



Ukrainian Journal of Natural Sciences
№ 12
Український журнал природничих наук
№ 12

ISSN: 2786-6335 print
ISSN: 2786-6343 online

УДК 633.16:582.112+591.151

DOI <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.12.2025.18>

АНАЛІЗ ВІРУЛЕНТНОСТІ ЗБУДНИКА *BLUMERIA GRAMINIS F. SP. HORDEI* ТА ЕФЕКТИВНІСТЬ ГЕНІВ СТІЙКОСТІ ЯЧМЕНЮ

Ю. М. Кононенко¹

У статті проаналізовано динаміку частот генів вірулентності збудника борошнистої роси ячменю й ефективність генів стійкості. Показано, що в українських агроєкосистемах була високо варіабельна популяція патогена, подібна до популяцій суміжних країн. Проведено порівняльний аналіз із сучасними популяціями збудника в Латвії, Литві, Польщі, Словаччині та Чехії, наведено аналіз популяцій з Австралії, Казахстану та Китаю. З'ясовано, що найефективнішим залишається ген неспецифічної резистентності *mlo*, до якого не було виявлено вірулентних ізолятів. Його ефективність дуже стабільна навіть після 43 років його присутності в комерційних сортах, незважаючи на те, що ці сорти переважали у Європі принаймні протягом останніх трьох десятиліть. Частка новозареєстрованих сортів із цим геном зростає з 63% у 2006–2010 рр. до 83% протягом 2016–2020 рр. Підтверджено стійкість генів *Mla3*, *Mlk*, *Sl-1*, *Mla1* та повідомляється про часткове подолання стійкості для комбінації генів *MILa+Mla7*. Ефективність гена *Mlr* у Європі втрачено та виявлено підвищення вірулентностей до нового гена стійкості *MlVe*. Встановлено новий ген стійкості, який названо *mlmr*. Порівняння генетичної структури популяцій *Vg1* у Казахстані з популяціями Європи, Африки, Австралії та Південно-Східної Азії виявило відмінності. На основі об'єднаних результатів аналізу вірулентності та резистентності повідомляється, що ген вірулентності *Vp1* стає головним фактором, що сприяє підвищенню складності вірулентності та різноманітності патотипів у Центральній Європі. Встановлено загальну тенденцію зростання генетичної різноманітності патогенів, що обумовлює поступову втрату ефективності більшості моногенних генів стійкості. Стабільне вирощування ячменю в умовах постійної еволюції патогена потребує стратегічного використання стійких генотипів, упровадження нових джерел стійкості та безперервного моніторингу популяцій збудника борошнистої роси ячменю як в Україні, так і в Європі.

Ключові слова: ячмінь, борошниста роса, гени стійкості, гени вірулентності.

¹ кандидат біологічних наук,
асистент кафедри захисту, генетики та селекції рослин
(Одеський державний аграрний університет, м. Одеса)
e-mail: kononenkoyuliya123@gmail.com
ORCID: 0000-0002-5724-9101

ANALYSIS OF THE VIRULENCE OF THE PATHOGEN *BLUMERIA GRAMINIS* F. SP. *HORDEI* AND THE EFFECTIVENESS OF BARLEY RESISTANCE GENES

Y. M. Kononenko

The article analyzes the frequency dynamics of virulence genes of the barley powdery mildew pathogen and the effectiveness of resistance genes. It is shown that in Ukrainian agroecosystems there was a highly variable pathogen population, similar to the populations of neighboring countries. A comparative analysis was conducted with modern populations of the pathogen in Latvia, Lithuania, Poland, Slovakia and the Czech Republic, and an analysis of populations from Australia, Kazakhstan and China was provided. It was found that the most effective remains the non-specific resistance gene *mlo*, for which no virulent isolates were detected. Its effectiveness is very stable even after 43 years of its presence in commercial varieties, despite the fact that these varieties have prevailed in Europe for at least the last three decades. The share of newly registered varieties with this gene increased from 63% in 2006–2010 to 83% during 2016–2020. The resistance of the *Mla3*, *MLk*, *Sl-1*, *Mla1* genes was confirmed and partial overcoming of resistance was reported for the *MLa+Mla7* gene combination. The effectiveness of the *Mlp* gene in Europe was lost and an increase in virulence was detected due to the new resistance gene *MLVe*.

A new resistance gene was identified and named *mlmr*. Comparison of the genetic structure of *Bgh* populations in Kazakhstan with populations in Europe, Africa, Australia and Southeast Asia revealed differences. Based on the combined results of the virulence and resistance analysis, it is reported that the virulence gene *Vp1* is becoming the main factor contributing to the increase in virulence complexity and pathotype diversity in Central Europe. A general trend of increasing genetic diversity of pathogens has been established, which causes a gradual loss of the effectiveness of most monogenic resistance genes. Stable barley cultivation in conditions of constant pathogen evolution requires strategic use of resistant genotypes, introduction of new sources of resistance, and continuous monitoring of barley powdery mildew pathogen populations both in Ukraine and in Europe.

Key words: barley, powdery mildew, resistance genes, virulence genes.

Вступ

Головним завданням у сільському господарстві є збільшення виробництва зерна сільськогосподарських культур, але однією з причин зниження продуктивності зернових культур є ураження хворобами. Господарі та патогени адаптували свою реакцію один на одного через генетичні зміни, які виникли під час їх спільної еволюції. У розвинутих країнах довговічність сортів часто коротка; нові сорти часто мають нові гени зі специфічною стійкістю до патогенів. Останні повинні адаптуватися до генів резистентності, щоб зберегти патогенність.

Борошниста роса ячменю озимого та ярого, збудником якої є гриб *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (*Bgh*), – листовна хвороба, що має всесвітнє значення й завдає значної шкоди в Україні. Частота її поширення завжди була високою, однак останніми роками, завдяки потеплінню та зміні клімату, значно зросла. Активізації патогена також сприяють насиченість полів сівозміни ячменем, вирощуванням озимого та ярого ячменю на сусідніх полях і вирощування нестійких до хвороби та імунологічно однорідних сортів.

У Центральній і Північно-Західній Європі ці загальні характеристики збудника поси-

люються тривалим і масовим використанням різноманітних стійких сортів, висока концентрація ячменю утворює майже ідеальний «зелений міст», оптимізований м'якими кліматичними умовами, за яких можливе спільне вирощування ярого й озимого ячменю. У холодний період *Bgh* розмножується на своєму зимовому хазяїні. Наступного літа вегетація ярих і озимих типів пов'язана з великою масою самостійних рослин, які несуть ті самі гени специфічної стійкості, що і їх батьківські сорти, але часто відрізняються між цими двома формами. Усі ці фактори сприяють спрямованому відбору вірулентних патотипів на сортах із різноманітними генами специфічної стійкості та призводять до високої складності вірулентності та різноманітності патогенів. Отримати достатню стійкість проти борошнистої роси шляхом виведення сортів зі специфічною стійкістю та їх поєднанням важко (Dreiseitl, 2018).

