



**UNIVERZITET U NOVOM SADU  
POLJOPRIVREDNI FAKULTET**

**STRUKTURA VIRULENTNOSTI  
POPULACIJE *BLUMERIA GRAMINIS* (DC.)  
SPEER F. SP. *TRITICI* (EM. MARCHAL) NA  
TERITORIJI SRBIJE**

**-Doktorska disertacija-**

**Mentor: Prof. dr Stevan Maširević**

**Kandidat: mr Mirjana Lalošević**

**Novi Sad, 2017.**

**UNIVERZITET U NOVOM SADU  
POLJOPRIVREDNI FAKULTET**

**KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA**

Redni broj: RBR	
Identifikacioni broj: IBR	
Tip dokumentacije: TD	Monografska dokumentacija
Tip zapisa: TZ	Tekstualni štampani materijal
Vrsta rada (dipl., mag., dokt.): VR	Doktorska disertacija
Ime i prezime autora: AU	Mirjana Lalošević
Mentor (titula, ime, prezime, zvanje): MN	Dr Stevan Maširević, redovni profesor, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad
Naslov rada: NR	Struktura virulentnosti populacije <i>Blumeria graminis</i> (dc.) Speer f. sp. <i>tritici</i> (em. Marchal) na teritoriji Srbije
Jezik publikacije: JP	Srpski
Jezik izvoda:	srp. / eng.

JI	
Zemlja publikovanja: ZP	Srbija
Uže geografsko područje: UGP	Vojvodina
Godina: GO	2017.
Izdavač: IZ	autorski reprint
Mesto i adresa: MA	Poljoprivredni fakultet, Trg Dositeja Obradovića 8, 21000 Novi Sad

Fizički opis rada: FO	(broj poglavlja 9/ stranica 119/ tabela 10/ slika 10/ grafikona 37/ referenci 140/ priloga 2/ biografija)
Naučna oblast: NO	Biotehničke nauke
Naučna disciplina: ND	Fitopatologija
Predmetna odrednica, ključne reči: PO	<i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> , virulentnost, struktura populacije, pšenica, otpornost
UDK	582.542.11: 632.25 (043.3)
Čuva se: ČU	Biblioteka, Poljoprivredni fakultet, Trg Dositeja Obradovića 8, 21000 Novi Sad
Važna napomena:	-

VN	
----	--

Izvod:

IZ

Prouzrokovatelj pepelnice (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) je stalni pratilac proizvodnje pšenice u agroekološkim uslovima Srbije. Sposobnost seksualne i aseksualne reprodukcije, kao i visok genetski protok patogena, čine da je prouzrokovatelj pepelnice genetski veoma divergentan, značajnog potencijala za adaptabilnost i promenu u virulentnosti populacije. Do sada je utvrđen znatan broj patotipova ovog patogena, dok se veliki broj konstantno stvara, te je efikasna otpornost pšenice kratkotrajne prirode. Rad na selekciji na otpornost pšenice prema prouzrokovatelju pepelnice je važan zadatak oplemenjivačkih programa širom sveta.

Cilj istraživanja je bio utvrđivanje strukture virulentnosti populacije patogena *B. graminis* f. sp. *tritici* koja potiče sa teritorije Srbije, kao i dinamike njene promene tokom godina. U polnoj populaciji prouzrokovatelja pepelnice identifikovana je virulentnost prema svim genima pšenice za otpornost prema prouzrokovatelju pepelnice (*Pm* geni), tokom ispitivanih godina i u svim ispitivanim lokalitetima. Utvrđene su statistički značajne razlike u virulentnosti gena patogena prema *Pm* genima domaćina, kao i linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*. Najnižu frekvenciju virulentnosti u populaciji tokom ispitivanog perioda ispoljila je kombinacija gena V-5+6, dok je frekvencija virulentnih gena V-6 i V-7 gena bila na konstantno visokom nivou. Najznačajnija promena u populaciji je karakteristična za kombinaciju gena V-2+4b+6. U polnoj populaciji patogena u ispitivanom periodu nijedan izolat nije ispoljio virulentnost prema kombinaciji gena *Pm17*, *Pm2+*, *Pm2+6* i *Pm5+6*. Klaster analizom utvrđen je visok stepen genetičkog diverziteta izolata u zavisnosti od godine.

