and thermotolerance. *Frontiers in Plant Science*, 4: 315.
- Cantalapiedra C.P., Garcia-Pereira M.J., Gracia M.P., Igartua, E., Casas, A.M. and Contreras-Moreira, B. (2017): Large differences in gene expression responses to drought and heat stress between elite barley cultivar Scarlett and a Spanish landrace. *Frontiers in Plant Science* 8, 647.
- Desaint H., Aoun N., Deslandes L., Vaillau F., Roux F. and Berthomé R. (2021): Fight hard or die trying: when plants face pathogens under heat stress. *New Phytologist*, 229: 712–734.
- Fatima Z., Ahmed M., Hussain M., Abbas G., Ul-Allah S., Ahmad S., Ahmed N., Ali M.A., Sarwar G., Haque E.U., Iqbal P. and Hussain S. (2020): The fingerprints of climate warming on cereal crops phenology and adaptation options. *Scientific Reports* 10:18013.
- Freialdenhoven A., Peterhansel C., Kurth J., Kreuzaler F. and Schulze-Lefert P. (1996): Identification of genes required for the function of non-race-specific mlo resistance to powdery mildew in barley. *Plant Cell* 8: 5–14.
- Hüchelhoven R., Dechert C., Trujillo M. and Kogel K.-H. (2001): Differential expression of putative cell death regulator genes in nearisogenic, resistant and susceptible barley lines during interaction with the powdery mildew fungus. *Plant Molecular Biology* 47: 739–748.
- Hüchelhoven R., Fodor, J., Preis C. and Kogel K.-H. (1999): Hypersensitive cell death and papilla formation in barley attacked by the powdery mildew fungus are associated with hydrogen peroxide but not with salicylic acid accumulation. *Plant Physiology* 119: 1251–1260.
- Hüchelhoven R., Trujillo M. and Kogel K.-H. (2000): Mutations in *Ror1* and *Ror2* genes cause modification of hydrogen peroxide accumulation in mlo-barley under attack from the powdery mildew fungus. *Molecular Plant Pathology* 1: 287–292.
- Jørgensen J.H. (1992): Discovery, characterization and exploitation of Mlo powdery mildew resistance in barley. *Euphytica* 63, 141–152.
- Jørgensen J.H. and Wolfe P.M. (1994): Genetics of powdery mildew resistance in barley. *Critical Reviews in Plant Sciences* 13, 97–119.
- Künstler, A., Bacsó, R., Albert, R., Barna, B., Király, Z., Hafez Y.M., Fodor, J., Schwarczinger, I. and Király, L. (2018): Superoxide (O₂⁻) accumulation contributes to symptomless (type I) nonhost resistance of plants to biotrophic pathogens. *Plant Physiology and Biochemistry* 128: 115–125.
- Künstler, A., Kátay, G., Gullner, G. and Király, L. (2020): Artificial elevation of glutathione contents in salicylic acid deficient tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Xanthi NahG) reduces susceptibility to the powdery mildew pathogen *Euoidium longipes*. *Plant Biology* 22: 70–80.
- Menna A., Nguyen D., Guttman D.S. and Desveaux D. (2015): Elevated temperature differentially influences effector-triggered immunity outputs in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science* 6: 995.
- Mészáros, K., Nagy, E., Bányai, J., Kunos, V., Cséplő, M., Decsi, É.K., Hoffmann, S. és Hoffmann, B. (2020): *Árpa* (*Hordeum vulgare* L.) szárazságtűrésének vizsgálata homokcsöves rendszerben és szántóföldön. XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok, Összefoglalók, Szeged, Magyarország, Bóna, L., Karsai, I., Matuz, J., Pauk, J., Polgár, Z., Veisz, O. (szerk.) p. 95.
- Moury B., Gebre Selassie K., Marchoux G., Daubèze A.M. and Palloix A. (1998): High temperature effects on hypersensitive resistance to *Tomato spotted wilt tospovirus* (TSWV) in pepper (*Capsicum chinense* Jacq.). *European Journal of Plant Pathology* 104: 489–498.
- Onaga G., Wydra K., Koopmann B., Chebotarov D., Séré Y. and Von Tiedemann A. (2017): High temperature effects on Pi54 conferred resistance to *Magnaporthe oryzae* in two genetic backgrounds of *Oryza sativa*. *Journal of Plant Physiology*, 212: 80–93.
- Pennington H.G., Li L. and Spanu P.D. (2016): Identification and selection of normalization controls for quantitative transcript analysis in *Blumeria graminis*. *Molecular Plant Pathology* 17: 625–633.
- Pinke, Z. and Lővei, G.L. (2017): Increasing temperature cuts back crop yields in Hungary over the last 90 years. *Global Change Biology*, 23: 5426–5435.
- Schmittgen T.D. and Livak K.J. (2008): Analyzing real-time PCR data by the comparative CT method. *Nature Protocols* 3: 1101–1108.
- Schwarzbach E. (2001): Heat induced susceptibility of mlo-barley to powdery mildew (*Blumeria graminis* D.C. f. sp. hordei Marchal). *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 37: 82–87.

