

Received: 27.06.2016 / Accepted: 13.09.2016

Pathogenicity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and *Blumeria graminis* f. sp. *triticales* the causal agents of wheat and triticale powdery mildew

Chorobotwórczość *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* i *Blumeria graminis* f. sp. *triticales* sprawców mączniaka prawdziwego zboż i traw na pszenicy i pszenżytcie

Grzegorz Czajowski*, Paweł Czembor

Summary

A total of 656 isolates of *Blumeria graminis* were collected from wheat and triticale plants in Poland from 2008 to 2011. In population from wheat high level of virulence to wheat were observed. Isolates from triticale had lower level of virulence to wheat than isolates from wheat. All isolates were avirulent to *Pm21*, only few were virulent to *Pm29*. In population from wheat lower level of virulence to triticale were observed than in population from triticale. To two triticale varieties: Grenado and Dinaro virulence were very low. Most isolates from wheat were virulent to 10, 11, 12 and 13 wheat cultivars. Avirulence isolates to triticale accounted for 51% of the population. Most isolates from triticale were virulent to 4 wheat cultivars, and to 6 and 7 triticale cultivars.

Key words: *Blumeria graminis*; population; resistance genes; virulence; virulence complexity

Streszczenie

W latach 2008–2011 testowano 656 izolatów *Blumeria graminis* pochodzących z pszenicy i pszenżyta. Obserwowano wysoki poziom wirulencji izolatów pochodzących z pszenicy wobec odmian pszenicy ze znanymi genami odporności *Pm*. Izolaty z pszenżyta charakteryzowały się mniejszą wirulencją wobec odmian pszenicy. Izolaty z obydwu populacji były awirulentne wobec linii pszenicy z genem *Pm21*, a tylko kilka z nich wirulentnych wobec *Pm29*. W populacji *B. graminis* z pszenicy obserwowano mniejszy poziom wirulencji do odmian pszenżyta, niż w populacji pochodzącej z pszenżyta. Wobec odmian: Grenado i Dinaro wirulencja była na niskim poziomie. Większość izolatów pochodzących z pszenicy było wirulentnych wobec 10, 11, 12 i 13 odmian pszenicy. Izolaty awirulentne do odmian pszenżyta stanowiły 51% populacji. Wśród izolatów *B. graminis* zebranych z odmian pszenżyta przeważały wirulentne wobec 4 odmian pszenicy, a także 6 i 7 odmian pszenżyta.

Słowa kluczowe: *Blumeria graminis*; populacja; geny odporności; wirulencja; złożoność wirulencji

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowy Instytut Badawczy
Radzików, 05-870 Błonie

*corresponding author: g.czajowski@ihar.edu.pl

Wstęp / Introduction

Mączniak prawdziwy zbóż i traw jest jedną z groźniejszych chorób grzybowych występującą co roku z różnym nasileniem w rejonach uprawy zbóż na świecie (Oerke i wsp. 1994; Arseniuk i wsp. 2006; Parks i wsp. 2008; Walker i wsp. 2011; Klocke i wsp. 2013; Zeng i wsp. 2013). Powoduje straty w plonach, które w sprzyjających warunkach dla rozwoju choroby mogą wynosić nawet 50% w przypadku pszenicy i 15% u pszenżyta (Czembor i wsp. 2013; Mwale i wsp. 2014).