Analizom veze između gena avirulentnih lokusa utvrđena je pozitivna avirulentna veza između parova gena virulentnih prema *Pm17* i *Pm2+6*, *Pm2* i *Pm2+*; *Pm2+* i *Pm3a*; *Pm2+* i *Pm1+2+9*; *Pm2+* i *Pm2+4a+6*; *Pm3a* i *Pm8*; *Pm3a* i *Pm1+2+9*; *Pm3a* i *Pm2+6*; *Pm8* i *Pm17*; *Pm17* i *Pm1+2+9*; *Pm17* i *Pm2+6* i parova gena

*Pm1+2+9* i *Pm2+6*. Piramiding ovih parova gena može biti dobra strategija za produžetak perioda efikasnosti otpornosti određene sorte.

Najniža frekvencija virulentnosti polne populacije utvrđena je u lokalitetu Sremska Mitrovica. Najveći koeficijent genetičke udaljenosti utvrđen je između izolata koji potiču sa datog lokaliteta i izolata koji potiču sa ostalih ispitivanih lokaliteta. Između genetičke i geografske udaljenosti izolata prouzrokovala pepelnice za ispitivane lokalitete nije utvrđena statistički značajna linearna veza.

Analiza strukture virulentnosti bespolne populacije ukazala je da kompleksnost patotipova prouzrokovala pepelnice raste sa porastom useva. Geni patogena za virulentnost prema genima *Pm3a* i *Pm2+* nisu utvrđeni. Najvišu frekvenciju virulentnosti imao je gen za virulentnost prema *Mld* genu za otpornost pšenice prema prouzrokovala pepelnice. Statistički značajne korelacije su utvrđene između polne i bespolne populacije ispitivanog patogena.

Istraživanja su imala za cilj i određivanje otpornosti genotipova pšenice koja je uslovljena promenom u populaciji prouzrokovala pepelnice. Visok nivo parcijalne otpornosti ispoljilo je sedam genotipova koji u svojoj genealogiji imaju roditelja sa kombinacijom gena *Pm5+6*, kao i kombinacijom gena *Pm5+6* i *Pm2+4b+6*. Na osnovu ispitivanja strukture virulentnosti populacije prouzrokovala pepelnice smatra se da je kombinacija gena *Pm5+6* nosioc otpornosti datih genotipova.

Datum prihvatanja teme od strane Senata: DP	20.05.2015.
Datum odbrane: DO	

<p>Članovi komisije: (ime i prezime / titula / zvanje / naziv organizacije / status) KO</p>	<p>Mentor: _____ Dr Stevan Maširević, redovni profesor Poljoprivredni fakultet, Novi Sad</p> <p>Predsednik: _____ Dr Radivoje Jevtić, naučni savetnik Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad</p> <p>Član: _____ Dr Ferenc Bagi, redovni profesor Poljoprivredni fakultet, Novi Sad</p>
---	---

University of Novi Sad  
Faculty of Agriculture  
Key word documentation

Accession number: ANO	
Identification number: INO	
Document type: DT	Monograph documentation
Type of record: TR	Textual printed material
Contents code: CC	PhD thesis
Author: AU	Mirjana Lalošević
Mentor: MN	Dr Stevan Maširević, professor Faculty of Agriculture, Novi Sad
Title: TI	Virulence structure of the <i>Blumeria graminis</i> (dc.) Speer f. sp. <i>tritici</i> (em. Marchal) population occurring in Serbia
Language of text: LT	Serbian
Language of abstract: LA	eng. / srp.
Country of publication: CP	Republic of Serbia

Locality of publication: LP	Vojvodina
Publication year: PY	2017.
Publisher: PU	Author's reprint
Publication place: PP	University of Novi Sad, Faculty of Agriculture, Department for Environmental and Plant Protection, Dositeja Obradovića sq. 8, 21000 Novi Sad