Хвороба проявляється у вигляді білого нальоту на різних частинах рослин упродовж усього вегетаційного періоду, але найінтенсивніше в період кущіння – виходу в трубку. Первинним інокулюмом є конідії, або сумкоспори, які повітрям здатні переміщатися на великі відстані. Для збудника борошнистої роси підраховано, що на 1 га

ячменю виникає 10^9 уражень, кожне з них продукує 10^4 конідій кожен день. Є повідомлення, що спори збудника борошнистої роси з Європи легко досягають Великої Британії. Тому контроль за генетичною популяцією патогена дуже важливий.

Слід зазначити, що сильніше хвороба розвивається на загущених, а також пізніх посівах ячменю. Пригнічується фотосинтез рослин, оскільки поверхня листя вкрита нальотом спороношення гриба, що послаблює рослину та впливає на ріст. Уражуються всі надземні частини рослини; листя жовтіє і засихає, що призводить до втрати урожаю до 30% і погіршує якість зерна. Раннє ураження збудником може призвести до втрати врожаю сприйнятливих сортів ячменю до 25%, а пізніше – до 10 %. Також повідомлялося, що посіви ячменю, уражені збудником борошнистої роси, більше вилягають і мають зниження врожайності порівняно з посівами, що мають стійкість до патогена (Kithsiri, 2020; Crop Protection, 2022; Marzani et al., 2023).

Найбільш ефективним способом захисту сільськогосподарських культур є використання генетичної стійкості. Вирощування стійких сортів є екологічно чистим і недорогим способом захисту рослин. Численні алелі специфічної стійкості до хвороб зустрічаються в зернових та інших культурах, і знання про їх присутність в окремих сортах широко використовуються в дослідженнях і практиці. Однак збудник *Bgh* є надзвичайно адаптивним – швидка зміна генетичної структури патогена часто перекреслює трудомістку роботу, затрачену на виведення сорту, що значною мірою перешкоджає розвитку селекції на стійкість до хвороби. Надзвичайна адаптивність і мінливість збудника потребує постійного контролю за його вірулентністю, вивчення його спеціалізації до сортів і форм ячменю, що дасть змогу виділяти стійкі генотипи.

Для *Bgh*, що поширюється за допомогою повітряних течій, важливою є інформація про просторове розміщення генів вірулентності в регіоні, країні й навіть на континенті. Аналіз генотипного складу повинен проводитися постійно в кожній країні з метою визначення потенціалу вірулентності патогена й недопущення втрати стійкості сортами ячменю. Успішна селекція на стійкість неможлива без знання генетичної вірулентності популяції збудника хвороби та закономірностей успадкування стійкості у рослин.

Протягом останніх 15 років виявлення й аналіз вірулентності *Bgh* в Україні не проводилися, тому немає інформації про наявні компоненти вірулентності й основні патотипи в областях. Тож буде цікавим аналіз генетичної структури популяцій сусідніх європейських, адже наші популяції *Bgh* дуже схожі.

Матеріал і методи

Ячмінь є важливою культурою, яка щорічно вирощується приблизно на 55 мл га всьому світі. У Європі ячмінь відіграє більш важливу роль у вирощуванні сільськогосподарських культур, ніж деінде світі. У 2020 році вирощувалося 46% світової площі ячменю, що становить понад 60% світового виробництва. Відносно прохолодні і вологі клімат Європи сприяє поширенню борошнистої роси, що робить її найпоширенішою хворобою ячменю (Dreiseitl, 2022; 2023a).

По всій Європі проводяться національні «огляди вірулентності». Широко проводяться дослідження генетичної структури *Bgh* в Чехії, Польщі, Литві, Латвії. Також досліджується патоген і поза межами європейських країн, наприклад в Австралії, Казахстані, Туреччині, Китаї та ін.

Головною метою їх є контроль за змінами в частоті патотипів або окремих генів для селекції та вирощування сортів ячменю. Якщо специфічний ген стійкості долається популяцією збудника в одній області, то виникає загроза для сортів, які володіють тією ж самою стійкістю і вирощуються в сусідніх областях. Тому систематичне вивчення структури вірулентності популяцій збудника є необхідною частиною ефективного застосування імунологічного методу захисту.

Зміна вірулентності патогена, яка відбувається різними шляхами, може зробити резистентні сорти ячменю сприйнятливими до ураження збудником борошнистої роси. Такі фактори, як мутація, розмір популяції та випадковий генетичний дрейф, потік генів і генотипів, системи розмноження та спарювання, відбір, що накладається основною резистентністю генів, і кількісна резистентність можуть впливати на генетичну різноманітність патогенних грибів.

Розуміння факторів, що впливають на еволюцію патогенів, моніторинг біології патогенів і генетичної різноманітності допоможе розробити ефективні стратегії контролю. Адже використання стійких сортів мінімізує вплив борошнистої роси та є найбільш економічним способом боротьби із хворобою.

Дослідження генетичної популяції збудника в Україні були виконані в лабораторії імунітету Інституту захисту рослин НААН у 2006–2009 роках. Для визначення частот генів вірулентності збудника використовували європейський набір сортів-диференціаторів і набір ізогенних ліній Pallas з послідовним розміщенням генів, що були виведені Kolster P. для вивчення ефектів генів в ячмені, що показують специфічну стійкість до борошнистої роси. Експериментальна робота проводилася в зоні Центрального та Північного Лісостепу України – на дослідних полях Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла НААН, Інституту фізіології рослин і генетики НААН і в лабораторних умовах Інституту захисту рослин НААН.

