

HENRYK J. CZEMBOR

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie

Odporność odmian jęczmienia na mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) włączonych do badań rejestrowych w Polsce w 2001 roku

Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) in barley cultivars included in 2001 to investigation in Poland

Przedstawiono genetyczne uwarunkowania odporności na mączniaka (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) u 6 odmian jęczmienia ozimego i 21 odmian jęczmienia jarego włączonych do badań rejestrowych w Polsce w 2001 roku. Badane odmiany ozime mają jeden lub więcej genów odporności związanych z loci *Mla3*, *Mla6*, *Mla7*, *MLK* i jednym bliżej nieokreślonym. U odmian jarych stwierdzono obecność genów *Mla1*, *Mla3*, *Mla9*, *Mla12*, *MLG*, *MLK*, *ML(IM9)*, *ML(St1)* i *mlo*. Na populację mączniaka występującą w Polsce odporne są tylko odmiany z genem *mlo*.

Słowa kluczowe: jęczmień, mączniak prawdziwy, odporność odmian

Genetic resistance for powdery mildew (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) of 6 winter barley cultivars and 21 cultivars of spring barley from Polish Registration trials is presented. All winter cultivars have one or more genes for resistance in loci *MLra*, *Mla6*, *Mla7*, *MLk* and in one not yet identified. Twelve different resistance genes: *Mla1*, *Mla3*, *Mla9*, *Mla12*, *MLg*, *MLk*, *ML(IM9)*, *ML(St1)* and *mlo* were detected at spring varieties. Only cultivars with gene *mlo* have a high level of resistance to powdery mildew in Poland.

Key words: barley, powdery mildew, resistance of cultivars

WPROWADZENIE

Mączniak prawdziwy powodowany przez *Blumeria graminis* D.C. f.sp. *hordei* (Marchal) jest jedną z ważniejszych chorób liści jęczmienia w Polsce. Z większym lub mniejszym nasileniem występuje co roku w całym kraju powodując straty w plonach (Gacek i in., 1996). W sprzyjających warunkach dla rozwoju tej choroby straty w plonie ziarna mogą sięgać 25%, przeciętnie wynoszą ok. 10% (Zwazt, 1987; Atzema, 1998; Czembor, Czembor, 1998). Straty w plonie ziarna można ograniczyć przez stosowanie w produkcji odpowiednich fungicydów, uprawę odmian odpornych i wykorzystanie

naturalnych mechanizmów współzależności roślin między sobą i środowiskiem (Czembor i Gacek, 1990; Gacek, 1990). Odporność uprawianych odmian na patogeny i możliwie zróżnicowana pod względem genetycznego jej uwarunkowania jest jednym z ważniejszych elementów nowoczesnej proekologicznej produkcji roślinnej. Znajomość genów odporności funkcjonujących w uprawianych odmianach jest konieczna do interpretacji współdziałania między populacją patogena a jego gospodarzem. Uwzględniając hipotezę Flora „gene-for-gene” można przez zakażanie roślin izolatami patogena o znanym zakresie wirulencji określić spektrum reakcji danej odmiany i na tej podstawie ustalić jej fenotyp odporności (Flor, 1956; Day, 1974; Wolfe i McDermott, 1994; Czembor i Czembor, 2001).

Celem podjętych badań było określenie genów odporności u nowych odmian jęczmienia przyjętych do badań rejestrowych w Polsce w 2001 roku, tak aby w momencie zarejestrowania znane było ich spektrum odporności na mączniaka.

MATERIAŁ I METODY

Odmiany jęczmienia

Do badań wzięto 6 odmian jęczmienia ozimego (tab. 1) i 21 jarego (tab. 2) przyjętych do badań rejestrowych w 2001 roku przez Centralny Ośrodek Badania Roślin Uprawnych w Słupi Wielkiej (COBORU). Nasiona do badań otrzymano od hodowców poszczególnych odmian.