Physical description: PD	9 chapters and attachment/ 119 pages/ 10 tables/ 37 graphs/ 10 pictures/ 140 references/ biography
Scientific field SF	Biotechnical Sciences
Scientific discipline SD	Phytopathology
Subject, Key words SKW	<i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> , virulence structure, population, wheat, resistance
UC	582.542.11: 632.25 (043.3)
Holding data: HD	Library of the Faculty of Agriculture, Novi Sad



<p>Note:</p> <p>N</p>	
<p>Abstract:</p> <p>AB</p> <p>Powdery mildew (caused by <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i>) is the common disease of wheat in the agroecological conditions of Serbia. The ability of sexual and asexual reproduction, as well as a high genetic flow of this pathogen, make <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> genetically very divergent, with a significant potential for adaptability and change in the virulence of its population. So far, a large number of pathotypes of this pathogen have been identified, while a large number is constantly produced and effective resistance of wheat is short-termed. Improving wheat resistance to powdery mildew is an important task of breeding programs worldwide.</p> <p>The objective of this research was to determine and characterize the virulence structure of the <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> population that originate from the territory of Serbia, as well as the dynamics of its change over the years. During the examined period virulence of sexual stage of <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> population was identified for all wheat resistance genes (<i>Pm</i> genes) and in all investigated locations. Cluster analysis showed a high degree of genetic diversity of <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> isolates, depending on the year. Statistically significant differences were found between the virulence genes, as well as the linear trend of change in the virulence frequency of the genes during the investigated period. The lowest frequency of virulence in the population was found for the combination of the V-5+6 gene, while the frequency of the virulent genes V-6 and V-7 was at a consistently high level. The most significant change in the population was characteristic for the combination of the V-2+4b+6.</p> <p>Data were analyzed for associations among pairs of avirulence genes, and a positive avirulent relationship was established between the pairs of genes virulence to <i>Pm17</i> and <i>Pm2+6</i>, <i>Pm2</i> and <i>Pm2 +</i>; <i>Pm2 +</i> and <i>Pm3a</i>; <i>Pm2 +</i> and <i>Pm1+2+9</i>; <i>Pm2+</i> and <i>Pm2+4a+ 6</i>; <i>Pm3a</i> and <i>Pm8</i>; <i>Pm3a</i> and <i>Pm1+2+9</i>; <i>Pm3a</i> and <i>Pm2+6</i>; <i>Pm8</i> and <i>Pm17</i>; <i>Pm17</i> and <i>Pm1+2+9</i>; <i>Pm17</i> and <i>Pm2 6</i> and gene pairs <i>Pm1+2+9</i> and <i>Pm2+6</i>.</p>	

Pyramiding these gene pairs can be a good strategy for extending the period of effectiveness of the resistance of a particular variety of wheat.

The lowest frequency of virulence of the sexual stage of population was determined at the location of Sremska Mitrovica. The highest coefficient of genetic distances is established between isolates originating from a given location and isolates originating from other investigated locations. Between the genetic and geographical distance of *B. graminis* f. sp. *tritici* isolates a statistically significant linear relationship was not found.

Virulence structure of the asexual population indicated that the complexity of the powdery mildew pathotypes grows with the crop growth. In this part of population the genes virulence to *Pm3a* and *Pm2 +* have not been found. The highest frequency of virulence had gene virulence to *Mld* resistance gene. Statistically significant correlations were found between the sexual and asexual population of the examined pathogen.

The research was also aimed at determining the resistance of wheat genotypes to powdery mildew. High level of partial resistance was found in seven tested wheat genotypes whose parents have combination of the *Pm5+6* gene, as well as a combination of the *Pm5+6* and *Pm2+4b+6* genes. Based on the study of the virulence structure of the powdery mildew population in this research, it is considered that the combination of the *Pm5+6* gene is the carrier of the resistance of the given genotypes.