Результати й їх обговорення

У селекції рослин для стійкості збудників хвороб часто використовують головні гени. Вони здебільшого надають резистентність, яку можна подолати відповідною вірулентністю патогена, специфічною для резистентності, наданої цим геном. Було описано понад 150 генів стійкості, однак у європейській селекції і в нашій країні використовувалися лише деякі. У сортах 60–70-х рр. одержали поширення гени *Mla*, *Mla2*, *Mla3*, *Mla4*, *Mla5*, *Mla6*, *Mla7*, *Mla8*, *Mla9*, *Mla10*, *Mla11*, *Mla12*, *Mla13*, *Mlg*, *Mlk*, *Mlat*, *Mlag*, *Mls*, *Mlp*, *Mlh*, *mlo*, але ефективно контролювали стійкість до збудника лише 8–10 із них (Лісовий і Кононенко, 2006; 2007). Встановлення генів специфічної стійкості проти борошнистої роси у сортів ячменю проводилося переважно в Північно-Західній (Данія, Франція, Нідерланди, Швеція, Велика Британія) і Центральній Європі (Австрія, Чехія, Німеччина та Польща), і вже в 1991 році гени стійкості 699 європейських сортів були зібрані в каталог (Brown & Jørgensen, 1990). Більшість із них уже втратили своє первісне значення. Тому однією з головних задач селекції та імунології на сучасному етапі є збільшення генетичної різноманітності генів стійкості. Без достатньої кількості генів стабільної стійкості селекція на стійкість буде або дуже обмежена, або приречена на невдачу.

У західній частині України, як зазначала Косилович Г. О., впродовж досліджень (1993–2002 рр.) була високою частота (понад 50%) таких генів вірулентності, як *Vra*, *Vh*, *Vnn*, *Va22*, *Vg+V(cp)*, *Va1*, *Va9*, *Va7*, *Vk*, *Va7+Vk*. Вірулентність патогена проти генів стійкості *Mla6*, *Mla9*, *Mlnn*, *Mla9+Mlk*

була змінною. Їх частота коливалася в межах 41–52% для *Va6* вірулентності; 32–72% – для *Va9*; 35–64% – для *Vnn* і 0–75% – *Va9+Vk*. Високі частоти *Vra*, *Vh*, *Vnn*, *Va22*, *Va7*, *Vk* пояснювалися перенесенням повітряними течіями спор патогена із сусідніх країн. Генетична структура західноукраїнської популяції збудника борошнистої роси була подібною до популяцій гриба прилеглих країн – Латвії, Польщі, Чехії, Словацької республіки. Низькі частоти генів вірулентності спостерігалися щодо алелів *Mla3*, *Mla12*, *Mla13*, *Mka23*, *Mla1+Mlat* та *Ml(la)*. Для гена *mlo* не було знайдено жодного вірулентного ізоляту впродовж усіх років досліджень (Лісовий і Кононенко, 2006).

Аналіз вірулентності популяції *Bgh*, проведений нами у 2006–2009 рр. у Центральному Лісостепу України, показав високу частоту – понад 50% для всіх генів вірулентності. Найвищу частоту генів вірулентності було встановлено для *Va1+Vat*, *Vg+V*, *Va6*, *Va3*; *Va8*; *Va1*; *Va7*, *Vk*; *Va7*; *Va7*, *V(lg)*; *Va9*; *Va10*, *V(du)* – 81–87%. Найменшу частоту – для *Va23*; *Vp*; *Vra*; *V(ru2)* – 29–55%. Високоефективним був ген стійкості *mlo5*, до нього не було виявлено жодної вірулентності, а його ефективність становила 100%. Високу ефективність показували гени *Mlra*; *Mla23*; *Mlp* – 64–71%.

У зоні Полісся України найвищу частоту показав ген вірулентності *Va22* – 100%, найменшу *Vn* – 55%. Усі інші гени вірулентності характеризувалися високою частотою – 65–95%. Найвища ефективність була у гена *Mln* – 45%.

Щорічно і значною мірою хвороба проявляється в Київській, Харківській, Львівській, Вінницькій, Чернігівській, Закарпатській, Одеській, Херсонській та інших областях вирощування ячменю.

Проведений нами аналіз частот генів вірулентності вказував на високу різноманітність української популяції збудника *Bgh* та подібність із популяціями із сусідніх країн. Висока частота генів вірулентності була зумовлена довготривалим вирощуванням і значними посівними площами в Україні сортів з відповідними генами стійкості, а також високою аерогенністю поширення збудника хвороби із сусідніх регіонів та країн. Тому спробуємо проаналізувати популяції *Bgh* в сусідніх країнах на цей час, оскільки в Україні дослідження зараз не є можливими.

З 1980-х років у Латвії спостерігалися високі частоти генів вірулентності *Va6*, *Va7*,

Va11, *Va12*, *Vg*, *Vk*, *Vp*. У 1996–2002 рр. частоти генів *Va6*, *Va7*, *Va9*, *Va12*, *Vk*, *Vla* залишалися високими. Натомість вірулентність до лінії *SI1* та сорту *Steffi* була дуже низькою. Ген *mlo* залишався ефективним. Значне зростання частот *Va1*, *Va3*, *Va13* відбулося з 1996 по 2002 рік – з 4–14% до 33–53%. Це було пов'язано з поширенням спор збудника *Bgh* із заходу на схід зі швидкістю ~100 км/рік. У 2003–2004 рр. частота *Va1*, *Va3*, *Va13* залишалася високою, але вже повідомлялось про її зниження. Частота для стійких сортів *Steffi*, *Goldie*, *Meltan*, *SI1* залишалася низькою. У 2009–2010 рр. зафіксовано підвищення різноманітності патотипів, особливо за генами *Va1*, *Va3*, *Va13*.

Аналіз багаторічних даних свідчить про складну динаміку змін у структурі популяції *Bgh* в Латвії. Стійкі гени, зокрема ***mlo***, залишаються ефективними протягом десятиліть, тоді як інші, як-от ***Mla1***, ***Mla3***, ***Mla13***, поступово втрачали ефективність через зростання вірулентних патотипів. Швидкість поширення нових патотипів підкреслює важливість регіонального моніторингу та використання полігенетичної стійкості в селекції ячменю (Лісовий і Кононенко, 2006; Rashall et al., 2004; Kokina & Rashal 2005; 2012).

У період 2004–2005 років у Литві було виявлено 23 гени стійкості, з яких моногени *mlo* та *1-B-53* показали найвищу стійкість. Найбільш стійкими сортами без гена *mlo* стали Примус, Асторія, Пауер, Харрінгтон і Скарлетт. У 2010 році вже було зафіксовано широкий діапазон частот генів вірулентності – від 0 до 90%. Спостерігалось збільшення вірулентності щодо *Vla*, однак вірулентності щодо лінії *SI1* та гена *mlo* не було виявлено. Широке розмаїття популяції було підтверджено наявністю великої кількості виявлених патотипів – *Va7*, *Va9*, *Va12*, *Vk*, *Vla*. Порівняно з 2000 роком у 2010 році були зафіксовані значні зміни частоти та складності патотипів генів вірулентності (Liatukas & Leistrumaitė, 2007; Kokina et al., 2014).