Pszenżyto przez wiele lat uważano za gatunek odporny na choroby grzybowe (Czembor i wsp. 2013; Klocke i wsp. 2013). Pojawienie się patotypów *Blumeria graminis* wirulentnych wobec tego gatunku zboża zapoczątkowało dyskusję na temat źródła ich pochodzenia i specjalizacji pasożytniczej (Walker i wsp. 2011; Troch i wsp. 2012, 2014). Menardo i wsp. (2016) dostarczają więcej informacji na ten temat po analizie wyników testów infekcyjnych i sekwencji DNA całego genomu 46 izolatów *B. graminis* pochodzących z różnych żywicieli. Wyróżniono cztery formy specjalne – *formae speciales*, tj. *B. graminis tritici* (porażająca pszenicę tetraploidalną *Triticum durum* i heksaploidalną *Triticum aestivum*), *B. graminis secalis* (porażająca żyto i w bardzo ograniczonym stopniu pszenżyto), *B. graminis triticales* (porażająca pszenicę durum i zwyczajną, pszenżyto oraz w ograniczonym stopniu żyto) i *B. graminis dicocci* (porażająca tylko pszenicę durum). Co więcej, analiza filogenetyczna wykazała, że izolaty grzyba pochodzące z pszenżyta można uznać za naturalną hybrydę uzyskaną pomiędzy *B. graminis* f. sp. *tritici* występującym na pszenicy i *B. graminis* f. sp. *secalis* z żyta, a proces hybrydyzacji miał miejsce prawdopodobnie w latach 60. XX wieku po wprowadzeniu pszenżyta do uprawy w Europie na szerszą skalę (Menardo i wsp. 2016).

Uważa się, że jedyną słuszną drogą ochrony zbóż przed mączniakiem prawdziwym zbóż i traw zarówno z ekologicznego, jak i ekonomicznego punktu widzenia jest hodowla odmian odpornych, a także poszukiwanie nowych efektywnych źródeł odporności zarówno wśród genotypów pszenicy, jak i pszenżyta (Kowalczyk i wsp. 2011; Czembor i wsp. 2013; Pietrusińska i wsp. 2013). Obecnie poznano 41 genów *Pm* (Powdery mildew) odporności na mączniaka prawdziwego zbóż i traw pochodzących z psze-

nicy i 8 genów *Pm* z żyta (McIntosh i wsp. 2013). Jedynie niektóre z nich warunkują w sposób efektywny odporność, co w głównej mierze związane jest z uzdolnieniami adaptacyjnymi i migracją patogena. Szczególne znaczenie ma to w przypadku odmian posiadających rasowo specyficzną odporność, która zwykle po kilku latach jest przełamywana przez grzyba. Dlatego aby hodowla odpornościowa była efektywna konieczne jest prowadzenie systematycznych badań nad strukturą populacji *B. graminis* i frekwencją genów wirulencji korespondujących z genami odporności na mączniaka (Vallaville-Pope i wsp. 2000; Parks i wsp. 2008; Czembor i wsp. 2014).

Celem przeprowadzonych badań była analiza wirulencji i struktury populacji *B. graminis* f. sp. *tritici* i *B. graminis* f. sp. *triticales* w Polsce w latach 2008–2011.

Materiały i metody / Materials and methods

Próbki liści pszenicy i pszenżyta porażonych przez *B. graminis* zbierano z rodów hodowlanych i odmian zrejonizowanych w województwach: łódzkim (Strzelce), małopolskim (Grodkowice, Kraków, Polanowice, Węgrzce), mazowieckim (Laski, Radzików), podkarpackim (Krzeczowice), pomorskim (Dębina), warmińsko-mazurskim (Radostowo) i wielkopolskim (Borowo, Choryń, Smolice, Szelejewo). We wszystkich próbkach grzyb występował w formie owocników – chasmotecjów. Fragmenty liści z owocnikami grzyba wykładano na szalki Petriego z wilgotną bibułą na dnie. Następnie szalki umieszczano dnem do góry na cylindrach z folii plastikowej, które otaczały doniczki z 7-dniowymi siewkami odmiany wrażliwej. W przypadku populacji z pszenicy stosowano odmianę Michigan Amber, natomiast w populacji z pszenżyta – Marko. Objawy infekcji obserwowano po około 14 dniach. Z jednozarodnikowych kolonii grzyba wyodrębniono izolaty, które następnie rozmnażano na wspomnianych wyżej odmianach podatnych. W ten sposób uzyskano 656 izolatów, z czego 312 pochodziło z pszenicy, a 344 z pszenżyta. Celem określenia spektrum chorobotwórczości patogena, poszczególne izolaty testowano na zestawie różnicującym złożonym z 15 odmian pszenicy ze znanymi genami odporności, 9 odmian pszenżyta oraz 1 odmiany żyta. Jako odmianę wzorcową użyto wrażliwą odmianę pszenicy Nimbus (tab. 1).

