

OLGA DORACZYŃSKA¹
JERZY H. CZEMBOR¹
HENRYK J. CZEMBOR
MARJA JALLI²

¹ Pracownia Genetyki Stosowanej, Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — PIB w Radzikowie

² MTT Agrifood Research Finland, Plant Protection, FI-31600 Jokioinen, Finlandia

Nowe źródła odporności na plamistość siatkowaną (*Pyrenophora teres* f. sp. *teres*) w kolekcji odmian miejscowych jęczmienia*

New sources of resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. sp. *teres*) in collection of barley landraces

Jęczmień należy do ważnych gospodarczo gatunków zbóż a plamistość siatkowana powodowana przez *Pyrenophora teres* f. sp. *teres* jest chorobą, która w sposób istotny wpływa na wielkość i jakość plonu ziarna. Dlatego celem badań było zidentyfikowanie źródeł odporności na plamistość siatkowaną jęczmienia w kolekcji odmian miejscowych po zakażeniach sztucznych izolatami o zróżnicowanej wirulencji i awirulencji w stosunku do odmian o znanym stopniu odporności na tego patogena. Badania prowadzono w warunkach kontrolowanych — na fragmentach liści (oceny w skali 1–4) oraz w warunkach szklarniowych i polowych (oceny w skali 1–10). W pierwszym etapie badań zróżnicowano 32 izolaty wyosobnione z prób liści zebranych w różnych rejonach Polski i do dalszych prac wytypowano 15 izolatów. Materiałem roślinnym były 34 odmiany miejscowe pochodzące z Egiptu, Nepalu, Jordanii, Turcji, Portugalii i Grecji. Stopień odporności na pojedyncze izolaty osobno oceniono na fragmentach liści, a następnie w warunkach szklarniowych i polowych zakażano mieszaniną wszystkich izolatów pochodzących z Polski oraz jednym, reprezentującym populację *P. teres* f. sp. *teres* występującą na terenie Finlandii. Stwierdzono, że jedna odmiana pochodząca z Turcji oraz jedna odmiana pochodząca z Jordanii są szczególnie cennymi źródłami odporności na plamistość siatkowaną jęczmienia (odporność wyższa w stosunku do wysoko odpornej odmiany wzorcowej CI9819). Jako źródła odporności mogą zostać wykorzystane również trzy odmiany z Nepalu, których odporność była oceniona na poziomie odmiany CI9819.

Słowa kluczowe: jęczmień, odmiany miejscowe, plamistość siatkowana, *Pyrenophora teres* f. sp. *teres*

* Wyniki badań uzyskane w ramach projektu finansowanego przez MRiRW w zakresie badań podstawowych na rzecz postępu biologicznego w produkcji roślinnej (PBwPR)

Barley is one of the economically important crop species and net blotch caused by *Pyrenophora teres* f. sp. *teres* has a significant impact on the quantity and quality of grain yield. Therefore the aim of the current study was identify sources of resistance to barley net blotch in the collection of landraces. The resistance was assessed after inoculation using isolates with different spectrum of virulence and avirulence, in relation to differential set of genotypes with known level of resistance. The study was carried out under controlled conditions — as detached-leaf test (scale ratings: 1–4) and in a greenhouse and field (scale ratings: 1–10). In the first stage of the study the virulence of 32 isolates was characterized. They were isolated from leaf samples collected in different regions of Poland and for further work 15 isolates were chosen. As a plant material 34 local varieties originating from Egypt, Nepal, Jordan, Turkey, Portugal and Greece were used. Their levels of resistance to specific isolates were evaluated on detached-leaf fragments and then under greenhouse and field conditions using mixture of all Polish isolates and one isolate, representing Finnish *P. teres* f. sp. *teres* population. Based on the obtained results it was found, that one landrace originating from Turkey and one landrace originating from Jordan are especially valuable sources of resistance to net blotch of barley (resistance level higher than resistant control cultivar CI9819). Three landraces from Nepal can be also used as sources of resistance. Their levels of resistance were assessed at the level of cultivar CI9819.

Key words: barley, landraces, net blotch, *Pyrenophora teres* f. sp. *teres*

WSTĘP

Jęczmień należy do ważnych gospodarczo gatunków zbóż zarówno w Polsce, jak i na świecie. Plamistość siatkowana jęczmienia jest ważną chorobą, która w sposób istotny wpływa na wielkość i jakość plonu ziarna. Choroba ta powodowana jest przez dwa patogeny: *Pyrenophora teres* Drechs. f. *teres* Smedeg. oraz *P. teres* f. sp. *maculata* Smedeg. (Smedegaard-Petersen, 1971). W Polsce sprawcą tej choroby jest *P. teres* f. sp. *teres*. Straty w plonie przy dużym nasileniu choroby mogą sięgać nawet 40% (Steffenson i in., 1991; Robinson i Jalli, 1997 a; Grewal i in., 2008). Na liście odmian wpisanych do rejestru brak jest odmian odpornych lub o podwyższonej odporności na plamistość siatkowaną (Czembor, 1972; Gacek, 1979).

Zestaw odmian i linii różnicujących posiadających znane geny odporności na *P. teres* f. sp. *teres*, opracowany przez Afanasenko i in. (2009), umożliwia porównywanie wyników badań prowadzonych w różnych ośrodkach naukowych. Genotypy włączone do tego zestawu pochodzą z różnych rejonów świata i zostały opisane we wcześniejszych badaniach (Bockelman i in., 1983; Robinson i Jalli, 1996; Afanasenko i in., 2009).

Badanie struktury populacji jest niezbędne w celu wytypowania właściwych izolatów do prac, których celem jest poszukiwanie nowych źródeł odporności. Źródła te są wykorzystywane w hodowli odpornościowej, która jest przyjazną środowisku metodą ochrony roślin przed chorobami. Metoda ta nie naraża producentów na dodatkowe koszty związane z zakupem środków ochrony i jest efektywna również w przypadku plamistości siatkowanej. Wstępne testy mające na celu poszukiwanie nowych źródeł odporności mogą być prowadzone już w stadium siewki (Legge i in., 1996; Steffenson i in., 1996). Uzasadnia to fakt, że dotychczasowe badania wykazały, że odporność na plamistość siatkowaną może być warunkowana jednym lub dwoma dominującymi genami odporności (Bockelman i in., 1977; Afanasenko i Kushnienko, 1989). Jednak istnieją również doniesienia o poligenicznym uwarunkowaniu odporności (Harrabi i in., 1993; Steffenson i Webster, 1992 b). Dlatego podczas selekcji materiałów, które mogą być potencjalnymi źródłami

odporności na tego patogena należy prowadzić dokładne pomiary powierzchni porażonej przez patogena oraz opis objawów choroby uwzględniając: fazę rozwojową roślin (Steffenson i Webster, 1992; Steffenson i in., 1996; Grewal i in., 2008), długość okresu inkubacji po zakażeniach (Arabi i in., 1990), wilgotność i temperaturę powietrza od czasu zakażeń do oceny (Nutter i in., 1985; Shaw, 1986; Berg i Rossnagel, 1991) czy położenie liścia na roślinie (Tekauz, 1986).