Ярий ячмінь був другою за величиною культурою в Словаччині з 2000 по 2010 рік. У той час ефективними були 13 генів резистентності, а саме *mlo*, *Mla1*, *Mla6*, *Mla12*, *Mla13*, *MlaRu4*, *Mlat*, *Mlg*, *MLa*, *Ml(Ab)*, *Ml(Hu4)*, *Ml(Ro)* та *Ml(St)*. Найпоширенішим геном був *mlo*, який був присутній у 25 досліджених сортів (Dreiseitl & Krizánová, 2012).

З 2009 по 2014 рік у Чехії з'явилися нові рідкісні гени вірулентності, щонайменше

4 вірулентності до стійких сортів *Laverda*, *Psaknon*, *Venezia* та *SJ048311* були новими. Проте також було виявлено 4 рідкісні ізоляти, авірулентні до стійкості *Ha*. Жодного ізоляту, авірулентного до резистентності *Ra*, *HH (a8)* і *Lo*, виявлено не було.

Сорт *Psaknon* був одним із перших сортів, у якого була виявлена стійкість до борошнистої роси (*Mlp1*) і не було жодного патотипу з відповідною вірулентністю. У 2014 році вже були виявлені 4 ізоляти, вірулентні до *Mlp1*, а також вірулентні до 7 інших резистентних, включно із сортом *Venezia*. На основі об'єднаних результатів вірулентності та резистентності було зроблено висновок, що *Vp1* стає головним фактором, що сприяє підвищенню складності вірулентності й різноманітності патотипів у Центральній Європі (Dreiseitl, 2015a; 2015b).

У 2016–2020 роках у Чехії було зареєстровано 57 сортів ячменю та виявлено 18 відомих і декілька невідомих генів стійкості. У ярого ячменю все ще переважав рецесивний ген стійкості *mlo*, який представляв неспецифічну стійкість; генів вірулентності проти нього не виявлено, і можливість їх появи не очікується. Його ефективність дуже стабільна навіть після 43 років його присутності в комерційних сортах незважаючи на те, що ці сорти переважали в Європі принаймні протягом останніх трьох десятиліть.

У період з 2000 по 2011 рік для гена *Mlr* не було виявлено жодного вірулентного ізоляту. Перші вірулентні ізоляти були виявлені в країні у 2009 році, але їх низька частота (близько 1%) була стабільною принаймні до 2017 року. Однак у 2019 році частота вірулентності цього гена зросла приблизно до 5%, а у 2021 році вже перевищила 50 %. Ця раптова зміна, мабуть, була спричинена перенесенням патогена з інших європейських країн, де сорти з *Mlr* вирощувалися в попередні роки (принаймні в Німеччині та Польщі).

Ячмінь дворядний *SU Celly* був першим сортом, зареєстрованим у Чеській Республіці, у якому виявлено *MlVe*. Першу вірулентність до гена *MlVe* виявили у 2011 році, а до 2017 року її частота в локальній популяції досягла 8,3% через міграцію спор. Незважаючи на це, *MlVe* залишався єдиним новим геном стійкості, зареєстрованим у Чехії на той час.

Стійкість ярих чеських сортів базується насамперед на тривалій неспецифічній стійкості *mlo*. Частка новозареєстрованих сортів із цим геном зросла з 62,9% у 2006–2010 рр.

до 82,8% протягом 2016–2020 рр. (Dreiseitl, 2022).

Порівняння чеської популяції збудника борошнистої роси з австралійською у 2016 році показало, що 73,2% чеських ізолятів виявилися генетично унікальними. Надзвичайна різноманітність цієї колекції сильно контрастувала з одноманітністю австралійської. Ця робота прокладає шлях для вивчення структури та динаміки популяції на основі генетичної мінливості серед різних ізолятів *Bgh*, що походять із географічно обмежених регіонів.

У 2016 та 2017 роках популяція була дуже різноманітною – 226 ізолятів були представлені 224 патотипами (простий індекс = 0,982). Це ілюструє важливість генетичної рекомбінації у формуванні цієї популяції патогенів. Відбулося поступове зниження частоти вірулентності до деяких генів стійкості, що призвело до зниження середньої складності вірулентності з 11,3 у 2015 році до 9,3 у 2017 році. Причина може бути пов'язана зі зменшенням площі сортів із особливою стійкістю, що призводить до послаблення спрямованого відбору (Dreiseitl, 2018).

Цікаві дослідження були проведені у 2019–2023 роках, коли спори патогена збирали за допомогою автомобіля, переїжджаючи через країну. Було виявлено 295 патотипів (простий індекс = 0,99), а складність вірулентності ізолятів варіювалася від 4 до 19 із середнім показником 10,4. Виявлення нових вірулентностей, збільшення частоти раніше рідкісних вірулентностей і висока різноманітність патотипів, а також висока складність вірулентності підтверджують, що використання неспецифічної тривалої стійкості має вирішальне значення для успішного виведення комерційних сортів (Dreiseitl, 2023b).

Нині в публікаціях чеські вчені повідомляють, що у 2025 році не втратив своєї ефективності лише один моногенний, негіперчутливий, неспецифічний ген стійкості *mlo*. Він переважає в центральній і західній частинах Європи (Dreiseitl, 2025).

У Польщі вивчення популяції збудника борошнистої роси ячменю ведеться з 1971 року. Найбільш поширеними в популяції були гени вірулентності *Vg*, *Va7* і *Va6* на ярих сортах ячменю і гени *Vra* і *Vh* – на озимих. За подальші роки досліджень було відмічено зростання частоти генів вірулентності *Va12*, *V(la)*, *Va13*, *Va9*. Гени *Val*, *Va3*, *Va7+Av* мали низьку частоту вірулентності.

Czembor H.J. вважав, що стійкість сортам ячменю забезпечували 3 алелі стійкості – *Mlat*, *Mla6+*, *Mla14* – поряд з іншими не ідентифікованими генами (Лісовий і Кононенко, 2006).

Подальші дослідження у 2004–2006 рр. показали, що сорти озимого ячменю мали один або декілька генів стійкості в локусах *Mlra*, *Mla6*, *Mla7*, *Mla7(Ab)*, *MlSt*, *Ml(SI-1)*, *Mlh*, *Mlk*, а також було виявлено 6 невідомих генів. У ярих сортів було виявлено 12 різних генів стійкості: *Mla1*, *Mla3*, *Mla7*, *Mla9*, *Mla12*, *Mla13*, *Mlg*, *MLa*, *Ml(SI-1)*, *Ml(St)*, *Mlk*, *mlo* та 5 невідомих генів. Лише сорти з геном *mlo* та *Ml(SI-1)* мали високий рівень стійкості до борошнистої роси в Польщі (Czembor, 2008).