- Schweizer P., Vallélian-Bindschedler L. and Möisinger E.** (1995): Heat-induced resistance in barley to the powdery mildew fungus *Erysiphe graminis* f. sp. hordei. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 47: 51–66.
- Suzuki N., Rivero R.M. Shulaev V., Blumwald E. and Mittler R.** (2014): Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist* 203: 32–43.
- Tamburino L., Bravo G., Clough Y. and Nicholas K. A.** (2020): From population to production: 50 years of scientific literature on how to feed the world. *Global Food Security* 24: 100346.
- Torres D.P., Proels R.K., Schempp H. and Hüchelhoven R.** (2017): Silencing of *RBOHF2* causes leaf age-dependent accelerated senescence, salicylic acid accumulation, and powdery mildew resistance in barley. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 30: 906–918.
- Vallélian-Bindschedler L., Schweizer P., Möisinger E. and Métraux J.P.** (1998): Heat-induced resistance in barley to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. hordei) is associated with a burst of active oxygen species. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 52, 185–199.
- Wang Y., Bao Z., Zhu Y. and Hua J.** (2009): Analysis of temperature modulation of plant defense against biotrophic microbes. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 22: 498–506.

EFFECT OF HEAT STRESS ON BARLEY POWDERY MILDEW INFECTION IN DIFFERENT BARLEY CULTIVARS AND LINES

A. Künstler¹, J. Kolozsváriné Nagy¹, I. Schwarzinger¹, J. Bányai², V. Kunos², J. Fodor¹, K. Mészáros² and L. Király¹

¹Plant Protection Institute, Centre for Agricultural Research, H-1525 Budapest, P.O. Box 102

²Agricultural Institute, Centre for Agricultural Research, ELKH, 2462 Martonvásár, Brunszvik u. 2.

E-mail: kiraly.lorant@atk.hu

High temperature stress (heat stress) may significantly decrease the yields of barley (*Hordeum vulgare*), while at high temperatures defense mechanisms are also altered in response to one of its most important pathogens, barley powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, Bgh). Previous research has focused primarily on the effects of short term heat stress (i.e. heat shock). Here we investigated the influence of both heat shock and longer term heat waves on powdery mildew resistance of two Hungarian-bred barley lines (MvHV07-17; MvHV118-17) and an internationally known barley cultivar (cv. Ingrid) and its near-isogenic, Bgh-resistant lines (Ingrid M1a12, M1g and m1o5). We have monitored the symptoms of powdery mildew infection and changes in Bgh biomass by RT-qPCR in barley plants exposed to heat stress. Our results revealed that in most investigated barley lines heat stress decreased the resistance to powdery mildew, manifested as both enhanced powdery mildew symptoms and increased Bgh biomass. However, in a Hungarian-bred barley line (MvHV07-17) powdery mildew symptoms were not detectable and Bgh biomass also did not change significantly even following exposures to longer term heat stress. Our results point to the relevance of investigating how crops may retain their disease resistance even under extreme environmental conditions.

Key words: barley, barley powdery mildew, heat stress, climate change, plant disease resistance

Érkezett: 2022. május 17.