Odmiany miejscowe jęczmienia są powszechnie wykorzystywane w badaniach nad identyfikacją nowych źródeł odporności na stresi biotyczne i abiotyczne (Newton i in., 2010). Badania mające na celu znalezienie nowych źródeł odporności jęczmienia na *P. teres* f. sp. *teres* zostały opisane przez Robinson i Jalli (1996), Johnson i in. (1997), Yitbarek i in. (1998) i Afanasenko i in. (2009).

Celem głównym prac było znalezienie źródeł odporności na plamistość siatkowaną jęczmienia w kolekcji odmian miejscowych po zakażeniach izolatami o zróżnicowanej wirulencji i awirulencji w stosunku do genów odporności obecnych w zestawie odmian różnicujących. Celem dodatkowym była charakterystyka populacji *P. teres* f. sp. *teres* występującej na terenie Polski.

MATERIAŁY I METODY

Badania stopnia odporności odmian miejscowych jęczmienia na *P. teres* f. sp. *teres* prowadzono trzema metodami w ramach współpracy pomiędzy Instytutem Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — PIB (IHAR — PIB) w Radzikowie a MTT Agrifood Research, Jokioinen w Finlandii w latach 2009–2010. Testy na fragmentach liści pobranych z siewek w fazie 3 liścia (tzw. test listkowy) wykonano w IHAR — PIB, testy szklarniowe i polowe prowadzono w MTT Agrifood Research, Jokioinen, Finlandia.

Material roślinny

Do charakterystyki populacji *P. teres* f. sp. *teres* występującej na terenie Polski i określenia genów wirulencji w niej występujących wykorzystano zestaw odmian jęczmienia o znanych genach odporności (Afanasenko i in., 1995; Afanasenko i in., 2009; tab. 1).

Tabela 1

Zestaw odmian różnicujących wykorzystany w charakterystyce populacji *Pyrenophore teres* f. sp. *teres* występującej na terenie Polski

Set of differential cultivars used to describe *Pyrenophore teres* f. sp. *teres* population occurring in Poland

L.p. No.	Zestaw odmian różnicujących Differential set	Stopień odporności / gen odporności Resistance level / resistance gene	Źródło Reference
1	2	3	4
1	Beecher	prawdopodobnie jeden R gen likely a single R gene	Selim et al., 1973
2	(CLS) Canadian Lake Shore CI2750	<i>Pt2</i> , <i>Pt3</i>	Mode & Schaller, 1957
3	CI5791	<i>Pta</i>	Khan & Boyd, 1971; Selim et al., 1973
4	CI9214	prawdopodobnie jeden R gen likely a single R gene	Selim et al., 1973

1	2	3	4
5	CI9819	<i>Rpt1b, Rpt2c, Rpt5, Pta</i>	Khan & Boyd, 1971; Bockelman & Sharp, 1977; Manninen et al., 2006
6	CI9825	1 dominujący gen 1 dominating gene	Mode & Schaller, 1957
7	CI11458	2 dominujące podwójne geny 2 dominating double genes	Selim et al., 1973
8	Corvette	prawdopodobnie jeden R gen likely a single R gene	Selim et al., 1973
9	Harbin CI 4929	<i>Pt2</i>	Mode & Schaller, 1957
10	K8755/c-8755	prawdopodobnie jeden R gen likely a single R gene	Afanasenko et al., 2007
11	K20019/c-20019	prawdopodobnie 1-4 R geny likely 1-4 R genes	Afanasenko et al., 1999
12	Manchurian CI 739	<i>Pt2</i>	Mode & Schaller, 1957
13	Prior	prawdopodobnie jeden R gen likely a single R gene	Selim et al., 1973
14	Skiff	prawdopodobnie jeden R gen likely a single R gene	Selim et al., 1973
15	Tifang CI4407-1	<i>Pt1a, Pta</i>	Mode & Schaller, 1957; Khan & Boyd, 1971; Bockelman & Sharp, 1977
16	Harrington	wzorzec – podatny susceptible standard	Tekauz, 1990
17	Haruna Nijo	wzorzec – podatny susceptible standard	Tekauz, 1990
18	Pirkka	wzorzec – podatny susceptible standard	Afanasenko et al., 1995

Badane formy miejscowe jęczmienia pochodziły z Nepalu (22 genotypy; przekazane przez INRA — Institut National de la Recherche Agronomique, Francja), Portugalii (3 genotypy; przekazane przez Bank Genów Portugalii) oraz odmiany należące do kolekcji International Center for Agricultural Research in the Dry Areas: Jordanii (2 genotypy), z Turcji (2 genotypy), z Grecji (2 genotypy) i z Egiptu (1 genotyp). We wszystkich testach: na fragmentach liści, szklarniowym i polowym jako odmianami wzorcowymi były Pirkka (podatna) i CI9819 (o wysokiej odporności).

Charakterystyka populacji *Pyrenophora teres* f. sp. *teres*

Obecność genów wirulencji występujących w kolekcji izolatów *P. teres* f. sp. *teres* (*Ptt*) określano na fragmentach liści zgodnie z metodyką opisaną przez Afanasenko i in. (1995).

Do badań włączono 32 izolaty wyosobnione z próby liści z widocznymi objawami choroby które pobierano w 12 lokalizacjach Polski w latach 2008 i 2009. Fragmenty liści o długości 0,5–1,0 cm były odkażane przez 15 s w 50% etanolu oraz przez 30 s w NaOCl. Następnie opłukiwano je dwukrotnie destylowaną wodą, osuszano na bibule filtracyjnej i wykładano na pożywkę V8PDA wylaną do szalek Petriego (zawartość każdego ze składników w litrze pożywki: 200 ml soku jarzynowego Fortuna®, 3 g CaCO₃, 10 g Difco PDA i 18 g agaru). Szalki trzymano w temp. 20°C w ciemności i po 3–7 dniach pojedyncze konidia *Ptt* przenoszono na pożywkę V8PDA pod binokulem za pomocą sterylnej igły preparacyjnej. Jednozarodnikowe kultury przechowywano w temp. 4°C do czasu przygotowania zawiesiny zarodników (inokulum) wykorzystywanej do określenia ich

wirulencji w stosunku do zestawu odmian różnicujących, posiadających znane geny odporności. Przygotowując inokulum, izolaty po odszczepieniu na szalki z pożywką V8PDA inkubowano w temp. 20°C przy braku światła przez okres 14 dni. Następnie grzybnicę zmywano i rozcieńczano wodą destylowaną kontrolując liczbę zarodników w powstałej zawieszynie. Docelowe stężenie to 1×10^4 zarodników / ml. Zawiesina zarodników wykorzystywana była do zakażeń sztucznych w teście listkowym i w szklarni.