Tabela 1

Lista odmian jęczmienia ozimego włączonych do badań COBORU w 2001 roku
List of winter barley cultivars included in 2001 in COBORU registration trials (Najewski, 2002)

Odmiana Cultivar	Kraj pochodzenia Country of origin	Hodowca Breeder
BKH 2400	PL	HR Smolice
POA 2100	PL	HR Szelejewo
CWB 98-10	BG	Monsanto
CWB 98-103	GB	Monsanto
GW 2015 (Merlot)	DE	Nordsaat Saatzeitgesellschaft
GW 2016 (Traminer)	DE	Nordsaat Saatzeitgesellschaft

Tabela 2

Lista odmian jęczmienia jarego włączonych do badań COBORU w 2001 roku
List of spring barley cultivars included in 2001 in COBORU registration trials (Najewski, 2001)

Odmiana Cultivar	Kraj pochodzenia Country of origin	Hodowca Breeder
1	2	3
BKH 4200	PL	HR Smolice
BKH 4300	PL	HR Smolice
BKH 4400	PL	HR Smolice
MOB 2000	PL	HR Szelejewo
MOB 2100	PL	HR Szelejewo
NAD 2800	PL	PHR Tulce
NAD 2900	PL	PHR Tulce
NAD 3000	PL	PHR Tulce

1	2	3
POA 2400	PL	HR Szelejewo
STH 3600	PL	HR Strzelce
STH 3700	PL	HR Strzelce
STH 3800	PL	HR Strzelce
Tolar	CZ	Plant Select
GS 1848	DE	Nordsaat Saatzeitgesellschaft
GS 1850	DE	Nordsaat Saatzeitgesellschaft
Hadm. 52559-95	DE	Saatzeit Hadmersleben
Hanka	DE	Saatzeit Hadmersleben
SEC 8311X	FR	Secobra Recherches
CSBA 4369-5	GB	Monsanto
Prestige	GB	Monsanto
SW 1562	SE	Sfolof Weibull AB

Izolaty różnicujące

W badaniach wykorzystano 14 izolatów *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* z kolekcji Pracowni Genetyki Stosowanej Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie (IHAR). Wybrane izolaty przechowywano i rozmnażano na podatnej odmianie Manchuria, a ich patogeniczność określono na siewkach zestawu linii izogenicznych Pallas (Kolster i in., 1986) i dodatkowo na 8 odmianach z innymi genami od obecnych w serii Pallas (tab. 3).

Ocena odporności

Doświadczenia infekcyjne prowadzono w szklarni IHAR w Radzikowie w okresie od października 2001 do kwietnia 2002. Reakcję badanych odmian na zakażenie poszczególnymi izolatami oceniano na kilkunastu siewkach w stadium pierwszego liścia oraz odmianie Manchuria, kontrolnej dla podatności. Siewki testowanych roślin uprawiano w warunkach niezbędnego sztucznego doświetlania dla szesnastogodzinnego dnia przy temperaturach w granicach 16–22°C. Inokulacji siewek dokonywano przez strząsanie nad nimi zarodników konidialnych z roślin porażonych wybranym izolatem. Po 8–10 dniach od inkubacji oceniano porażenie roślin w skali Mainsa i Dietza uzupełnionej o stopień 0(4) charakteryzujący reakcję odmian z genem *mlo* (za Czembor i Czembor, 2001). Rośliny o reakcji 0–2 klasyfikowano jako odporne, 3–4 jako podatne, a 0(4) jako efekt obecności genu *mlo*.

Postulowanie genów odporności

Hipotezę o obecności, w badanej odmianie, specyficznego genu odporności sprawdzano na podstawie porównania jej reakcji z reakcją odmian różnicujących na zakażenie zestawem izolatów o znanym spektrum wirulencji. Identyfikacji genów odporności dokonywano przez eliminację genów odporności nieobecnych w badanej odmianie. Dalsze postępowanie polegało na określeniu obecności możliwych genów odporności zgodnych z hipotezą genu dla genu. W przypadku, kiedy obserwowano porównywalną reakcję (ocena 3 i 4) na zakażenie danym izolatem można było przyjąć, że badana odmiana nie ma genów odporności, dla których użyty izolat był awirulentny. Natomiast w przypadku niezgodnej reakcji (ocena 0–2) na zakażenie izolatem mającym tylko jeden gen awirulencji w stosunku do pozostałych możliwych genów odporności oznacza to możliwość obecności w badanej

odmianie postulowanego genu odporności (Flor, 1956; Brown i Jorgensen, 1991; Czembor i Czembor, 2001).