У 2011 році повідомлялося, що озимі сорти ячменю мали *Mla6*, *Mla14*, а у ярих сортів було встановлено наявність генів *Mla1*, *Ml 1-B-53* та *mlo*. Лише сорти з геном *mlo* та 2 сорти з неідентифікованими генами мали високий рівень стійкості до популяції *Bgh* (Czembor et al., 2012).

Проведені у 2011–2012 роках дослідження показали високу частоту вірулентності збудника борошнистої роси стосовно генів резистентності *Mla3*, *Mla7+Mlk*, *Mla7* і *Ml(Ru2)*. Низька частота вірулентності була помічена щодо сортів Monte Christo+Kwan, Monte Christo, HOR 1402, Psaknon, Laevigatum та гена *mlo*.

У 2012 р. відзначено високу вірулентність *Va6+Va14*, *Va7*, *Va13* і *Vk*. Низька частота вірулентності спостерігалася щодо сортів Nigrinudum, Psaknon, *mlo* та Laevigatum – відповідна вірулентність *Vnn*, *Vp*, *Vo* та *V(La)*.

Подібні результати, особливо з низько-частотною вірулентністю щодо стійкості до *mlo* (відповідна вірулентність *Vo*), були отримані іншими дослідниками у 2004–2005 рр. (Tratwal & Bocianowski, 2014).

У 2020 році польські вчені виявили новий ген стійкості в лінії ярого ячменю 173-1-2, відібраної з марокканського ландраса, яка показала широкий спектр стійкості до борошнистої роси. Новий ген стійкості був позначений як *mlmr* (Piechota et al., 2020).

У 2022 році було встановлено, що стійкість 32 сортів (61,5% протестованих) визначається геном *mlo5*. Також стійкість показали гени *Mla3*, *Mlk*, *Sl-1* (Czembor et al., 2023).

Австралія є одним із найбільших експортерів ячменю у світі, борошниста роса за величиною втрати врожаю ячменю посідає 2-ге місце (Murray & Brennan, 2010).

У період з 2007 по 2013 рік спостерігалися тривалі спалахи борошнистої роси ячменю. Це сталося завдяки поєднанню широкого використання сприйнятливих сортів і надмірної залежності від невеликої кількості фунгіцидів-інгібіторів деметилювання з єдиним механізмом дії, які відбирають мутації в гені C14a-деметиلاзи (Cyp51A). Серйозність захворювання зазвичай низька, хоча втрати врожаю зерна можуть коливатися від 12 до 60%, з потенційними значними втратами в деяких районах і сезонах (Ellwood et al., 2024).

Щоб вивчити цю адаптацію, 50 центральноєвропейських і 50 австралійських ізолятів *Bgh* були протестовані на 50 диференціальних сортах ячменю з різними специфічними генами стійкості. Усі центральноєвропейські ізоляти відрізнялися один від одного своїми комбінаціями вірулентності та належали до 50 різних патотипів, тоді як австралійські ізоляти охоплювали 37 патотипів. Жоден із патотипів, виявлених у Центральній Європі, не був ідентичним або подібним до будь-якого з тих, що зустрічаються в Австралії. Це можна пояснити значно більшою кількістю вірулентностей у центральноєвропейських ізолятах, які розвинулися протягом тривалого періоду контакту з низкою різновидів господаря, що містять специфічні гени стійкості. Це призвело до поступового розходження австралійської та європейської популяції *Bgh*. У Європі, на відміну від Австралії, нові специфічні гени стійкості все ще широко використовуються в селекції сортів ячменю, і дивергенція обох популяцій триватиме (Dreiseitl, 2014).

Популяція *Bgh* у 2020 році мала середній рівень вірулентності. Повідомлялося про високу ефективність генів стійкості *mlo*, *Mla1*. Часткове подолання вірулентності було встановлено для комбінації генів *MILa+Mla7*. Стійкість генів *Mla8* та *MILa* була подолана, виявлені вірулентні гени збудника (Western Australia Crop Sowing Guide, 2020).

У Казахстані у 2015–2016 рр. уперше описано характеристики структури патотипів *Bgh* та досліджено ефективність генів стійкості ячменю. Усі ізоляти були вірулентними до гена ***Mla8***. Повна авірулентність виявлена до генів *Mla9*, *Mla1+MlaAl2*, *Mla6+Mla14*, *Mla7+MlNo3*, *Mla10+MlDu2*, *Mla13+MlRu3*, *Mlo-5*. Часткова вірулентність (0,0–33,3%) встановлена щодо генів *Mla3*, *Mla22*, *Mlat*, *Mlg+MlCP*, *Mla12+MlEm²*. Висока мінливість вірулентності (10–78,6%) спостерігалася до генів: *Mlra*, *Mlk*, *MILa*, *Mlh*. На основі реакції

диференційних ліній, що несуть гени *Mla22*, *Mlra*, *Mlk*, *Mlat*, *MILa* і *Mlh*, ідентифіковано окремі патотипи збудника.

Генетична структура популяції ***Bgh*** у Казахстані істотно відрізняється від таких у Європі, Африці, Австралії та Південно-Східній Азії. Відсутність вірулентності до окремих генів стійкості створює перспективу для впровадження нових сортів ячменю з ефективною генетичною стійкістю. Отримані дані заповнюють інформаційну прогалину щодо патогенної мінливості *Bgh* у Центральній Азії. Гени стійкості, до яких не виявлено вірулентності, можуть бути успішно використані в казахстанських селекційних програмах для створення сортів ячменю з довготривалою стійкістю до борошнистої роси (Rsaliyev et al., 2017).

У південно-східному та південно-західному Китаї борошниста роса є однією з основних хвороб ячменю. Протягом 2015–2019 років було виявлено 6 вірулентних патотипів, здатних долати ген стійкості *mlo-5* із частотою вірулентності 4,8% (7 із 147). Порівняно з результатами досліджень десятирічної давності частота вірулентних ізолятів для таких алелів стійкості, як *Mla3*, *mlo-5*, *Mla6+Mla14*, *Mla7+Mlk*, *Mlg+MlCP* та *Mla13+MlRu3+MlaRu4*, зросла від 0 до 25,8% (Wang et al., 2023a).

У 2020–2021 роках на Цинхай-Тибетському плоскогір'ї відзначено розширення популяції *Bgh* в Тибеті, що супроводжувалося підвищенням вірулентності та зменшенням генетичної різноманітності патогена. Генетичний аналіз різноманітності показав, що міжгрупова варіація становила 54,68%, а рівень генотипової гетерогенності між популяціями та всередині них – 23,90 та 21,42% відповідно. Ці результати свідчать про зміну структури популяції патогена, що може мати серйозні наслідки для стійкості сортів ячменю в цих регіонах (Wang et al., 2023b).