Accepted on Senate on: AS	20 May, 2015
Defended: DE	
Thesis Defend Board: DB	Mentor:  _____ Stevan Maširević, PhD, Professor Faculty of Agriculture, Novi Sad  President:

---

Radivoje Jevtić, PhD, Principal Research  
Fellow  
Institute of Field and Vegetable Crops, Novi  
Sad

Member:

---

Ferenc Bagi, PhD, Professor  
Faculty of Agriculture, Novi Sad

# SADRŽAJ

<b>1. Uvod</b> .....	1
<b>2. Pregled literature</b> .....	4
2.1. <i>Blumeria graminis</i> – prouzrokovatelj pepelnice roda <i>Poaceae</i> .....	4
2.2. Pepelnica pšenice .....	5
2.2.1. <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> – sistematika gljive .....	5
2.2.2. Ciklus razvoja i simptomi oboljenja .....	6
2.2.3. Gubici u prinosu i mere kontrole .....	8
2.2.4. Virulentnost populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	10
2.3. Otpornost pšenice prema pepelnici .....	15
2.3.1. Rasno specifična otpornost .....	15
2.3.2. Parcijalna otpornost .....	18
<b>3. Cilj istraživanja</b> .....	22
<b>4. Radna hipoteza</b> .....	23
<b>5. Materijal i metod rada</b> .....	24
5.1. Proučavanje strukture virulentnosti polne populacije prouzrokovatelja pepelnice u periodu od 2010. do 2013. godine .....	24
5.2. Proučavanje strukture virulentnosti polne populacije prouzrokovatelja pepelnice u periodu od 1990. do 2013. godine .....	29
5.3. Proučavanje strukture virulentnosti bespolne populacije prouzrokovatelja pepelnice .....	31
5.4. Testiranje otpornosti genotipova pšenice prema prouzrokovatelju pepelnice .....	32
5.5. Statistička analiza podataka .....	33

<b>6. Rezultati istraživanja</b> .....	35
6.1. Struktura virulentnosti polne populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	35
6.1.1. Patotipovi <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	35
6.1.2. Frekvencija virulentnih gena <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	37
6.1.3. Kompleksnost virulentnosti izolata polne populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	47
6.2. Struktura virulentnosti bespolne populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	52
6.2.1. Frekvencija virulentnih gena <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	52
6.2.2. Kompleksnost virulentnosti izolata bespolne populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> .....	55
6.3. Poređenje polne i bespolne populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> u lokalitetu Rimski Šančevi .....	56
6.4. Struktura virulentnosti polne populacije <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> u periodu 1990-2013. godine.....	57
6.4.1. Frekvencija virulentnosti populacije .....	58
6.4.2. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena <i>B. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> tokom ispitivanih godina (1990-2013.).....	61
6.5 Otpornost genotipova pšenice prema prouzročivaču pepelnice.....	74
<b>7. Diskusija</b> .....	77
<b>8. Zaključak</b> .....	90
<b>9. Literatura</b> .....	93
<b>PRILOG 1</b> .....	108
<b>PRILOG 2</b> .....	116
<b>BIOGRAFIJA</b> .....	118

## 1.Uvod

Pšenica (*Triticum sp.*) kao osnovna ratarska kultura zauzima značajno mesto u poljoprivrednoj proizvodnji širom sveta. Na globalnom nivou nalazi se na trećem mestu u okviru proizvodnje žitarica, posle kukuruza i pirinča.

Komercijalnu pšenicu čine pre svega obična, hlebna (*T. aestivum*) i durum pšenica (*T. durum*). Ove dve vrste zajedno čine 90% svetske proizvodnje pšenice i gaje se na oko 17% svetski kultivisane površine (Jones, 2005; Xin i sar., 2012). Prema podacima Faostat (prosek 2006-2013. godine) proizvodnja pšenice u svetu se odvija na preko 217 miliona ha i iznosi 648 miliona tona godišnje sa prosečnim prinosom od 2,9 t ha<sup>-1</sup>. Najveći svetski proizvođači pšenice su Kina, Indija, SAD, Rusija, Francuska, a evropski Rusija, Francuska, Nemačka, Ukrajina i Velika Britanija.