Tabela 1. Wykaz odmian pszenicy, pszenżyta i żyta
Table 1. List of wheat, triticales and rye cultivars

Lp. No.	Odmiana Cultivar	Geny odporności Resistance genes	Chromosom Chromosome	Gatunek Species
1	2	3	4	5
1	Avalon	<i>Pm2</i>	5DS	<i>Triticum aestivum</i>
2	Kolibri	<i>Pm3d</i>	1AS	<i>Triticum aestivum</i>
3	Weihenstephan	<i>Pm4b</i>	2AL	<i>Triticum aestivum</i>
4	Kormoran	<i>Pm5</i>	7BL	<i>Triticum aestivum</i>
5	Disponent	<i>Pm8</i>	1BL/1RS	<i>Triticum aestivum</i>
6	Boxer	<i>Pm4b+5</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>
7	Granada	<i>Pm5+8</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>

1	2	3	4	5
8	Kadett	<i>Pm3d+4b</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>
9	Kronjuwell	<i>Pm4b+8</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>
10	Sorbas	<i>Pm4b+6</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>
11	Sappo	<i>Pm1+2+4b+9</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>
12	Apollo	<i>Pm2+4b+8</i>	–	<i>Triticum aestivum</i>
13	Amigo	<i>Pm17</i>	1AL/1RS	<i>Triticum aestivum</i>
14	Yangmai 5	<i>Pm21</i>	6VS/6AL	<i>Triticum aestivum</i>
15	Pova	<i>Pm29</i>	7DL	<i>Triticum aestivum</i>
16	Nimbus (kontrola – control)	–	–	<i>Triticum aestivum</i>
17	Baltico	–	–	x <i>Triticosecale</i>
18	Fidelio	–	–	x <i>Triticosecale</i>
19	Grenado	–	–	x <i>Triticosecale</i>
20	Dinaro	–	–	x <i>Triticosecale</i>
21	Lamberto	–	–	x <i>Triticosecale</i>
22	Moderato	–	–	x <i>Triticosecale</i>
23	Sorento	–	–	x <i>Triticosecale</i>
24	Woltario	–	–	x <i>Triticosecale</i>
25	Zorro	–	–	x <i>Triticosecale</i>
26	Dańkowskie Złote	–	–	<i>Secale cereale</i>

Odmiany wchodzące w skład zestawu różnicującego inokulowano w fazie drugiego liścia izolatami grzyba. Po 24-godzinnej inkubacji w komorze klimatycznej (15°C, 100% wilgotność względna, ciemność) rośliny przenoszono do szklarni z 16-godzinnym fotoperiodem i temperaturą 20°C w dzień i 18°C w nocy. Po 10 dniach od inokulacji na zakażonych roślinach oceniano stopień porażenia liści przez *B. graminis* według skali opracowanej przez Mainsa i Dietza (1930). Typ infekcji w zakresie 0–2 interpretowano jako odporny/awirulencja, 3–4 jako wrażliwy/wirulencja.

Wyniki i dyskusja / Results and discussion

W okresie badawczym zauważono znaczące różnice w poziomie wirulencji pomiędzy populacjami *B. graminis* f. sp. *tritici* z pszenicy i *B. graminis* f. sp. *triticales* z pszenżyta w stosunku do zestawu odmian różnicujących przedstawionych w tabeli 1. Notowano wysoką częstotliwość wirulentnych izolatów pochodzących z pszenicy w stosunku do zdecydowanej większości znanych genów odporności. Średni poziom wirulencji wystąpił wobec odmian Sappo i Kadett (tab. 2). Pietrusińska i Czembor (2014) w latach 2012–2013 przeprowadzili analizę wirulencji izolatów *B. graminis* zebranych z odmian pszenicy. W badaniach używali zestawu odmian różniącego się od zastosowanego w niniejszej pracy kilkoma obiektami. Oprócz wymienionych w tabeli 1. wzięli pod uwagę również następujące linie i odmiany: Axminster (*Pm1a*), Asosan (*Pm3a*), Chul (*Pm3b*), Sonora (*Pm3c*), *Pm6*, Transec (*Pm7*), TP114 (*Pm6*), Maris Huntsman (*Pm2 + Pm6*), Virest (*Pm22*), NC97BGtD7 (*Pm34*), NC96BGtD3 (*Pm35*), MG 29896 (*Pm36*), NC99BGTAG11 (*Pm37*). W ich badaniach jedynie 2 izolaty były wirulentne wobec

odmiany Sappo, a w przypadku odmiany Kadett odnotowali około 20% frekwencję wirulentnych izolatów.