Siewki roślin odmian i linii o zróżnicowanym stopniu odporności (zestaw różnicujący) rosły w doniczkach o średnicy 10 cm, w warunkach sztucznego doświetlania (długość dnia 16 h) i temperaturze w zakresie 16–22°C przez okres ok. 2 tygodni. Następnie z trzeciego w pełni wykształconego liścia pobierano 2,5 cm fragmenty, które umieszczano na pożywce benzimidazolowej (skład pożywki: 1 l H₂O, 5 g agaru, 30 ppm benzimidazolu) wylanej do szalek Petriego składającej się z 28 osobnych komór (rozmiar szalki: 12,5 cm × 12,5 cm; 1,7 cm wysokość). W każdej komorze wykładano po 3 fragmenty liści pobrane z osobnych siewek, ale reprezentujące jeden genotyp.

Tabela 2

Reakcja odmian różnicujących jęczmienia na zakażenie 32 izolatami *Pyrenophora teres*
Reaction of differential barley varieties after inoculation with 32 isolates of *Pyrenophora teres*

Odmiana Variety	Izolat — Isolate (<i>Ptt</i>)																\bar{x}	izol. awirul. avirul.*
	4.2	2.1	9.3	1.3	5.3	7.1	4.1	7.4	4.3	2.2	11.6	5.4	10.5	1.1	10.2	3.3		
Beecher	1	1	1	2	3	4	3	2	3	1	2	2	3	3	4	3	1,5	8
CI2330	1	1	0	3	1	4	2	3	3	2	3	3	4	3	4	3	1,5	6
CI2750 (CLS)	2	1	2	3	0	3	3	4	2	4	3	4	3	3	4	2	1,5	6
CI5791	1	1	1	1	4	1	3	1	1	1	2	3	1	2	3	1	2,1	21
CI9214	1	3	1	3	3	2	1	2	2	3	3	4	2	3	1	4	1,7	9
CI9819	1	2	1	2	0	2	1	3	2	2	4	2	3	3	1	3	2,3	14
CI9825	0	1	1	1	0	1	2	2	2	2	0	0	3	1	4	2	2,3	22
CI11458	1	1	1	3	3	2	2	3	1	1	3	3	4	3	4	4	2,7	10
Corvette	4	2	3	1	1	4	4	4	4	4	3	2	2	3	2	4	2,5	8
Harbin	1	1	1	2	1	1	3	2	3	3	0	1	1	3	1	4	2,4	11
Harrington	2	3	0	2	3	3	3	2	4	3	2	3	2	0	4	4	2,3	8
Haruna Nijo	4	1	3	2	4	1	4	4	4	1	1	2	4	4	4	4	2,5	8
K8755/ c-8755	1	1	1	1	1	3	1	2	3	4	3	4	4	3	3	4	2,6	8
K20019/ c-20019	0	0	1	3	1	1	1	1	0	1	0	3	2	3	1	1	2,7	22
Manchurian	1	1	3	3	1	2	3	4	1	3	2	3	1	2	2	4	2,9	12
Pirkka	4	1	4	2	1	1	1	4	1	3	2	2	1	2	1	4	3,1	14
Prior	1	3	3	1	1	4	1	4	4	2	1	1	1	2	3	4	3,0	11
Skiff	0	3	1	3	2	1	3	1	4	3	4	4	4	4	1	1	3,1	8
Tifang	3	1	1	2	2	2	2	3	3	3	4	1	3	4	3	1	3,1	9
Turig	1	2	0	2	1	3	3	2	2	2	4	3	4	2	4	4	3,2	14
Złożoność wirulencji Complexity	4	4	5	6	6	8	10	10	10	10	10	11	11	13	13	14		
**	+	+	+												+			

c. d Tabela 2

Odmiana Variety	Izolat — Isolate (<i>Ptt</i>)															\bar{x}	izol. awirul.* avirul.*	
	11.4	11.5	3.1	11.1	11.3	7.5	11.2	5.2	6.4	5.1	7.2	3.2	2.3	5.5	1.2			6.3
Beecher	4	4	3	4	3	4	3	4	4	4	4	4	4	4	3	4	1,5	8
CI2330	4	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	3	4	1,5	6
CI2750 (CLS)	4	4	4	4	4	4	3	3	4	4	3	4	4	4	4	4	1,5	6
CI5791	1	1	2	2	2	1	1	1	4	4	1	4	0	4	4	3	2,1	21
CI9214	4	2	3	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	1,7	9
CI9819	4	3	2	3	3	3	4	4	3	4	3	2	2	4	4	3	2,3	14
CI9825	0	1	2	1	3	2	1	4	2	3	1	4	3	3	3	3	2,3	22
CI11458	4	3	2	4	3	3	3	3	4	4	1	3	3	4	4	2	2,7	10
Corvette	4	4	4	4	2	4	4	4	4	2	3	4	4	3	4	4	2,5	8
Harbin	4	1	4	4	3	3	3	4	4	4	3	4	4	3	3	3	2,4	11
Harrington	4	2	3	4	4	4	3	3	3	4	4	3	3	4	4	4	2,3	8
Haruna Nijo	4	4	3	2	3	4	3	3	3	3	4	3	4	2	4	3	2,5	8
K8755/ c- 8755	4	4	4	4	1	4	4	4	3	4	4	4	4	3	4	4	2,6	8
K20019/ c- 20019	2	4	3	1	3	2	1	3	3	1	3	2	1	2	2	3	2,7	22
Manchurian	1	4	2	4	4	3	3	2	3	4	4	4	4	3	4	4	2,9	12
Pirkka	3	4	4	1	4	3	4	1	2	4	4	3	3	4	4	4	3,1	14
Prior	3	4	4	3	3	2	4	1	4	3	3	4	4	4	4	4	3,0	11
Skiff	3	4	4	4	3	3	4	4	2	2	4	4	4	3	4	4	3,1	8
Tifang	2	4	3	4	4	4	4	4	4	3	4	3	3	4	4	4	3,1	9
Turig	1	2	3	4	1	3	2	4	4	4	4	2	3	4	3	3	3,2	14
Złożoność wirulencji Complexity	14	14	15	15	16	16	16	16	17	17	17	17	17	18	19	19		
**					+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		

* Liczba izolatów awirulentnych / numer of avirulent isolates

** + - izolat uwzględniony w badaniach laboratoryjnych (test listkowy) / isolat used for detachet-leaf test under lab. conditions