Pšenica se primarno koristi kao hlebna biljka. Postoji veliki broj finalnih proizvoda od pšeničnog brašna, ali globalno se ono koristi za spravljanje fermentisanog hleba (Evropa, Amerika i Australija), nefermentisanog, beskvasnog hleba (Indija, Meksiko, delovi Afrike) i kao kivanog testa tj. nudle (Kina i Japan) (Denčić i sar., 2009). O istorijskom značaju pšenice i pšeničnog hleba govori ogroman broj pisane reči, počev od Biblije, raznih istorijskih spisa, pa do savremenih naučnih knjiga i radova (Denčić i sar., 2009). Pšenični hleb predstavlja idealnu hranu za ljudsku populaciju zahvaljujući kompleksnom hemijskom sastavu koga čine esencijalne aminokiseline, ugljeni hidrati, masti, vitamini, vlakna i mineralne materije. U novije vreme, značajna potražnja za durum pšenicom radi proizvodnje testenina, kao i spelta pšenicom za proizvodnju bezglutenskih proizvoda, utiče na još veću zastupljenost pšenice u setvenoj strukturi. Takođe, imajući u vidu potražnju i veliki značaj integralnih proizvoda (od celog zrna) u sistemu zdrave ishrane, pšenica postaje sve zahvalnija i profitabilnija strnina i u organskoj proizvodnji.

Zahvaljujući pomenutim osobinama, pšenica danas čini više od 40% svetske hrane, dok se 95% stanovništva zemalja u razvoju hrani pšenicom kao osnovnim izvorom hrane (Akhtar i sar., 2011; Coventry i sar., 2011). Pored nemerljivog značaja u ishrani svetske populacije, pšenica nalazi široku primenu i u ishrani stoke, kao i u proizvodnji biogasa (obnovljivi izvori energije), biorazgradive plastike, zatim kao građevinski material, za izradu tekstila, papira itd.

U konvencionalnoj proizvodnji u Srbiji, pšenica se gaji na površini od preko 500 hiljada ha, sa prosečnim prinosom od 3,8 t ha<sup>-1</sup> i prosečnom proizvodnjom od 2,1 miliona tona godišnje (Faostat, prosek 2006-2013). Najveći procenat obradivih površina Srbije pod ovom žitaricom nalazi se u Vojvodini i iznosi preko 263 hiljada ha, sa prosečnim prinosom od 4,5 t ha<sup>-1</sup> i ukupnom proizvodnjom od oko 1,2 miliona tona godišnje (RZS, prosek 2009-2013).

Imajući u vidu procenu Sektora za populaciju pri Ujedinjenim Nacijama da će povećanje svetske populacije dostići 9,7 milijardi do 2050. godine, proizvodnja pšenice biće ključna u smislu obezbeđenja hrane i globalne ekonomije u dolazećim dekadama.

Stabilnost i ekonomičnost su neophodni imenitelji proizvodnje pšenice, koji podrazumevaju smanjenje udela limitirajućih faktora. Proizvodnja pšenice se svake godine suočava sa patogenima i štetočinama koji smanjuju prinos, kao i kvalitet zrna. U našim agroekološkim uslovima najznačajniji patogeni pšenice su obligatni paraziti: prouzrokovaci rđa (*Puccinia* spp.) i prouzrokovac pepelnice pšenice (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*); zatim prouzrokovaci pegavosti lista (*Zymoseptoria tritici* i *Pyrenophora tritici-repentis*); prouzrokovaci bolesti semena (vrste roda *Tilletia* spp. i *Fusarium* spp.); kao i prouzrokovaci bolesti prizemnog dela stable (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* i vrste roda *Oculimacula* spp. i *Fusarium* spp.). Navedeni patogeni se javljaju iz godine u godinu u višem ili nižem intenzitetu, utičući negativno na kvantitet prinosa i kvalitet zrna.