W populacji *B. graminis* f. sp. *tritici* obserwowano niewielki poziom wirulencji w stosunku do testowanych odmian pszenżyta. Oscylował on w zakresie 1–39% (tab. 2). Jedynie kilka izolatów było zdolnych do porażenia odmian Grenado i Dinaro, a także odmiany żyta Dańkowskie Złote. W swoich badaniach Walker i wsp. (2011), Troch i wsp. (2012), Czembor i wsp. (2013), a także Menardo i wsp. (2016) również zauważyli, że izolaty *B. graminis* f. sp. *tritici* odznaczają się niewielkim poziomem wirulencji w stosunku do odmian pszenżyta.

Izolaty *B. graminis* f. sp. *triticales* charakteryzowały się mniejszą wirulencją wobec odmian pszenicy ze znanymi genami *Pm*, niż miało to miejsce w przypadku populacji pochodzącej z pszenicy (tab. 2). Niski poziom wirulencji (1–30%) notowano wobec odmian: Apollo, Disponent, Kadett, Kolibri, Sappo i Weihenstephan. W badaniach nad patogennością *B. graminis* na pszenżycie prowadzonych przez Czembora i wsp. (2014) na zestawie odmian identycznym, jak u Pietrusińskiej i Czembora (2014) uzyskano zbliżony poziom wirulencji wobec odmian pszenicy z genami *Pm*, tak jak w prezentowanej pracy. Jedynie w przypadku odmiany Avalon (*Pm2*) można zauważyć różnicę. W 2010 roku frekwencja wirulencji osiągnęła poziom 28%, natomiast w pracy innych autorów 81% (Czembor i wsp. 2014).

W odniesieniu do odmian pszenżyta poziom wirulencji izolatów *B. graminis* f. sp. *triticales* był wyższy niż w omawianej wcześniej populacji *B. graminis* f. sp. *tritici*. Oscylował w zakresie 6–99% (tab. 2). Jedynie wobec dwóch odmian: Grenado i Dinaro, a także żyta odmiany Dańkowskie Złote frekwencja wirulencji utrzymywała się na niskim poziomie (0–16%). W latach 2008–2010 Czembor i wsp. (2014) również przeprowadzili analizę

Tabela 2. Częstotliwość wirulentnych izolatów *Blumeria graminis* na odmianach pszenicy, pszenżyta i żyta w Polsce
Table 2. Frequency of Polish *Blumeria graminis* isolates on wheat, triticale and rye cultivars

Lp. No.	Odmiana Cultivar	Częstość izolatów wirulentnych z pszenicy Frequency of virulent isolates from wheat [%]				Częstość izolatów wirulentnych z pszenżyta Frequency of virulent isolates from triticale [%]			
		2008	2009	2010	2011	2008	2009	2010	2011
1	Avalon	98	97	91	91	89	63	28	57
2	Kolibri	86	54	52	52	42	16	11	3
3	Weihenstephan	100	89	79	83	20	21	2	1
4	Kormoran	100	99	82	94	92	85	47	81
5	Disponent	100	91	95	88	5	13	15	30
6	Boxer	100	96	96	94	72	44	20	52
7	Granada	100	99	96	100	61	94	79	89
8	Kadett	80	41	33	20	1	5	0	8
9	Kronjuwell	100	97	97	94	63	29	26	49
10	Sorbas	100	98	97	97	80	64	28	57
11	Sappo	70	44	49	38	13	9	10	3
12	Apollo	100	96	92	98	50	20	3	28
13	Amigo	90	73	62	69	100	86	76	82
14	Yangmai 5	–	–	0	0	–	–	0	0
15	Pova	–	–	5	1	–	–	0	0
16	Nimbus	100	100	100	100	100	100	100	100
17	Baltico	54	6	20	24	100	96	97	95
18	Fidelio	18	2	16	22	71	58	77	81
19	Grenado	2	0	0	0	0	16	6	2
20	Dinaro	2	0	0	2	0	11	14	2
21	Lamberto	78	12	32	33	100	98	100	100
22	Moderato	36	9	9	16	80	69	87	74
23	Sorento	54	11	22	30	100	93	100	100
24	Woltario	50	10	17	–	100	95	93	–
25	Zorro	62	11	26	33	100	96	98	98
26	Dańkowskie Złote	2	0	2	0	7	11	18	9
Liczba izolatów Number of isolates		50	96	90	76	75	80	91	98