Następnie fragmenty liści były zakażane sztucznie — 1 kroplą zawiesiny zarodników *P. teres* f. sp. *teres* każdego izolatu osobno. Szalki umieszczano w komorze fitotronowej dla zapewnienia optymalnych warunków wzrostu grzyba (fotoperiod 16 h światła o natężeniu ok. 10 $\mu\text{E}/\text{m}^2$ i 8 h nocy oraz w temperaturze 19°C dzień i 15°C nocy). Po 4 dniach prowadzono ocenę fenotypową wykorzystując skalę 1–4 (Afanasenko i in., 2007): 1 = punktowe, nekrotyczne plamy, brak chloroz (wysoko odporne), 2 = brązowe nekrotyczne plamy wielkości kropli zawiesiny zarodników, brak lub bardzo niewielkie chlorozy (odporne), 2/3 = powiększające się nekrotyczne plamy, brak lub niewielkie chlorozy (genotypy pośrednie), 3 = brązowe nekrozy dobrze rozwinięte i otoczone chlorozami (podatne), 4 = nekrozy i chlorozy pokrywają całą powierzchnię liścia (wysoko podatne).

Izolaty wytypowane do badań mających na celu charakterystykę zmienności genetycznej dla stopnia odporności na plamistość siatkowaną w kolekcji form miejscowych jęczmienia różniły się pod względem układu wirulencji i awirulencji w stosunku do genów odporności obecnych w zestawie odmian różnicujących (tab. 2).

Testy odpornościowe odmian miejscowych

Test listkowy

Uwarunkowanie genetyczne odporności odmian miejscowych na fragmentach liści testem listkowym badano zgodnie z metodyką wykorzystaną w badaniach obecności genów wirulencji występujących w kolekcji izolatów *P. teres* f. sp. *teres* (Afanasenko i in., 1995). Stopień odporności wszystkich odmian miejscowych oraz wzorców oceniono po zakażeniach sztucznych 15 izolatami osobno. Badania prowadzono zgodnie z procedurą opisaną poprzednio — siewki odmian miejscowych oraz odmian wzorcowych rosły w doniczkach, fragmenty liści pobierano w fazie trzeciego liścia i wykładano je na pożywkę benzimidazolową. Następnie fragmenty liści były zakażane sztucznie — 1 kroplą zawiesiny zarodników każdego izolatu osobno. Szalki umieszczano w komorze fitotronowej i po 4 dniach oceniano wykorzystując skalę 1–4 (Afanasenko i in., 2007).

Test szklarniowy

Testy szklarniowe prowadzono w MTT Agrifood Research Jokioinen, Finlandia. Dwutygodniowe siewki odmian miejscowych (po 6 w doniczce) zakażano opryskując zawiesiną zarodników izolatu V278 wyosobnionego z odmiany Arve w 2000 roku (średnio 0,5 ml / doniczkę) za pomocą kompresora pneumatycznego. Izolat ten został opisany w trakcie wcześniejszych badań i reprezentował układ wirulencji najbardziej powszechnie występujący na terenie Finlandii (Marja Jalli, inf. ustna). Kontrolę stanowiły siewki wszystkich genotypów spryskane destylowaną wodą. Po zakażeniach rośliny rosły w ciemności przez 24 h i wilgotności powietrza ok. 100%. Ocena fenotypowa prowadzona była 10 dni po zakażeniach sztucznych wykorzystując skalę Tekauza (1985). Genotypy ocenione w zakresie 1–5 tworzyły grupę odpornych, natomiast ocenione w zakresie 6–10 grupę podatnych.

Test polowy

Doświadczenia polowe prowadzono na poletkach doświadczalnych MTT Agrifood Research Jokioinen, Finlandia, w 2010 roku. Warunki klimatyczne występujące na terenie Finlandii są bardzo sprzyjające rozwojowi plamistości siatkowanej, zapewniając dużą presję selekcyjną ze strony patogena, *P. teres* f. sp. *teres*. Doświadczenia założono metodą losowanych bloków, w trzech powtórzeniach. Zakażenia sztuczne prowadzono dwa tygodnie po wysiewie rozsypując wokół badanych materiałów wysuszone i rozdrobnione liście z objawami porażenia pobrane z odmiany podatnej Rolfi. Nasiona odmiany Rolfi były wysiewane w szklarni, po dwóch tygodniach siewki zakażano mieszaniną zarodników izolatów polskich wykorzystywanych do badań testem listkowym oraz izolatu V278. Ocenę fenotypową stopnia porażenia roślin prowadzono w trzech terminach: pierwszą, gdy na odmianie podatnej były widoczne pierwsze objawy (średnio w fazie kłoszenia się roślin, BBH 21) — 30 dni, druga ocena 10 dni po pierwszej (40 dni od zakażeń sztucznych) a trzecia 20 dni po pierwszej (50 dni od daty zakażeń sztucznych). Do oceny fenotypowej wykorzystano skalę 1–10, tak jak w teście szklarniowym (Tekauz, 2010).

Analizy statystyczne

Do oceny istotności różnic pomiędzy badanymi obiektami pod względem odporności na plamistość siatkowaną w teście szklarniowym i polowym zastosowano jednoczynnikową analizę wariancji (ANOVA). Po odrzuceniu hipotezy, o braku różnic

pomiędzy obiektami, dokonano szczegółowego porównania obiektów pod względem badanych cech przy użyciu testu najmniejszej istotnej różnicy Fishera. Analizy danych przeprowadzono za pomocą programu InfoStat 1.6.