WYNIKI

Na podstawie reakcji siewek na zakażenie wybranymi izolatami *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* stwierdzono, że 6 badanych odmian jęczmienia ozimego ma co najmniej po jednym genie odporności (tab. 4). Z porównania wyników oceny porażenia odmian różnicujących (tab. 3) z ocenami badanych odmian (tab. 4) można wysnuć wniosek, że: odmiana BKH 2400 ma geny *Mla7* i blisko z nim związany *Mlk* oraz trzeci gen *Mlra*; POA 2100 ma gen *Mla3*; CWB 98-10 i CWB 98-103 mają ten sam gen *Mla6*; odmiana GW 2016 ma nie dający się bliżej określić w tych badania gen(y) odporności.

Tabela 3

Reakcja różnicujących odmian jęczmienia na zakażenie 14 izolatami *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*
Reaction of a differential set of barley varieties after inoculation with 14 isolates of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*

Odmiany Cultivars	Geny Genes	Izolaty Isolates													
		1	2	4	9	11	13	14	24	29	31	33	40	50	51
Pallas	Mla8	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
P01	Mla1	0	0	4	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
P02	Mla3	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	4	0
P03	Mla6, Mla14	0	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	4	4	4
P04A	Mla7, Mlk	4	4	0	2	1	4	4	0	4	4	1	2	2	2
P04B	Mla7, ?	4	4	0	2	1	4	4	0	4	4	1	2	2	2
P06	Mla7, Ml(LG2)	4	4	0	0	0	4	4	0	2	4	0	0	2	1
P07	Mla9, Mlk	4	0	0	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0
P08A	Mla9, Mlk	4	0	0	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0
P08B	Mla9	4	0	0	0	0	4	0	4	4	0	0	0	0	0
P09	Mla10, Ml(Du2)	4	4	0	4	0	4	0	0	4	4	4	0	4	4
P10	Mla12	0	0	0	4	0	0	4	0	4	4	0	4	4	4
P11	Mla13, Ml(Ru3)	4	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	0	0	4
P12	Mla22	4	4	4	0	4	0	4	4	4	4	0	4	0	4
P13	Mla23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
P14	Mlra	4	4	0	4	4	4	0	4	4	4	4	4	4	4
P15	MlRu2	2	2	2	4	2	2	2	2	4	4	4	4	2	4
P17	Mlk	4	4	2	2	1	4	2	2	4	4	2	2	4	4
P18	Mlnn	4	4	4	2	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
P19	Mlp	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
P20	Mlat	2	2	4	2	2	4	2	2	2	2	2	4	2	4
P21	Mlg	4	4	0	0	4	0	4	0	4	4	4	4	4	4
P22	mlo5	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	3	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)
P23	Ml(La)	2	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
P24	Mlh	4	4	0	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Benedicte	Mla9, IM9	0	0	0	0	0	0	2	0	4	4	0	40	4	4
Lenka	Mla13, MlAb	3	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4
Gunar	Mla3, Ml(Tu2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2
Steffi	Ml(St1)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	4	2
Kredit	MlKr	4	2	0	1	1	1	4	1	2	4	1	2	2	4
Jarek	Ml(1192), ?	4	4	4	4	4	4	4	4	2	4	2	4	4	4
Trumph	Mla7, MlAb	4	4	4	0	4	0	2	0	4	4	0	4	4	4
Borwina	Ml(Bw)	2	3	2	4	2	2	2	2	2	4	2	4	2	4

Tabela 4

Reakcja odmian jęczmienia ozimego na zakażenie 14 izolatami *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*
Reaction of winter barley varieties after inoculation with 14 isolates of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*

Odmiany Cultivars	Izolaty Isolates															Postulowane geny Postulated genes
	1	2	4	9	11	13	14	24	29	31	33	40	50	51		
BKH 2400	4	4	0	0	0	4	0	0	4	4	4	4	2	0	Mla7, Mlk, Mlra	
POA 2100	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	4	0	Mla3	
CWB 98-10	4	4	0	4	4	4	0	4	4	4	4	4	4	4	Mlra	
CWB 98-103	0	0	0	0	4	0	4	1	0	0	0	4	4	4	Mla6	
GW 2015 (Merlot)	0	0	0	0	4	0	4	1	0	0	0	4	4	4	Mla6	
GW 2016 (Traminer)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	nieznany not identified	

Tabela 5

Reakcja odmian jęczmienia jarego na zakażenie 14 izolatami *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*
Reaction of spring barley varieties after inoculation with 14 isolates of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*