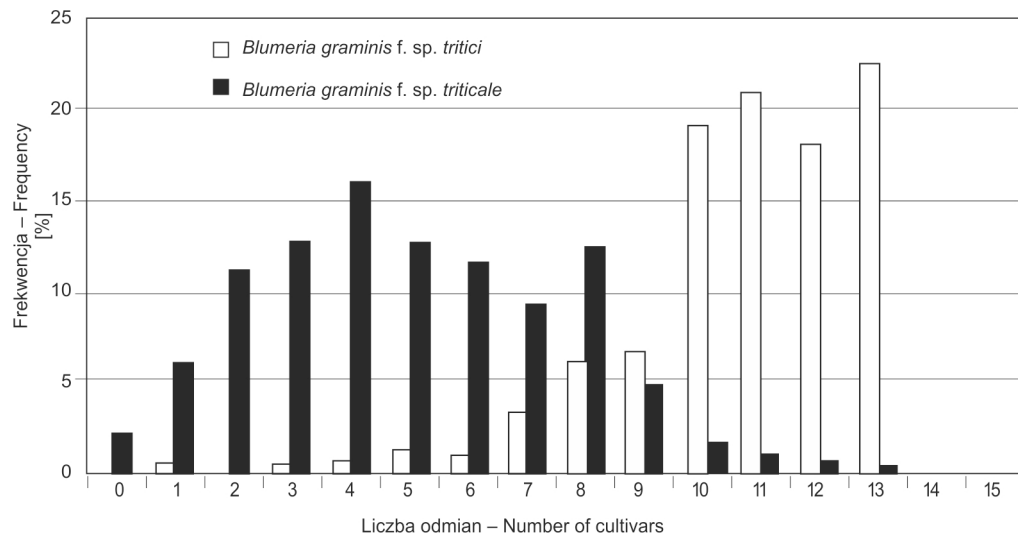
wirulencji izolatów *B. graminis* f. sp. *triticales* na zestawie odmian pszenżyta. W prezentowanych przez nich badaniach wirulencja wobec odmiany Grenado była na poziomie 10–38%. Natomiast na terenie Niemiec nie notowano w tym okresie izolatów wirulentnych wobec tej odmiany (Klocke i wsp. 2013).

Obydwie populacje *B. graminis* odznaczały się bardzo niską wirulencją wobec linii pszenicy z genami *Pm21* i *Pm29* (tab. 2). Gen *Pm21* był w pełni efektywny w stosunku do populacji *B. graminis* f. sp. *tritici* w badaniach przeprowadzonych przez Pietrusińską i Czembora (2014) w Polsce, a także przez Zeng i wsp. (2014) w Chinach. Jego wysoką skuteczność potwierdzają również badania Czembora i wsp. (2014), które bazowały na populacji *B. graminis* f. sp. *triticales*.

Rysunek 1. ilustruje złożoność wirulencji izolatów *B. graminis* f. sp. *tritici* wobec 15 odmian i linii pszenicy z genami *Pm* przedstawionych w tabeli 1. Większość z badanych izolatów było wirulentnych wobec 10, 11,