WYNIKI I DYSKUSJA

Charakterystyka populacji *Pyrenophora teres* f. sp. *teres*

Scharakteryzowano 32 izolaty *P. teres* f. sp. *teres* zebrane na terenie Polski w latach 2008–2009 (tab. 2). Stwierdzono duże zróżnicowanie dla stopnia złożoności ich wirulencji w stosunku do zestawu 20 odmian różnicujących posiadających znane geny odporności. Izolaty były wirulentne w stosunku do 4–19 genotypów. Rozkład liczebności złożoności wirulencji był przesunięty w stronę form, które były wirulentne w stosunku powyżej 10 odmian różnicujących (na 32 badane izolaty 6 z nich było wirulentnych w stosunku do 4–8 odmian różnicujących, a 24 w stosunku do 10–19 odmian różnicujących). Odmiany należące do zestawu różnicującego, w stosunku do których najwięcej było izolatów awirulentnych to CI9825, posiadająca jeden dominujący gen odporności na plamistość siatkowaną (22 izolaty wirulentne), K20019/c-20019, posiadająca 1–4 geny dominujące odporności na plamistość siatkowaną (22 izolaty awirulentne, CI5791 (21 izolatów awirulentnych). Potwierdza to wyniki uzyskane przez Afanasenko i in. (2009), którzy opracowując zestaw odmian różnicujących stwierdzili, że formy te są najbardziej odporne, a odmiany CI5791 i CI9819 są prawie identyczne pod względem reakcji na wszystkie badane izolaty (włączono do badań 174 izolaty). W bieżących badaniach pięć odmian było odpornych na porażenie od 10 do 14 izolatami. Badania prowadzone przez Rickarda i in. (1997) wykazały dużą zmienność dla patotypów *P. teres* f. sp. *teres* występujących na terenie Szwecji. Jednak brak było jednoznacznego związku pomiędzy rejonem kraju a częstotliwością występowania określonego patotypu. Podobne wyniki uzyskali Steffenson i Webster (1992 a) badając populację występującą w Kalifornii, Tekauz (1990) badając populację występującą we wschodniej Kanadzie, Brandl i Hoffman (1991) badając populację występującą w Niemczech, Jones i Clifford (1995) badając populację występującą w Wielkiej Brytanii oraz Robinson i Jalli (1996) badając populację występującą w Finlandii. Jednak uprawa na dużych obszarach odmian o określonej odporności może z czasem mieć istotny wpływ na populacje *P. teres* f. sp. *teres*. Karki i Sharp (1986) wykazali różnice dla morfologii objawów powodowanych przez izolaty zebrane w Montanie, USA oraz w Maroku i Tunezji. Steffenson i Webster (1992 a) zebrali izolaty *P. teres* f. sp. *teres* z Wielkiej Brytanii, Meksyku oraz USA — Minnesoty i Kalifornii. Wykazali, że spektrum wirulencji patotypów zebranych w Kalifornii jest zbliżone do patotypów pochodzących z Meksyku. Bieżące badania nie obejmowały dużej liczby izolatów, dlatego mogą być podstawą do wstępnego wnioskowania o epidemiologii tego patogena i patotypów występujących na terenie Polski.

Do dalszych badań, których celem była charakterystyka odmian miejscowych, wytypowana 15 izolatów o zróżnicowanym stopniu wirulencji. Były to: 2 izolaty wirulentne w stosunku do 4 odmian zestawu różnicującego, jeden izolat wirulentny w

stosunku do 5 odmian, trzy wirulentne w stosunku do 16 odmian, 5 wirulentnych w stosunku do 17 odmian oraz jeden wirulentny w stosunku do 18 odmian.

Charakterystyka populacji miejscowych jęczmienia

Tabela 3

Reakcja odmian miejscowych jęczmienia na zakażenie 15 izolatami *Pyrenophora teres* w teście listkowym
Reaction of barley landraces after inoculation with 15 isolates of *Pyrenophora teres* in detached-leaf test

Nr w kolekcji PGS No. in the PGS collection	Poch. Origin	Izolat — Isolate														\bar{x}	Liczba izolatów awirul. Number of avirulent isolates	
		Ptt4.2	Ptt2.1	Ptt9.3	Ptt10.2	Ptt11.3	Ptt7.5	Ptt11.2	Ptt6.4	Ptt5.1	Ptt7.2	Ptt3.2	Ptt2.3	Ptt5.5	Ptt1.2			Ptt6.3
970	Egipt	2	1	4	1	1	4	1	3	2	3	1	1	4	2	2	2,1	10
971	Jordania	2	4	3	1	1	4	3	3	2	2	2	1	3	2	1	2,3	9
2288	Portugalia	1	2	3	1	1	3	2	2	3	2	2	4	4	2	3	2,3	9
2290	Portugalia	3	4	3	2	1	2	2	3	4	3	3	3	3	2	3	2,7	5
2291	Portugalia	3	2	2	2	3	4	1	4	1	3	2	3	4	3	3	2,7	6
2293	Nepal	2	3	3	1	1	3	2	3	3	1	2	1	3	3	1	2,1	8
2296	Nepal	2	2	4	3	3	1	3	4	3	1	3	2	4	3	3	2,7	5
2297	Nepal	3	4	4	3	2	2	3	3	3	2	4	2	4	3	3	3,0	4
2299	Nepal	3	3	3	3	1	2	4	3	3	1	3	4	3	3	3	2,8	3
2300	Nepal	4	3	3	1	2	3	3	3	1	3	4	3	2	3	2	2,7	5
2302	Nepal	3	1	3	1	2	4	2	1	3	3	1	3	3	4	3	2,5	6
2303	Nepal	3	3	3	1	2	2	3	2	3	3	2	2	2	3	3	2,5	7
2304	Nepal	4	4	4	3	4	4	3	4	2	4	3	3	4	3	3,5	1	
2305	Nepal	4	4	3	2	4	3	3	1	3	3	4	1	3	3	3	2,9	3
2307	Nepal	4	1	3	1	2	2	4	3	3	3	3	2	3	4	3	2,7	5
2310	Nepal	1	3	4	1	3	4	3	3	4	2	3	2	3	3	3	2,8	4
2311	Nepal	4	3	3	3	3	3	2	3	1	3	4	3	4	4	4	3,1	2
2313	Nepal	3	3	3	1	1	3	3	2	3	3	4	4	3	1	3	2,7	4
2316	Nepal	3	2	3	2	3	4	4	4	2	3	4	4	3	4	3	3,2	3
2317	Nepal	1	3	1	3	4	4	4	2	3	3	2	3	3	3	3	2,8	4
2319	Nepal	2	3	3	1	3	1	3	3	1	4	2	2	4	2	3	2,5	7
2320	Nepal	1	3	4	1	2	4	2	3	3	2	2	3	3	1	2	2,4	8
2321	Nepal	3	3	3	1	2	1	3	2	1	1	1	2	3	3	1	2,0	9
2323	Nepal	2	3	3	1	3	4	2	4	3	3	3	4	3	4	2	2,9	4
2325	Nepal	4	3	3	2	1	3	4	3	4	2	3	4	4	4	3	3,1	3
2327	Nepal	3	3	3	1	2	4	2	3	3	2	2	3	3	1	2	2,5	7
2328	Nepal	4	4	2	2	2	4	4	3	2	4	4	4	3	4	3	3,3	4
5434	Jordania	2	4	3	1	2	3	2	4	3	3	2	4	3	2	3	2,7	6
5451	Turcja	4	2	4	1	2	3	3	2	3	2	3	4	3	3	3	2,8	5
5497	Turcja	3	2	2	1	4	2	3	1	4	1	2	2	2	1	2	2,1	11
5545	Grecja	4	2	4	1	2	4	3	4	3	1	2	4	3	1	3	2,7	6
5565	Grecja	2	4	4	1	1	3	4	4	3	1	3	2	3	1	3	2,6	6
Pirkka	podatny	4	4	4	2	4	3	3	3	2	3	4	3	3	3	3	3,2	2
Pirkka	susceptible	4	3	4	2	3	2	3	2	3	3	4	3	3	3	3	3,0	3
CI9819	<i>Rpt1b</i> ,	1	3	2	2	4	2	3	4	2	2	2	2	2	2	2	2,3	11
CI9819	<i>Rpt2c</i> ,	1	3	2	3	3	3	3	3	1	2	2	2	2	2	2	2,3	9
	<i>Rpt5</i> , <i>Pta</i>																	

Stwierdzono statystycznie istotne zróżnicowanie pomiędzy badanymi genotypami dla stopnia odporności na plamistość siatkowaną (tab. 4). Różnice te były statystycznie istotne zarówno w warunkach kontrolowanych — teście listkowym (tab. 3), szklarniowym jak i w teście polowym (tab. 4, 5).