Odmiany Cultivars	Izolaty Isolates															Postulowane geny Postulated genes
	1	2	4	9	11	13	14	24	29	31	33	40	50	51		
BKH 4200	0	0	0	4	0	0	4	0	4	4	0	4	4	4	Mla12	
BKH 4300	2	0	0	0	0	2	2	0	4	2	0	0	2	4	Mlg, Mla1	
BKH 4400	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	2	4	Mlg, Mla1	
MOB 2000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0	Mla3, Ml(St1)	
MOB 2100	4	2	0	2	0	4	2	0	4	2	0	2	0	2	Mla9, Mlk	
NAD 2800	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Mla9, Ml(St1)	
NAD 2900	1	0	4	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	4	Mla1	
NAD 3000	2	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	4	4	4	Mla9, Ml(IM9)	
POA 2400	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	Mlg, Mla1	
STH 3600	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	Mla1	
STH 3700	0	0	0	4	0	0	4	0	4	4	0	4	4	4	Mla12	
STH 3800	0	0	0	4	0	0	4	0	4	4	0	4	4	4	Mla12	
Tolar	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	brak odpom.	
GS 1848	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	4	2	Mla3, Ml(St1)	
GS 1850	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	Mla3, Ml(St1)	
Hadm.52559-95	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	mlo	
Hanka	0i0(4)	0i0(4)	0i0(4)	0i0(4)	0(4)	0i0(4)	0(4)	0i0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	heterogenna	
SEC 8311X	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	mlo	
CSBA 4369-5	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	mlo	
Prestige	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	mlo	
SW 1562	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	0(4)	mlo	

Wśród badanych odmian jęczmienia jarego, 20 ma co najmniej jeden lub dwa geny odporności na porażenie przez użyte w badaniach izolaty *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*. Odmiana Tolar jest podatna na wszystkie użyte w badaniach izolaty (tab. 5). Określono dziewięć różnych genów lub ich alleli, które są obecne pojedynczo w 10 odmianach lub w różnych kombinacjach dwóch genów, w 9 odmianach (tab. 5). Frekwencja poszczególnych genów, poza *Mlk* i *Ml(IM9)*, jest dość podobna. Geny *mlo* i *Mla1* są w pięciu odmianach, *Ml(St1)* w czterech, *Mla3*, *Mla9*, *Mla12* i *Mlg* w trzech, a *Mlk* i *Ml(IM9)*

w jednej. Odmiana Hanka składa się prawdopodobnie z więcej niż z jednej linii, ponieważ na 6 użytych w badaniach izolatów reagowała w sposób heterogeniczny, tj., w tej samej próbie były rośliny odporne w stopniu 0 i rośliny o reakcji charakterystycznej dla genu *mlo* (tab. 5).

DYSKUSJA

W nowoczesnym rolnictwie wśród wielu osiągnięć w technologii produkcji stosuje się, na dużą skalę ujednolicone pod względem genetycznym odmiany i wciąż w praktyce stosuje się wysokie nawożenie azotem, by uzyskać wysokie plony (Wolfe, 1984; Nieróbca i in., 2003). Uprawa zunifikowanych odmian sprzyja często szybkiemu rozprzestrzenianiu się chorób. W celu ograniczenia strat w plonach stosuje się fungicydy i wprowadza do produkcji nowe odmiany odporne na najważniejsze patogeny. Przyszłe technologie ograniczania strat powodowanych przez choroby będą musiały uwzględniać w większym stopniu wymogi ograniczania stosowania pestycydów i nawozów mineralnych. Istotnym elementem strategii rozwoju proekologicznej produkcji roślinnej jest hodowla odmian odpornych (Gulliano i Kuijpers, 1994; Czembor i Gacek, 1995; Jacobsen, 1997).