Висновки

Аналіз українських та іноземних публікацій укотре підтвердив важливість і актуальність оглядів вірулентності збудника *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. Дослідження української популяції патогена показали його високу генетичну різноманітність, що значною мірою зумовлено довготривалим використанням тих самих генів стійкості у вирощуваних сортах ячменю, а також активним повітряним перенесенням спор з інших регіонів.

На основі об'єднаних результатів аналізу вірулентності та резистентності було зро-

блено висновок, що ген вірулентності *Vp1* стає головним фактором, що сприяє підвищенню складності вірулентності та різноманітності патотипів у Центральній Європі.

Підтверджено стійкість генів *Mla3*, *Mlk*, *Sl-1*, *Mla1*. Часткове подолання стійкості було встановлено для комбінації генів *MILa+Mla7*. Ефективність гену *Mlr* було втрачено у Європі. Встановлено підвищення вірулентностей до нового гена стійкості *MLVe*. Вчені визначили новий ген стійкості й дали йому назву *mlmr*.

Особливо ефективним залишається лише один ген – *mlo*, який упродовж десятиліть не втрачає своєї ефективності ані в Україні, ані в країнах Центральної та Північної Європи. Його ефективність дуже стабільна навіть після 43 років його присутності в комерційних сортах незважаючи на те, що ці сорти переважали в Європі принаймні протягом останніх трьох десятиліть. Частка новоза-

реєстрованих сортів із цим геном зросла з 63% у 2006–2010 рр. до 83% протягом 2016–2020 рр.

Порівняльний аналіз із популяціями з Латвії, Литви, Словаччини, Чехії та Польщі підтверджує подібну динаміку: поява нових вірулентностей, висока швидкість поширення спор і складність генетичної структури популяцій. Дані свідчать, що ефективна селекція ячменю повинна базуватися на поєднанні неспецифічної тривалої стійкості (наприклад, гена *mlo*) та постійному регіональному моніторингу змін у популяції збудника.

Таким чином, стабільне вирощування ячменю в умовах постійної еволюції патогена потребує стратегічного використання стійких генотипів, упровадження нових джерел стійкості та безперервного моніторингу популяцій збудника борошнистої роси ячменю як в Україні, так і в Європі.

Список використаної літератури

Лісовий М.П., Кононенко Ю.М. Історичні етапи розвитку досліджень поліморфізму популяцій збудника борошнистої роси ярого ячменю. *Захист і карантин рослин*. 2006. Вип. 52. С. 49–63.

Лісовий М.П., Кононенко Ю.М. Поліморфізм вірулентності збудника борошнистої роси ячменю в Центральному Лісостепу України. *Вісник аграрної науки*. 2007. № 4. С. 15–18.

Brown J.K.M., Jørgensen J.H. A catalogue of mildew resistance genes in European barley varieties. Integrated Control of Cereal Mildews: Virulence and Their Change, Proceedings of the Second European Workshop on Integrated Control of Cereal Mildews. *Risø National Laboratory*; 1990. Roskilde, Denmark. P. 263–286.

Crop Protection. How to manage powdery mildew (*Erysiphe graminis*) in barley. [Електронний ресурс]. URL: <https://www.adama.com/south-africa/en/learning/barley-farming/powdery-mildew-on-barley/> (дата звернення 12.04.2022).

Dreiseitl A., Křížanová K. Powdery mildew resistance genes in spring barley cultivars registered in Slovakia from 2000 to 2010. *Cereal Research Communications*. 2012. Vol. 40, № 4. P. 494–501. <https://doi.org/10.1556/CRC.2012.0008>.

Dreiseitl A. Pathogenic divergence of Central European and Australian populations of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. *Annals of Applied Biology*. 2014. Vol. 165. № 3. P. 364–372. <https://doi.org/10.1111/aab.12141>.

Dreiseitl A. Rare Virulences of Barley Powdery Mildew Found in Aerial Populations in the Czech Republic from 2009 to 2014. *Genetics and Plant Breeding*. 2015a. Vol. 51. № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.17221/254/2014-CJGPB>.

Dreiseitl A. Emerging *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* pathotypes reveal 'Psaknon' resistance in European barley varieties. *The Journal of Agricultural Science*. 2015b. Vol. 1. № 6. P. 1–8. <https://doi.org/10.1017/S0021859615001069>.

Dreiseitl A. Great pathotype diversity and reduced virulence complexity in a Central European population of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in 2015–2017. *European Journal of Plant Pathology*. 2018. Vol. 153. P. 801–811. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1593-6>.

Dreiseitl A. Great pathotype diversity and reduced virulence complexity in a Central European population of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in 2015–2017. *European Journal of Plant Pathology*. 2019. Vol. 53. P. 801–811. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1593-6>.

Dreiseitl A. Powdery Mildew Resistance Genes in European Barley Cultivars Registered in the Czech Republic from 2016 to 2020. *Genes (Basel)*. 2022. Vol. 13. № 7. P. 1274. <https://doi.org/10.3390/genes13071274>.