Tabela 4

Analiza wariancji dla stopnia odporności na plamistość siatkowaną odmian miejscowych jęczmienia po zakażeniu sztucznym siewek w warunkach szklarniowych oraz po zakażeniach sztucznych roślin na podstawie doświadczeń prowadzonych w warunkach polowych 2010
Fixed model analysis of variance of the barley landraces levels of resistance to net blotch after inoculation under greenhouse conditions and under field conditions based on data from the trial carried out in 2010

Źródło zmienności Source of variation		Liczba stopni swobody DF	Średni kwadrat odchyleń MS	Wartość F F value	Wartość P P value
Test szklarniowy Greenhouse test	odporność resistance	33	2,58	1,43	0,1617
	błąd error	31	1,81		
1 ocena* 1 st assessment	odporność resistance	33	7,4	7,37	<0,0001
	błąd error	80	1		
2 ocena** 2 nd assessment	odporność resistance	33	4,36	4,78	<0,0001
	błąd error	80	0,91		
Test polowy Field test	stopień odporności resistance leved	33	4,54	8,78	<0,0001
	błąd error	80	0,52		
3 ocena*** 3 rd assessment	odporność resistance	33	1103,98	1710,94	<0,0001
	BBCB błąd error	80	0,65		

*, **, *** , odpowiednio: 30, 40 i 50 dni po zakażeniu sztucznym (44, 54 i 64 dni po wysiewie) / 30, 40 and 50 days after inoculation (44, 54 and 64 days after sowing)

Prowadzenie ocen stopnia odporności jęczmienia na *P. teres* f. *sp. teres* jest trudne. Ze względu na fakt, że cecha ta uwarunkowana jest w większości wypadków poligenicznie, różnice pomiędzy zmianami chorobowymi przypisanymi poszczególnym stopniom w skali 1–4 lub 1–10 są często trudne do uchwycenia (Steffenson i in., 1996, Grewal i in., 2008). Przykładem tego jest reakcja odmiany wzorcowej CI9819, włączona do zestawu odmian różnicujących. W pierwszym etapie badań była ona scharakteryzowana jako średnio podatna lub podatna na porażenie izolatami *Ptt5.5*, *Ptt5.1* i *Ptt7.2*, a podczas badań mających na celu poszukiwanie źródeł odporności była średnio odporna na porażenie przez te izolaty. Odmiana ta prawdopodobnie posiada geny odporności takie jak *Rpt1b*, *Rpt2c*, *Rpt5*, *Pta* (tab. 1). Również inne zespoły badawcze mają problemy z końcowym ustaleniem stopnia wirulencji określonego izolatu, lub cecha ta zmienia się na przestrzeni czasu (nawet jeżeli izolaty przechowywane zgodnie z ogólnie przyjętą procedurą).

Tabela 5

Reakcja odmian miejscowych jęczmienia na zakażenie mieszaniną zarodników izolatów reprezentujących populację *Pyrenophora teres* występującą na terenie Polski oraz izolatem reprezentującym populację występującą na terenie Finlandii polskich w warunkach szklarniowych i polowych

Reaction of barley landraces to inoculation with spore mixture of isolates which represents population of *Pyrenophora teres* occurring in Poland and Finland under greenhouse and field conditions

Numer w kolekcji PGS No. in the PGS collection	Test szklarniowy — stopień odporności Greenhouse test — level of resistance	Test polowy — Field test			
		1. ocena* stopień odporności / 1. score - level of resistance	2. ocena* stopień odporności / 2. score level of resistance	3. ocena***	
				stopień odporności level of resistance	faza fenologiczna roślin BBCH
970	1,5	1,3	4,3	5,0	73,7
971	2,0	1,7	3,7	3,7	74,0
2288	2,0	4,0	5,3	5,7	75,3
2290	3,5	4,0	5,3	5,3	74,0
2291	2,0	4,3	5,3	5,7	75,7
2293	2,0	4,0	6,5	7,0	79,0
2296	3,0	2,7	6,0	6,3	78,3
2297	5,0	5,3	5,7	6,7	39,0
2299	3,0	3,0	4,3	5,0	39,0
2300	4,0	3,3	5,3	5,7	79,0
2302	3,0	3,0	5,7	6,3	79,0
2303	3,0	2,7	5,7	6,3	79,0
2304	4,5	4,0	5,7	6,0	74,7
2305	3,5	3,7	5,3	5,7	74,0
2307	4,0	3,7	5,3	6,0	76,0
2310	4,0	4,3	6,3	7,0	76,0
2311	3,5	2,3	4,7	5,0	73,3
2313	4,5	3,3	5,0	5,0	74,0
2316	4,5	3,3	5,7	6,0	78,0
2317	2,0	2,7	4,7	5,0	73,7
2319	3,0	3,0	4,3	5,0	76,0
2320	2,0	3,3	4,7	5,0	74,7
2321	2,0	2,7	4,7	5,0	74,7
2323	4,0	4,7	5,3	5,7	72,3
2325	6,0	4,0	5,0	5,3	72,7
2327	4,0	5,3	6,3	7,0	76,0
2328	4,0	5,0	7,0	7,7	74,0
5434	3,0	3,3	4,0	4,7	18,7
5451	3,5	1,7	4,0	4,0	18,7
5497	3,0	2,7	4,3	4,3	72,7
5545	3,0	2,7	3,3	3,7	18,3
5565	4,0	1,5	3,0	3,0	19,0
Pirkka	6,0	7,6	8,0	8,0	78,9
CI9819	1,0	3,9	5,4	5,5	78,0
NIR Fisher LSD					
Fischer****	2,740	1,596	1,519	1,137	1,283

*, **, ****, odpowiednio: 30, 40 i 50 dni po zakażeniu sztucznym (44, 54 i 64 dni po wysiewie) / 30, 40 and 50 days after inoculation (44, 54 and 64 days after sowing)

**** - na poziomie istotności 0,05; at the significance level 0.05

Jest to dyskutowane również w pracach Robinson i Jalli (1996), Afanasenko i in. (2009), Konig i in. (2013). Dlatego badania na siewkach powinny obejmować wiele izolatów reprezentujących zróżnicowany stopień wirulencji na zestawach różnicujących, a następnie

powinny być powtarzane w warunkach polowych, przy odpowiednio dużej presji ze strony patogena.