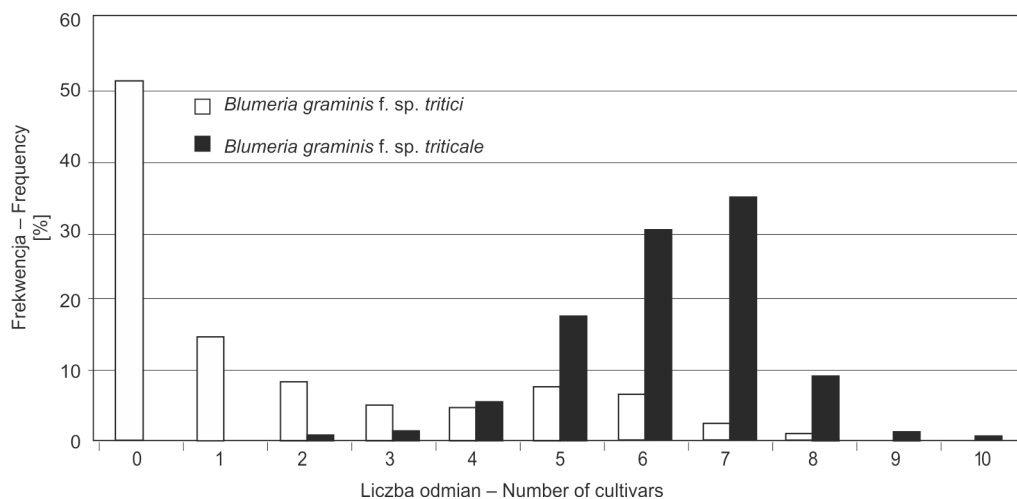
12 i 13 odmian pszenicy. Tylko jeden izolat charakteryzował się pojedynczą wirulencją odnośnie odmian pszenicy. Był on wirulentny wobec odmiany Kronjuwell. Interesujący może być fakt, że izolat ten pomimo, że został zebrany z podatnej odmiany pszenicy Michigan Amber miał wirulencję wobec pięciu odmian pszenżyta: Baltico, Lamberto, Moderato, Sorento i Woltario. W badaniach przeprowadzonych przez Pietrusińską i Czembora (2014) na identycznym zestawie 15 odmian pszenicy ze znanymi genami *Pm*, przeważały izolaty wirulentne wobec: 8, 9 i 10 odmian.

W populacji *B. graminis* f. sp. *triticales* dominowały izolaty wirulentne do 4 odmian pszenicy. Stosunkowo wysoki był również udział izolatów wirulentnych wobec 2, 3, 5, 6 i 8 odmian. Zaledwie kilka izolatów posiadało wirulencję wobec 10 i większej liczby odmian. Natomiast siedem izolatów było awirulentnych (stopień złożoności genów wirulencji – 0) wobec wszystkich badanych odmian pszenicy z genami *Pm* (rys. 1).



Rys. 1. Złożoność wirulencji izolatów *Blumeria graminis* pochodzących z pszenicy i pszenżyta badanych na zestawie odmian pszenicy z genami *Pm*

Fig. 1. Virulence complexity of *Blumeria graminis* isolates from wheat and triticale tested on wheat cultivars set with *Pm* genes



Rys. 2. Złożoność wirulencji izolatów *Blumeria graminis* pochodzących z pszenicy i pszenżyta wobec 9 odmian pszenżyta i 1 odmiany żyta

Fig. 2. Virulence complexity of *Blumeria graminis* isolates from wheat and triticale tested on triticale and rye cultivars set with *Pm* genes

Rysunek 2. ilustruje złożoność wirulencji izolatów *B. graminis* wobec 9 odmian pszenżyta i 1 odmiany żyta. Większość (51%) badanych izolatów *B. graminis* f. sp. *tritici* było awirulentnych odnośnie wybranych odmian. W badaniach Troch i wsp. (2012) spośród 35 badanych izolatów *B. graminis* pochodzących z pszenicy jedynie 5 było patogenicznych wobec odmian pszenżyta.

W populacji *B. graminis* f. sp. *triticales* przeważały izolaty wirulentne wobec 6 i 7 odmian. Tylko jeden izolat był wirulentny wobec wszystkich odmian pszenżyta i żyta. Natomiast nie stwierdzono izolatów awirulentnych w stosunku do wszystkich odmian lub wirulentnych tylko do jednej odmiany.