Proučavanje biologije patogena kao i upoznavanje interakcije patogen-domaćin od velike su važnosti sa stanovišta efikasne kontrole patogena. Danas se u svetu intenzivno radi na stvaranju otpornih genotipova pšenice prema značajnijim

prouzrokovateljima oboljenja, jer se na taj način ostvaruje efikasna, i ekonomski i ekološki opravdana zaštita useva. Najveći problem u selekciji biljaka, pa tako i pšenice, predstavlja promenljivost patogena, koja dovodi do toga da otporna sorta brzo postane osetljiva. Kako bi se otpornost sorti zadržala duži vremenski period, neophodna su istraživanja koja podrazumevaju proučavanje virulentnosti, diverziteta i dinamike populacije prouzrokovatelja oboljenja koja predstavljaju preduslov za efikasnu primenu gena za otpornost domaćina.



## 2. Pregled literature

### 2.1. *Blumeria graminis* – prouzrokovatelj pepelnice roda *Poaceae*

Gljiva *Blumeria graminis* je obligatni patogen koji prouzrokuje pepelnicu na travama i strnim žitima. Ova vrsta je kroz evoluciju razvila osam različitih *formae speciales* (f. sp.) koji pokazuju striktnu specijalizaciju za domaćina (Mains, 1934; Hardison, 1944; Moseman i sar., 1965; Oku i sar., 1985; Tosa, 1989; Czembor i sar., 2010, 2011, 2012): višegodišnje trave *Dactylis* spp., *Agropyron* spp., *Poa* spp. i *Bromus* spp., kao i strna žita: pšenica, ječam, raž i ovas (Hardison, 1944).

Centar diverziteta različitih *formae speciales* vrste *B. graminis* preklapa se sa centrom porekla njihovog domaćina na Srednjem Istoku (Wyand i Brown, 2003). Međutim, dosadašnje studije ukazuju na to da je diverzitet različitih *formae speciales* evolutivnomlađi od diverziteta domaćina. Tip koevolucije kada je patogen evolutivno mlađi od domaćina je u engleskom poznat kao „host tracking”, za razliku od kospecijalizacije, gde se domaćin i patogen razvijaju istovremeno (Stukenbrock i McDonald, 2008).

Eshed i Wahl (1970) su istakli da sposobnost infekcije domaćina od strane *B. graminis* f. sp. nije ograničena na jednu jedinu vrstu, iako određena *formae speciales* retko izaziva infekciju izvan prirodnog domaćina (Tursumbaev, 1974; Ellis, 2006). Biljke inficirane neodgovarajućom *formae speciales* reaguju uginućem napadnute ćelije već tokom penetracije patogena ili ubrzo nakon formiranja vidljive haustorije (Olsen i sar., 2003).

## 2.2. Pepelnica pšenice

### 2.2.1. *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* – sistematika gljive

Pepelnica predstavlja jedno od najznačajnijih oboljenja pšenice širom sveta. Prouzrokovatelj ovog oboljenja je gljiva *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*B. graminis* f. sp. *tritici*).

Klasifikacija prouzrokovatelja pepelnice pšenice podrazumeva:

Carstvo: ***Fungi***

Tip: ***Ascomycota***

Podtip: ***Pezizomycotina***

Klasa: ***Leotiomyces***

Red: ***Erysiphales***

Familija: ***Erysiphaceae***

Rod: ***Blumeria***

Vrsta: ***Blumeria graminis*** ([www.cabi.org](http://www.cabi.org))

*B. graminis* je jedina vrsta roda *Blumeria*. Ranije su prouzrokovatelji pepelnice biljaka iz roda *Poaceae* svrstavani u rod *Erysiphales*. Prema Braun-u (1987), *B. graminis* se razlikuje od vrsta roda *Erysiphales* jer njen anamorf poseduje jedinstvene karakteristike, kao što su tip haustorija i sekundarna micelija sa čekinjastim hifama i loptastim izraštajima na konidioforama. Karakteristično je i da se struktura askusa gljiva roda *Blumeria* razlikuje od strukture gljiva roda *Erysiphales*. Takođe, molekularnim analizama je potvrđeno da se prouzrokovatelji pepelnice biljaka iz roda *Poaceae* genetički razlikuju od prouzrokovatelja pepelnice drugih rodova biljaka, a koji su svrstani u rod *Erysiphales* (Saenz i Taylor, 1999; Mori i sar., 2000; Braun i sar., 2002).