Oceniając stopień odporności 34 odmian miejscowych testem listkowym, 9 z nich było odpornych na porażenie przez minimum 8 izolatów o zróżnicowanej wirulencji i awirulencji w stosunku do genów odporności obecnych w zestawie odmian różnicujących (z grupy 15 izolatów wytypowanych do badań na podstawie badań nad strukturą populacji *P. teres* f. sp. *teres*, występującą na terenie Polski) (tab. 4). Na szczególną uwagę zasługuje odmiana o numerze 5497 (pochodząca z Turcji) w stosunku do której 11 izolatów było awirulentnych (stopień odporności tej odmiany na 4 izolaty oceniono na 1, co świadczy o jej wysokiej odporności). Układ wirulencji i awirulencji izolatów włączonych do badań mających na celu poszukiwanie nowych źródeł odporności w stosunku do tej odmiany był bardzo zbliżony do odmiany wzorcowej CI9819, posiadającej gen *Rpt1b*, *Rpt2c*, *Rpt5* i *Pta* (opisanej przez Bockelman i in., 1977 i Manninen i in., 2006). Odmiana miejscowa o numerze 970 pochodząca z Egiptu była odporna na porażenie przez 10 izolatów (w tym na 6 izolatów wysoko odporna), odmiana 2321 (pochodząca z Nepalu) była odporna na 9 izolatów (w tym na 6 wysoko odporna). Odmiany o numerach 971 (pochodząca z Jordanii) i 2288 (pochodząca z Portugalii) były odporne na 9 izolatów. Osiem izolatów było wirulentnych w stosunku do odmian o numerach 2293 i 2320. Odmianą najbardziej podatną była forma o numerze 2304 (tylko 1 izolat awirulentny w stosunku do tego genotypu).

W testach szklarniowych i polowych do zakażeń sztucznych wykorzystano zawiesinę zarodników 15 izolatów pochodzących z Polski, włączonych do badań w teście listkowym, oraz jeden izolat reprezentujący populację *P. teres* f.sp. *teres* występującą na terenie Finlandii. Większość odmian scharakteryzowano jako średnio odporne (zakres ocen 3–5 w skali 1–10) lub średnio podatne (zakres ocen 6–7) (tab. 5). W teście polowym, termin oceny w sposób istotny wpływał na nasilenie choroby. W pierwszym terminie (30 dni po zakażeniach sztucznych, gdy objawy na podatnej odmianie kontrolnej były wyraźnie widoczne i ocenione zostały na 7,6) większość odmian miejscowych scharakteryzowano jako formy o podwyższonej odporności lub średnio odporne. W drugim terminie (40 dni od zakażeń sztucznych) oraz w trzecim terminie oceny (50 dni od daty inokulacji) nasilenie choroby było znacznie większe. Świadczą o tym oceny odmiany CI9819, włączonej do badań jako forma o podwyższonej odporności. W terminach tych została ona scharakteryzowana na granicy średnio podatnej (ocena fenotypowa 5,4 w drugim i 5,5 w trzecim terminie). Ocena trzecia prowadzona była gdy większość odmian zawiązywały ziarniaki: fazy fenologiczne wahały się od 72 do 79 (od dojrzałości wodnistej do dojrzałości późno mlecznej). Niektóre formy były późne, nie kłosiły się i nie zawiązywały ziarniaków (odmiany o numerach 2297, 2299, 5434, 5451, 5545, 5565). Na szczególną uwagę zasługują genotypy o numerach 971 (Jordania), 2313, 2317, 2319, 2320, 2321 (Nepal) i 5497 (Turcja). Zostały one włączone do grupy średnio odpornych (odporność oceniona powyżej 5). Formy bardzo późne (oprócz odmiany 2297) scharakteryzowano również jako średnio odporne.

Na podstawie testów listkowych, szklarniowych i polowych można stwierdzić, że odmiana o numerze 5497 (pochodzenie Turcja; 11 izolatów awirulentnych na 15 włączonych do badań; oceny polowe w drugim i trzecim terminie — 3,0) oraz odmiana

971 (pochodzenie Jordania; 9 izolatów awirulentnych; oceny polowe w drugim i trzecim terminie — 3,7) są szczególnie cennymi źródłami odporności na plamistość siatkowaną jęczmienia. Jako źródła odporności mogą zostać wykorzystane również trzy odmiany z Nepalu, w stosunku do których w teście listkowym awirulentnych było 7–9 izolatów, a odporność w warunkach polowych oceniona została na 5,0 w trzecim terminie (2321, 2320 i 2319).

Przedstawione badania potwierdziły, że odmiany miejscowe są źródłem odporności na *P. teres* f. sp. *teres* (Robinson i Jalli, 1996; Afanasenko i in., 2009; Jonsson i in., 1997; Yitbarek i in., 1998; Afanasenko i in., 2009). Pojawiają się również doniesienia literaturowe dotyczące badań prowadzonych z wykorzystaniem markerów molekularnych, które w sposób istotny mogą wspomagać hodowlę odpornościową jęczmienia na plamistość siatkowaną (Manninen i in., 2000, 2006; Köning i in., 2013, Lu i in., 2013).

WNIOSKI

1. Patotypy *Pyrenophora teres* f. sp. *teres* występujące na terenie Polski charakteryzują się dużym stopniem wirulencji w stosunku do znanych i opisanych genów odporności na tego patogena.
2. Formy miejscowe mogą stanowić potencjalne źródła odporności na plamistość siatkowaną jęczmienia.