Wiele genów specyficznej odporności wykorzystano w hodowli odmian komercyjnych jęczmienia. Spośród 33 najpowszechniej wykorzystywanych genów, 28 jest ściśle ze sobą sprzężonych lub ma charakter alleliczny (Jorgenson, 1994). Prezentowane w tej pracy wyniki potwierdzają znaczącą przewagę alleli *Mla*, stwierdzono ich obecność w prawie 70% badanych odmian (tab. 4 i 5). Tak duża liczba genów allelicznych, a dotyczy to przede wszystkim locus *Mla*, stanowi poważne ograniczenie w łączeniu ich w jednym genomie nowych odmian. Jak dotąd, wszystkie geny związane z locus *Mla* po wprowadzeniu do nowych odmian, sukcesywnie po jakimś czasie przestają być efektywne ponieważ w populacji *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* pojawiają się patotypy wirulentne w stosunku do nowo wprowadzonych genów (Czembor, 1976; Wolfe i Schwarzbach, 1978; Czembor, 1981; Gacek i Czembor, 1988; Czembor i Czembor, 1998; Hovmoller i in., 2000; Skinnes i in., 2000). W celu przedłużenia odporności hodowcy dążą do większego zróżnicowania materiałów wyjściowych do hodowli, wprowadzania większej liczby genów odporności do tworzonych odmian. Rolnicy również mogą w znacznym stopniu zwiększyć stabilność odporności przez właściwy z punktu widzenia zdrowotności dobór odmian, przestrzennego zróżnicowania uprawy odmian o różnym uwarunkowaniu genetycznym odporności oraz w przypadku jęczmienia pastewnego uprawę mieszanek odpowiednio dobranych odmian (Czembor i Gacek, 1990; Gacek i in., 1996; Finckh i in., 1999).

W pięciu odmianach jęczmienia jarego i prawdopodobnie w odmianie Hanka obecny jest recesywny gen *mlo* (tab. 5). Odporność typu *Mlo* odgrywa bardzo ważną rolę w hodowli nowych odmian jęczmienia jarego w Europie, ponieważ jak dotąd nie stwierdzono w świecie występowania patotypów *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* wirulentnych w stosunku do genu *mlo* (Hovmoller i in., 2000; Czembor i Czembor, 2001). Odporność warunkowana genem *mlo* jest unikalną, monogeniczną i rasowo niespecyficzną odpornością. U pierwszych odmian komercyjnych z genem *mlo* występował dość duży efekt pleiotropowego działania tego genu objawiający się nekrotyczną plamistością liści.

Cechę tą stosunkowo szybko wyeliminowano w procesie selekcji i obecnie obserwuje się intensywny wzrost wykorzystywania tego typu odporności w polskiej i europejskiej hodowli. W ostatnich kilku latach w Polsce i w krajach UE w produkcji jest od 20–30% odmian jęczmienia jarego z genem *mlo* (Jorgensen, 1994; Atzema, 1998; Czembor i Czembor, 2001; Anonymous, 2003, 2003 a).

WNIOSEK

Kandydujące do rejestracji odmiany mają różne geny warunkujące odporność w stosunku do *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* i mogą być wykorzystane w tworzeniu strategii ochrony plantacji jęczmienia przed mączniakiem.