Złożoność wirulencji izolatów *B. graminis* f. sp. *triticales* określali w swoich badaniach również Klocke i wsp. (2013), a także Czembor i wsp. (2014). Klocke i wsp. (2013) testowali izolaty *B. graminis* na zestawie 20 odmian pszenżyta, natomiast Czembor i wsp. (2014) w badaniach zastosowali zestaw złożony z 21 odmian

pszenicy ze znanymi genami odporności *Pm* i 7 odmian pszenżyta. W badaniach Klocke i wsp. (2013) wyraźnie przeważały izolaty wirulentne wobec 15 i 16 odmian pszenżyta. Natomiast wśród izolatów testowanych przez Czembora i wsp. (2014) dominowały wirulentne do 9, 11 i 12 odmian pszenicy z genami *Pm*, a także takie, które wirulentne były w stosunku do 4 i 5 odmian pszenżyta.

Wysoka złożoność wirulencji izolatów jaka została zaobserwowana u stosunkowo niedawno wyspecjalizowanej pasożytniczo populacji *B. graminis* f. sp. *triticales* prawdopodobnie może mieć związek z dużym tempem zmian adaptacyjnych patogena dzięki rekombinacji mejotycznej podczas rozmnażania płciowego. Menardo i wsp. (2016) w oparciu o analizę filogenetyczną 46 izolatów *B. graminis* pochodzących z pszenicy tetraploidalnej, heksaploidalnej, pszenżyta i żyta dowiedli, że nowa specjalizacja pasożytnicza, która na początku XXI wieku w stosunkowo dużym nasileniu wystąpiła w stosunku do odmian pszenżyta jest wynikiem hybrydyzacji pomiędzy

B. graminis f. sp. *tritici* i *B. graminis* f. sp. *secalis*. Przypuszczalnie proces ten miał miejsce w latach 60. XX wieku, po wprowadzeniu do uprawy pierwszych odmian pszenżyta (Oettler 2005). Przez kolejne lata w wyniku rekombinacji pojawiały się kolejne patotypy *B. graminis* f. sp. *triticales*, które stawały się coraz bardziej wirulentne zarówno wobec pszenicy, jak i pszenżyta, którego obszary uprawy stopniowo wzrastały.

Podsumowując można stwierdzić, że obydwie populacje charakteryzują się dużym zróżnicowaniem w zakresie spektrum wirulencji. Występujące w nich izolaty odznaczały się patogenicznością wobec większości odmian i linii pszenicy z genami *Pm*, a także odmian pszenżyta. Jedynie wobec linii pszenicy z genami *Pm21* i *Pm29* oraz odmian pszenżyta Grenado i Dinaro wirulencja utrzymywała się na niskim poziomie. Może to świadczyć o przydatności tych genotypów w programach hodowli odpornościowej pszenicy i pszenżyta.

Wnioski / Conclusions

1. Populacja *B. graminis* występująca na pszenicy i pszenżycie w Polsce odznacza się szerokim spektrum wirulencji.
2. Populacje *B. graminis* występujące w pszenicy i pszenżycie różnią się zakresem patogeniczności do ww. gatunków zbóż. Izolaty *B. graminis* f. sp. *tritici* pochodzące z pszenicy są wyraźnie bardziej wirulentne wobec odmian pszenicy i słabiej wobec odmian pszenżyta niż izolaty *B. graminis* f. sp. *triticales*, które są patogeniczne zarówno wobec pszenicy, pszenżyta i żyta.
3. Zakresy odporności znanych genów *Pm* występujących w odmianach pszenicy i pszenżyta mogą być wykorzystane w hodowli odmian odpornych na *B. graminis*.