LITERATURA

- Afanasenko O. S., Kushnierenko I. Yu. 1989. Inheritance of resistance to the causative agent of net blotch in some barley varieties. *Genetika* 25: 1194 — 2000.
- Afanasenko O. S., Hartleb H., Guseva N. N., Minarikova V., Janosheva M. 1995. A set of differentials to characterize populations of *Pyrenophora teres* Drechs. for international use. *Journal of Phytopathol.* 143: 501 — 507.
- Afanasenko O., Mironenko N., Filatova O., Kopahnke D., Krämer I., Ordon F. 2007. Genetics of host-pathogen interactions in the *Pyrenophora teres* f. sp. *teres* (net form) barley (*Hordeum vulgare*) pathosystem. *European Journal of Plant Pathology* 117: 267 — 280.
- Afanasenko O. S., Jalli M., Pinnschmidt H. O., Filatova O., Platz G. J. 2009. Development of an international standard set of barley differential genotypes for *Pyrenophora teres* f. sp. *teres*. *Plant Pathology* 58: 665 — 676.
- Arabi, M.I., Barrault G., Serrafi A., Albertini L. 1990. Inheritance of partial resistance to net blotch in barley. *Plant Breed* 105: 150 — 155.
- Berg C. G. J., Rossnagel B. G. 1991. Epidemiology of spot-type net blotch on spring barley in Saskatchewan. *Phytopathol* 81: 1446 — 1452.
- Bockelman H.E., Sharp E. L., Bjarko M.E. 1983. Isolates of *Pyrenophora teres* from Montana and Mediterranean regions that produce spot-type lesions on barley. *Plant Disease* 67: 696 — 697.
- Bockelman H. E., Sharp E. L., Eslick R. F. 1977. Trisomic analysis of genes for resistance to scald and net blotch in several barley cultivars. *Can. J. Bot.* 55: 2142 — 2148.
- Brandl F., Hoffman G. M. 1991. Differentiation of physiological races of *D. teres* (Sac.) Schoem. Pathogen of net blotch of barley. *J. Plant Disease and Plant Prot* 98: 47 — 66.
- Czembor H. J. 1972. Badania odporności odmian jęczmienia na plamistość siatkową powodowaną przez *Pyrenophora teres* (Died./Drechs.) stad. konid. (*Helminthosporium teres* Sacc.). *Biul. IHAR* (3/4): 41 — 50.

- Gacek E. 1979. Studies on resistance of barley to net blotch caused by *Pyrenophora teres* (Died.) Drechsl. Hod. Rośl. Aklim i Nasien. 23:73 — 83.
- Grewal T.S., Rosznagel B. G., Pozniak C. J., Scoles G. J. 2008. Mapping quantitative trait loci associated with barley net blotch resistance. Theor Appl Genet 116: 529 — 539.
- Harrabi M., Cherif M., Slama O. 1993. Evidence for race non-specific resistance and transgressive segregation to net blotch in barley. W: Th. Jacobs, J. E. Parlevliet (eds.) Durability of Disease resistance, Kluwer Acad Publishers: 231 — 234.
- Jones E. R. L., Clifford B. C. 1995. Net blotch of barley. UK Cereal Pathogen Virulence Survey, 1994 Annual Report: 61 — 66.
- Jonsson R., Bryngelsson T., Gustafsson M. 1997. Virulence studies of Swedish net blotch isolates (*Drechslera teres*) and identification of resistant barley lines. Euphytica 94: 209 — 218.
- Karki C. B., Sharp E.L. 1986. Pathogenic variation in some isolates of *Pyrenophora teres* f. sp. *maculata* on barley. Plant Dis. 70: 684 — 687.
- Khan T. N. 1982. Changes in pathogenicity of *Drechslera teres* relating to changes in barley cultivars grown in Western Australia. Plant Disease 66: 655 — 656.
- König J., Perovic D., Kopahnke D., Ordon F. 2013. Development of an efficient method for assessing resistance to the net type of net blotch (*Pyrenophora teres* f. sp. *teres*) in winter barley and mapping of quantitative trait loci for resistance. Mol. Breed. 32: 641 — 650.
- Legge W. G., Metcalfe D. R., Chiko A. M., Martens J. W., Tekauz A. 1996. Reaction of Turkish barley accessions to canadian barley pathogens. Can. J. Plant Sci. 76: 927 — 931.
- Lu S., Edwards M. C., Friesen T. L. 2013. Genetic variation of single nucleotide polymorphisms identified at the mating type locus correlates with form specific disease phenotype in the barley net blotch fungus *Pyrenophora teres*. Eur J. Plant Pathol. 135: 49 — 65.
- Manninen O., Kalender R., Robinson J., Schulman A. H. 2000. Application of BARE-1 retrotransposon markers to the mapping of a major resistance gene for net blotch in barley. Mol Gen Genet 264: 325 — 334.
- Manninen O. M., Jalli M., Kalender R., Schulman A., Afanasenko O., Robinson J. 2006. Mapping of major spot-type and net-type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819. Genome 49: 1564 — 1571.
- Newton A. C., Akar T., Baresel J. P., Bebeli P. J., Bettencourt E., Bladenopoulos K. V., Czembor J. H., Fasoula D. A., Katsiotis A., Koutis K., Koutsika-Sotiriou M., Kovacs G., Larsson H., Pinheiro de Carvalho M. A. A., Rubiales D., Russell J., Dos Santos T. M. M., Vaz Patto M. C. 2010. Cereal landraces for sustainable agriculture. A review. Agronomy for Sustainable Development 30 (2): 237 — 269.
- Nutter F. W., Pederson V. D., Foster A. E. 1985. Effect of inoculations with *Cochliobolus sativus* at specific growth stages on grain yield and quality of malting barley. Crop Sci. 25: 933 — 938.
- Rickard J., Bryngelsson T., Gustafsson M. 1997. Virulence studies of Swedish net blotch isolates (*Drechslera teres*) and identification of resistant barley lines. Euphytica 94: 209 — 218.
- Robinson J., Jalli M. 1996. Diversity among Finnish net blotch isolates and resistance in barley. Euphytica 92: 81 — 87.
- Robinson J., Jalli M. 1997. Quantitative resistance to *Pyrenophora teres* in six Nordic spring barley accessions. Euphytica 94: 201 — 208.
- Smedegard-Petersen V. 1971. *Pyrenophora teres* f. *maculate* now and *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley in Denmark. Yearbook 1971., Royal Veterinary and Agricultural University Copenhagen, Denmark: 124 — 144.
- Shaw M.W. 1986. Development of barley net blotch from infested straw and seed. Can. J. Plant Sci. 48: 623 — 625.
- Steffenson B. J., Webster R. K. 1992. Pathotype diversity of *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley. Phytopathol. 82: 170 — 177.
- Steffenson B. J., Hayes P. M., Kleinhofs A. 1996. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. sp. *teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley. Theor. Appl. Genet. 92: 552 — 558.

- Steffenson B.J., Webster R. K., Jackson L. F. 1991. Reduction in yield loss using incomplete resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley. *Plant Dis.* 75: 96 — 100.
- Tekauz A. 1985. A numerical scale to classify reactions of barley to *Pyrenophora teres*. *Can. J. Plant Pathol.* 7: 181 — 183.
- Tekauz A. 1986. Effect of plant age and leaf position on the reaction of barley to *Pyrenophora teres*. *Can. J. Plant Pathol.* 8: 380 — 386.
- Tekauz A. 1990. Characterization and distribution of pathogenic variation in *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* from Western Canada. *Can. J. Plant Pathol.* 12: 141 — 148.
- Yitbarek S., L. Berhane L., Fikadu A., Van Leur J. A. G., Grando S. Ceccarelli S. 1998. Variation in Ethiopian barley landrace populations for resistance to barley leaf scald and net blotch. *Plant Breed.* 117: 419 — 423.