LITERATURA

- Anonymous 2003. Bundessortenamt, Beschreibende Sortenliste 2003, Getreide, Mais, Olfruchte, Leguminosen, Hackfruchte. Deutscher Landwirtschaft. GmbH: 40 — 42.
- Anonymous 2003 a. Lista odmian roślin rolniczych 2003. COBORU, Słupia Wielka: 78 — 79.
- Atzema J. L. 1998. Durability of Mlo resistance to barley against powdery mildew caused by *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*. Ph. D. thesis, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Switzerland.
- Brown J. K. M., Jorgensen J. H. 1991. A catalogue of mildew resistance genes in European barley varieties. In:., Integrated Control of Cereal Mildews: Virulence Patterns and Their Change. Jorgensen J. H. (ed.) Riso National Laboratory, Roskilde, Denmark: 263 — 286.
- Czembor H. J. 1976. Źródła odporności na mączniaka jęczmienia *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*. Hod. Rośl. Aklim. 20, z. 5: 466 — 490.
- Czembor H. J. 1981. Rasy fizjologiczne mączniaka jęczmienia (*Erysiphe graminis* DC ex Merat f.sp. *hordei* Marchal) występujące w Polsce w latach 1975-1979. Hod. Rośl. Aklim. 25, z. 5/6: 215 — 226.
- Czembor J. H., Czembor H. J. 1998. Powdery mildew resistance in cultivars of spring barley from Polish Register. Plant Breed. Seed Sci. 42 (2): 87 — 99.
- Czembor H. J., Czembor J. H. 2001. Resistance to powdery mildew in barley cultivars and breeding lines included in 1998–2000 in Polish registration trials. Plant Breed. Seed Sci. 45 (1): 21 — 41.
- Czembor H. J., Gacek E. 1990. Wybrane problemy hodowli odpornościowej zbóż na choroby. Biul. IHAR 173/174: 53 — 64.
- Czembor H. J., Gacek E. S. 1995. System for increasing durability of diseases resistance in cereals. In: Arseniuk E., Góral T., Czembor P. C. (eds.). Plant Resistance to Diseases, Pests and Unfavorable Environmental Conditions. IHAR Radzików, Poland: 39 — 48.
- Day P. R. 1974. Genetics of host-parasite interaction. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Flor H. H. 1956. The complementary gene systems in flaxs and flaxs rust. Adv. Genet. 8: 29 — 54.
- Finckh M. R., Gacek E. S., Czembor H. J., Wolfe M. S. 1999. Host frequency and density effects on powdery mildew and yield in mixtures of barley cultivars. Plant Pathol. 48: 807 — 816.
- Gacek E. 1990. Studia nad sposobami wykorzystania odporności genetycznej jęczmienia w zwalczaniu mączniaka prawdziwego (*Erysiphe graminis* DC f.sp. *hordei* Marchal). Hod. Rośl. Aklim. 34, 5/6: 3 — 48.
- Gacek E., Czembor H. J. 1988. Analiza ilościowa struktury populacji mączniaka jęczmienia (*Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*). Biul. IHAR 167: 13 — 19.
- Gacek E., Czembor H. J., Nadziak J. 1996. Wpływ zróżnicowania genetycznego w mieszaninach i mieszkankach zbożowych na rozwój chorób i plonowanie. Biul. IHAR 200: 203 — 209.
- Gulliano M. L., Kuijpers L. A. M. 1994. Social and political implications of managing plant diseases with restricted fungicides in Europe. Annu. Rev. Phytopathol. 32: 559 — 579.
- Hovmoller M. S., Caffier V., Jalli M., Andersen O., Besenhofer G., Czembor J. H., Dreiseitel A., Flath K., Fleck A., Heinrics F., Jonsson R., Limpert E., Mercer P., Plesnik S., Rashal I., Skinnes H., Slater S.,

- Vronska O. 2000. The European barley powdery mildew virulence survey and disease nursery 1993–1999. *Agronomie* 20 (7): 729 — 744.
- Jacobsen B. J. 1997. Role of plant pathology in integrated pest management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 35: 373 — 391.
- Jorgensen J. H. 1994. Genetics of powdery mildew resistance in barley. *Plant Science* 13: 97 — 119.
- Kolster P., Munk L., Stolen O., Lohde J. 1986. Near-isogenic barley lines with genes for resistance to powdery mildew. *Crop Sci.* 26: 903 — 907.
- Najewski A. 2001. Jęczmień jary. Synteza wyników doświadczeń rejestrowych. *Zboża jare*, 2001. COBORU. Z. 9: 26 — 49.
- Najewski A. 2002. Jęczmień ozimy. Synteza wyników doświadczeń rejestrowych. *Zboża ozime*, 2001. COBORU. Z. 15: 49 — 59.
- Nieróbca A., Horoszkiewicz-Janka J., Czembor J. H. 2003. Ochrona roślin — ważny element technologii uprawy zbóż w UE. *Pam. Puł.* 132: 311 — 320.
- Skinnes H., Slater S., Vronska O. 2000. The European barley powdery mildew virulence survey and disease nursery 1993–1999. *Agronomie* 20 (7): 729 — 744.
- Wolfe M. S. 1984. Trying to understand and control powdery mildew. *Plant Pathol.* 33: 451 — 466.
- Wolfe M. S., McDermott. 1994. Population genetics of plant pathogen interactions: the example of the *Erysiphe graminis* — *Hordeum vulgare* pathosystem. *Ann. Rev. Phytopath.* 32: 89 — 113.
- Wolfe M. S., Schwarzbach E. 1978. The recent history of the evolution of barley powdery mildew in Europe. In: *The powdery Mildews*, Spencer D. M., Academic Press, London, New York and San Francisco, pp. 129 — 157.
- Zwatz B. 1987. Analyse der Resistenzfaktoren und Virulenzfaktoren im Wirt-Parasit-System Sommergerst-Sorten und Meheltau (*Erysiphe graminis* D.C. f.sp. *hordei*) in Österreich. *Die Bodenkultur.* 38: 341 — 349.