Literatura / References

- Arseniuk E., Oleksiak T., Strzembicka A., Reszka E., Poznań W. 2006. Occurrence and relative importance of triticale diseases in Poland. 6th International Triticale Symposium. Stellenbosch, South Africa, 3–7 September, 2006. Programme and Abstracts, 22 pp.
- Czembor H.J., Doraczyńska O., Czembor J.H. 2013. Odporność odmian pszenżyta na mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* ff. ssp.) występującego w Polsce. [Resistance of triticale cultivars to powdery mildew (*Blumeria graminis* ff. ssp.) occurring in Poland]. Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin 267: 3–16.
- Czembor H.J., Domeradzka O., Czembor J.H., Mańkowski D.R. 2014. Virulence structure of the powdery mildew (*Blumeria graminis*) population occurring on triticale (x *Triticosecale*) in Poland. Journal of Phytopathology 162: 499–512.
- Klocke B., Flath K., Miedaner T. 2013. Virulence phenotypes in powdery mildew (*Blumeria graminis*) populations and resistance genes in triticale (x *Triticosecale*). European Journal of Plant Pathology 137 (3): 463–476.
- Kowalczyk K., Gruszecka D., Nowak M., Leśniowska-Nowak J. 2011. Resistance of triticale hybrids with *Pm4b* and *Pm6* genes to powdery mildew. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica 53 (1): 57–62.
- Mains E.B., Dietz S.M. 1930. Physiologic forms of barley mildew, *Erysiphe graminis hordei* Marchal. Phytopathology 20: 229–239.
- Menardo F., Praz C.R., Wyder S., Ben-David R., Bourras S., Matsumae H., McNally K.E., Parlange F., Riba A., Roffler S., Schaefer L.K., Shimizu K.K., Valenti L., Zbinden H., Wicker T., Keller B. 2016. Hybridization of powdery mildew strains gives rise to pathogens on novel agricultural crop species. Nature Genetics 48 (2): 201–205.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. 2013. Catalogue of gene symbols for wheat. 12th International Wheat Genetics Symposium. Yokohama, Japan, 8–13 September, 2013, 31 pp.
- Mwale V.M., Chilembwe E.H.C., Uluko H.C. 2014. Wheat powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*): Damage effects and genetic resistance developed in wheat (*Triticum aestivum*). International Research Journal of Plant Science 5 (1): 1–16.
- Oerke E.C., Dehne H.W., Schönbeck F., Weber A. 1994. Estimated Losses in Major Food and Cash Crops. Elsevier, Amsterdam, 830 pp.
- Oettler G. 2005. The fortune of a botanical curiosity-triticale: past, present and future. Journal of Agricultural Science 143 (5): 329–346.
- Pietrusińska A., Czembor P.Cz., Czembor J.H. 2013. *Lr39 + Pm21*: a new effective combination of resistance genes for leaf rust and powdery mildew in wheat. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding 49: 109–115.
- Pietrusińska A., Czembor J.H. 2014. Struktura wirulencji populacji *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* występującej na terenie Polski w latach 2012–2013. [Virulence structure of the *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* population occurring in Poland across 2012–2013]. Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin 274: 15–25.
- Parks R., Carbone I., Murphy J.P., Marshall D., Cowger C. 2008. Virulence structure of the eastern U.S. wheat powdery mildew population. Plant Disease 92: 1074–1082.
- Troch V., Audenaert K., Bekaert B., Hofte M., Haesaert G. 2012. Phylogeography and virulence structure of the powdery mildew population on its 'new' host triticale. BMC Evolutionary Biology 12: 76. DOI: 10.1186/1471-2148-12-76.
- Troch V., Audenaert K., Wyand R.A., Haesaert G., Hofte M., Brown J.K.M. 2014. *Formae speciales* of cereal powdery mildew: close or distant relatives? Molecular Plant Pathology 15 (3): 304–314.
- Vallavielle-Pope de C., Giosue S., Munk L., Newton A.C., Niks R.E., Ostergard H., Pons-Kuhnemann J., Rossi V., Sache I. 2000. Assessment of epidemiological parameters and their use in epidemiological and forecasting models of cereal airborne diseases. Agronomie 20 (7): 715–727.
- Walker A.S., Bouguennec A., Confais J., Morgant G., Leroux P. 2011. Evidence of host-range expansion from new powdery mildew (*Blumeria graminis*) infections of triticale (x *Triticosecale*) in France. Plant Pathology 60 (2): 207–220.
- Zeng F.S., Yang L.J., Gong S.J., Shi W.Q., Zhang X.J., Wang H., Xiang L.B., Xue M.F., Yu D.Z. 2013. Virulence and diversity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* population in China. Journal of Integrative Agriculture 13: 2424–2437. DOI: 10.1016/S2095-3119(13)60669-3.