- Dreiseitl A. Major Genes for Powdery Mildew Resistance in Research and Breeding of Barley: A Few Brief Narratives and Recommendations. *Journal of Fungi*, 2023a. Vol. 9. № 11. P. 1045. <https://doi.org/10.3390/jof9111045>.
- Dreiseitl A. Rare Virulences and Great Pathotype Diversity of a Central European *Blumeria hordei* Population. *Journal of Fungi*. 2023b. Vol. 9. № 11. P. 1045. <https://doi.org/10.3390/jof9111045>.
- Dreiseitl A. Major Genes for Powdery Mildew Resistance in Research and Breeding of Barley: A Few Brief Narratives and Recommendations. *Preprints.org*. 2025. <https://doi.org/10.20944/preprints202503.0642.v1>.
- Ellwood S.R., Lopez-Ruiz J.F., Tan Rare K. Barley powdery mildew control in Western Australia and beyond. *Plant Pathology*. 2024. Vol. 73. № 7. P. 1666–1674. <https://doi.org/10.1111/ppa.13884>.
- Czembor H.J. Odporność na mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis f.sp. hordei*) odmian jęczmienia włączonych do badań rejestrowych w Polsce w latach 2004–2006. *Biuletyn instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*. 2008. № 248. P. 33–42. <https://doi.org/10.37317/biul-2008-0055>.
- Czembor H.J., Czembor J.H., Pietrusinska A., Domeradzka O. Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis f.sp. hordei*) in barley cultivars included to registration trials in Poland in 2011. *Biuletyn Instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*. 2012. № 265. P. 23–33.
- Czembor J.H., Czembor E., Kisiela A., Wnuk E. Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis f. sp. hordei*) of spring barley varieties from the Post-registration Variety Testing program in 2022. *Biuletyn instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*. 2023. № 299. P. 29–37. <https://doi.org/10.37317/biul-2023-0004>.
- Kithsiri J. Management of barley powdery mildew in the face of fungicide resistance [Електронний ресурс]. URL: https://www.agric.wa.gov.au/search?search_api_views_fulltext=Management%20of%20barley%20powdery%20mildew%20in%20the%20face%20of%20fungicide%20resistance (дата звернення 10.04.2025).
- Kokina I., Rashal I. Trends of changes of genetic structure of the population of *Blumeria graminis f.sp. hordei* in the Latgale region of Latvia in 2003–2004. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*. 2005. Vol. 5. № 2. P. 187–192.
- Kokina I., Rashal I. Results of monitoring of the population of *Blumeria graminis f.sp. hordei* in Latvia in 2009–2010. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. *Natural Exact and Applied Sciences*. 2012. Vol. 66. № 1/2. P. 41–47.
- Kokina I., Rashal I., Statkeviciute G., Leistrumaite A. The peculiarities of genetic structure of the *Blumeria graminis f. sp. hordei* population in Lithuania. *Zemdirbyste Agriculture*. 2014. Vol. 101. № 4. P. 419–424. <https://doi.org/10.13080/z-a.2014.101.053>.
- Liatukas Ž., Leistrumaite A. Field resistance of spring barley cultivars to powdery mildew in Lithuania. *Biologia*. 2007. Vol. 62. № 6. P. 664–669. <https://doi.org/10.2478/s11756-007-0132-2>.
- Management of barley powdery mildew in the face of fungicide resistance. Western Australia Crop Sowing Guide. [Електронний ресурс]. URL: <https://www.agric.wa.gov.au/barley/management-barley-powdery-mildew-face-fungicide-resistance> (дата звернення 12.04.2025).
- Marzani Q.A., Amin M.M., Fateh S.A. Evaluation the effects of powdery mildew caused by *Blumeria graminis f. sp. hordei* and cultivar on the barley lodging. *Plant Pathology*. 2023. Vol. 165. P. 233–240. <https://doi.org/10.1007/s10658-022-02601-y>.
- Murray G.M., Brennan J.P. Estimating disease losses to the Australian barley industry. *Australasian Plant Pathology*. 2010. Vol. 39. P. 85–96.
- Piechota U., Słowacki P., Czembor P.C. Identification of a novel recessive gene for resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis f. sp. hordei*) in barley (*Hordeum vulgare*). *Plant Breeding*. 2020. Vol. 139. P. 730–742. <https://doi.org/10.1111/pbr.12819>.
- Rashal I., Kokina I., Ajaia I. Trends of the changes of the virulence genes frequencies in the Latvian population of *Blumeria graminis f.sp. hordei*. *Agronomijas vestis (Latvian Journal of Agronomy)*. 2004. № 7. P. 79–83.
- Rsaliyev A., Pahratdinova Z., Rsaliyev S. Characterizing the pathotype structure of barley powdery mildew and effectiveness of resistance genes to this pathogen in Kazakhstan. *Plant Biology*. 2017. Vol. 17. P. 178. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1130-3>.
- Tratwal A., Bocianowski J. *Blumeria graminis f. sp. hordei* virulence frequency and the powdery mildew incidence on spring barley in the Wielkopolska province. *Journal of plant protection research*. 2014. Vol. 54, № 1. P. 28–35. <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0005>.
- Wang Y., Zhang G., Wang F., Lang, X. Zhao X., Zhu J., Hu C., Hu J., Zhang Y., Yao X., Liu H., Ma T., Niu Y., Wang Z., Feng J., Wangmu, Lin R. Virulence Variability and Genetic Diversity in

Blumeria graminis f. sp. *hordei* in Southeastern and Southwestern China. *Plant Disease*. 2023a. Vol. 107. № 3. P. 809–819. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-22-0944-RE>.

Wang Y., Zhuoma Q., Xu Z., Peng Y., Wang M. Virulence and Genetic Types of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in Tibet and Surrounding Areas. *Fungi (Basel)*. 2023b. Vol. 16. № 3. P. 363. <https://doi.org/10.3390/jof9030363>.

References

Lisovyj, M.P., & Kononenko, Ju.M. (2006). Istorychni etapy rozvytku doslidzhenj polimorfizmu populacij zbudnyka boroshnystoji rosy jarogho jachmenju [Historical stages of development of studies of polymorphism of populations of the pathogen of powdery mildew of spring barley]. *Zakhyst i karantyn roslyn [Plant protection and quarantine]*, 52, 49–63 [in Ukrainian].

Lisovyj, M.P., & Kononenko, Ju.M. (2007). Polimorfizm virulentnosti zbudnyka boroshnystoji rosy jachmenju v Centralnomu Lisostepu Ukrainy [Polymorphism of virulence of the barley powdery mildew pathogen in the Central Forest-Steppe of Ukraine] *Visnyk aghramoji nauky [Bulletin of Agricultural Science]*, 4, 15–18 [in Ukrainian].

Brown, J.K.M., & Jørgensen, J.H. (1990). A catalogue of mildew resistance genes in European barley varieties. Integrated Control of Cereal Mildews: Virulence and Their Change, Proceedings of the Second European Workshop on Integrated Control of Cereal Mildews. *Risø National Laboratory*; Roskilde, Denmark. P. 263–286 [in English].

Crop Protection. How to manage powdery mildew (*Erysiphe graminis*) in barley [Electronic resource] URL: <https://www.adama.com/south-africa/en/learning/barley-farming/powdery-mildew-on-barley> (access date 12.04.2022) [in English].

Dreiseitl, A., & Križanová, K. (2012). Powdery mildew resistance genes in spring barley cultivars registered in Slovakia from 2000 to 2010. *Cereal Research Communications*, 40 (4), 494–501. <https://doi.org/10.1556/CRC.2012.0008> [in English].

Dreiseitl, A. (2014). Pathogenic divergence of Central European and Australian populations of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. *Annals of Applied Biology*, 165 (3), 364–372. <https://doi.org/10.1111/aab.12141> [in English].

Dreiseitl, A. (2015a). Rare Virulences of Barley Powdery Mildew Found in Aerial Populations in the Czech Republic from 2009 to 2014. *Genetics and Plant Breeding*, 51 (1), 1–8. <https://doi.org/10.17221/254/2014-CJGPB> [in English].

Dreiseitl, A. (2015b). Emerging *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* pathotypes reveal ‘Psaknon’ resistance in European barley varieties. *The Journal of Agricultural Science*, 1 (6), 1–8. <https://doi.org/10.1017/S0021859615001069> [in English].

Dreiseitl, A. (2018). Great pathotype diversity and reduced virulence complexity in a Central European population of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in 2015–2017. *European Journal of Plant Pathology*, 153, 801–811. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1593-6> [in English].

Dreiseitl, A. (2019). Great pathotype diversity and reduced virulence complexity in a Central European population of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in 2015–2017. *European Journal of Plant Pathology*, 53, 801–811. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1593-6> [in English].

Dreiseitl, A. (2022). Powdery Mildew Resistance Genes in European Barley Cultivars Registered in the Czech Republic from 2016 to 2020. *Genes (Basel)*, 13 (7), 1274. <https://doi.org/10.3390/genes13071274> [in English].

Dreiseitl, A. (2023a). Major Genes for Powdery Mildew Resistance in Research and Breeding of Barley: A Few Brief Narratives and Recommendations. *Journal of Fungi*, 9 (11), 1045. <https://doi.org/10.3390/jof9111045> [in English].

Dreiseitl, A. (2023b). Rare Virulences and Great Pathotype Diversity of a Central European *Blumeria hordei* Population. *Journal of Fungi*, 9 (11), 1045. <https://doi.org/10.3390/jof9111045> [in English].

Dreiseitl, A. (2025). Major Genes for Powdery Mildew Resistance in Research and Breeding of Barley: A Few Brief Narratives and Recommendations. *Preprints.org*. <https://doi.org/10.20944/preprints202503.0642.v1> [in English].

Ellwood, S.R., Lopez-Ruiz, J.F., & Tan Rare, K. (2024). Barley powdery mildew control in Western Australia and beyond. *Plant Pathology*, 73 (7), 1666–1674. <https://doi.org/10.1111/ppa.13884> [in English].

Czembor, H.J. (2008). Odporność na mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) odmian jęczmienia włączonych do badań rejestrowychw Polsce w latach 2004–2006 [Resistance

to powdery mildew (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) of barley varieties included in the registration studies in Poland in 2004–2006]. *Biuletyn instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin* [Bulletin of the Institute of Plant Breeding and Acclimatization], 248, 33–42. <https://doi.org/10.37317/biul-2008-0055> [in Polish].

Czembor, H.J., Czembor, J.H., Pietrusinska, A., & Domeradzka, O. (2012). Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) in barley cultivars included to registration trials in Poland in 2011. *Biuletyn Instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*, 265, 23–33 [in English].

Czembor, J.H., Czembor, E., Kisiela, A., & Wnuk, E. (2023). Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) of spring barley varieties from the Post-registration Variety Testing program in 2022. *Biuletyn instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*, 299, 29–37. <https://doi.org/10.37317/biul-2023-0004> [in English].

Kithsiri J. Management of barley powdery mildew in the face of fungicide resistance [Electronic resource] URL: <https://www.agric.wa.gov.au/barley/management-barley-powdery-mildew-face-fungicide-resistance#> (access date 10.04.2025) [in English].

Kokina, I., & Rashal, I. (2005). Trends of changes of genetic structure of the population of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* in the Latgale region of Latvia in 2003–2004. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 5 (2), 187–192 [in English].

Kokina, I., & Rashal, I. (2012). Results of monitoring of the population of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* in Latvia in 2009–2010. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. *Natural Exact and Applied Sciences*, 66 (1/2), 41–47 [in English].

Kokina, I., Rashal, I., Statkeviciute, G., & Leistrumaite, A. (2014). The peculiarities of genetic structure of the *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* population in Lithuania. *Zemdirbyste Agriculture*, 101 (4), 419–424. <https://doi.org/10.13080/z-a.2014.101.053> [in English].

Liatukas, Ž., & Leistrumaite, A. (2007). Field resistance of spring barley cultivars to powdery mildew in Lithuania. *Biologia*, 62 (6), 664–669. <https://doi.org/10.2478/s11756-007-0132-2> [in English].

Management of barley powdery mildew in the face of fungicide resistance. Western Australia Crop Sowing Guide. [Electronic resource] URL: <https://www.agric.wa.gov.au/barley/management-barley-powdery-mildew-face-fungicide-resistance> (access date 12.04.2025) [in English].

Marzani, Q.A., Amin, M.M., & Fateh, S.A. (2023). Evaluation the effects of powdery mildew caused by *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* and cultivar on the barley lodging. *Plant Pathology*, 165, 233–240. <https://doi.org/10.1007/s10658-022-02601-y>.

Murray, G.M., & Brennan, J.P. (2010). Estimating disease losses to the Australian barley industry. *Australasian Plant Pathology*, 39, 85–96 [in English].

Piechota, U., Słowacki, P., & Czembor, P.C. (2020). Identification of a novel recessive gene for resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) in barley (*Hordeum vulgare*). *Plant Breeding*, 139, 730–742. <https://doi.org/10.1111/pbr.12819>. [in English].

Rashal, I., Kokina, I., & Ajaia, I. (2004). Trends of the changes of the virulence genes frequencies in the Latvian population of *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*. *Agronomijas vestis (Latvian Journal of Agronomy)*, 7, 79–83 [in English].

Rsaliev, A., Pahratdinova, Z., & Rsaliyev, S. (2017). Characterizing the pathotype structure of barley powdery mildew and effectiveness of resistance genes to this pathogen in Kazakhstan. *Plant Biology*, 17, 178. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1130-3> [in English].

Tratwal, A., & Bocianowski, J. (2014). *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* virulence frequency and the powdery mildew incidence on spring barley in the Wielkopolska province. *Journal of plant protection research*, 54 (1), 28–35. <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0005> [in English].

Wang, Y., Zhang, G., Wang, F., Lang, X., Zhao, X., Zhu, J., Hu, C., Hu, J., Zhang, Y., Yao, X., Liu, H., Ma, T., Niu, Y., Wang, Z., Feng, J., Wangmu, Lin, R. (2023a). Virulence Variability and Genetic Diversity in *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in Southeastern and Southwestern China. *Plant Disease*, 107 (3), 809–819. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-22-0944-RE> [in English].

Wang, Y., Zhuoma, Q., Xu, Z., Peng, Y., & Wang, M. (2023b). Virulence and Genetic Types of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in Tibet and Surrounding Areas. *Fungi (Basel)*, 16 (3), 363. <https://doi.org/10.3390/jof9030363> [in English].

Отримано: 25.04.2025
Прийнято: 15.05.2025