### 2.2.2. Ciklus razvoja i simptomi oboljenja

Ciklus razvoja gljive *B. graminis* f. sp. *tritici* podrazumeva bespolni i polni stadijum. U agroekološkim uslovima Srbije ovaj patogen uglavnom prezimljava micelijom, ređe kleistotecijama, te se primarne zaraze ostvaruju konidijama, a u manjoj meri askosporama. Karakteristični simptomi pepelnice se mogu uočiti u bilo kojoj fenofazi nakon nicanja useva, na svim nadzemnim biljnim delovima, ali se najčešće sreću na listovima u vidu belih pahuljastih pustula najpre pojedinačnih (slika 1), koje se vremenom spajaju u pepeljastu navlaku, te odatle i naziv ove bolesti (slika 2).

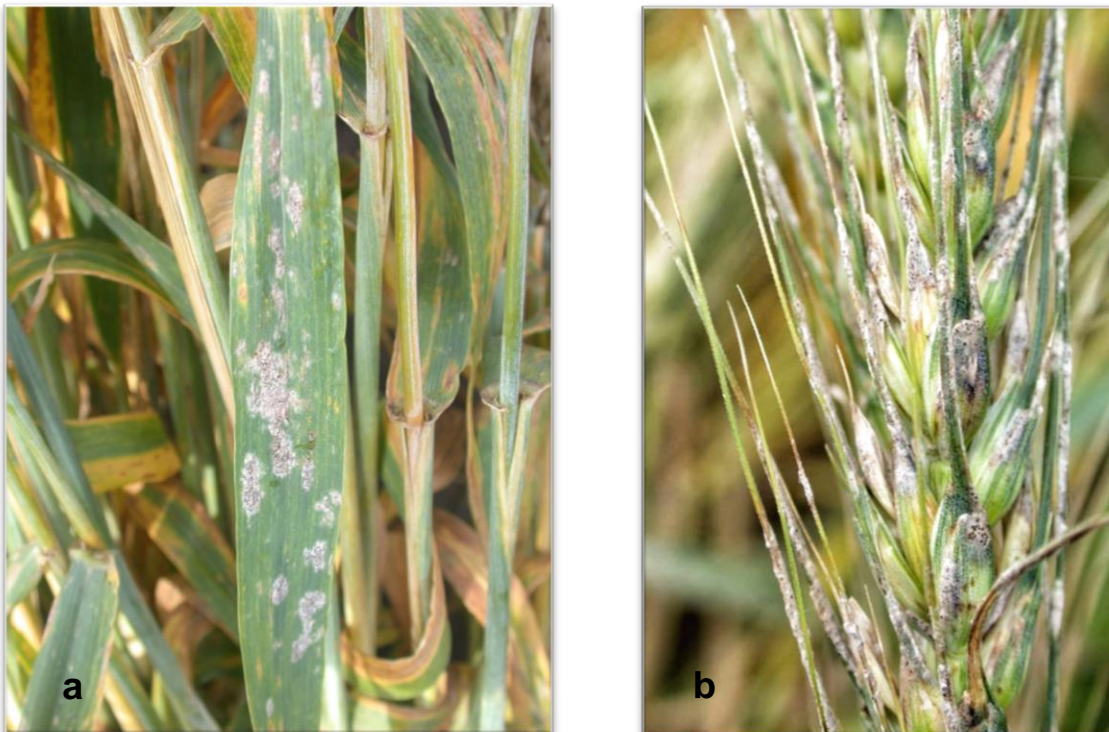


Slika 1. Pojedinačne pustule prouzrokovala pepelnice na listu pšenice (foto: R. Jevtić)



Slika 2. Simptom pepelnice na listovima pšenice (foto: R. Jevtić)

Spomenutu pepeljastu navlaku čini micelija gljive sa konidioforama i konidijama koje predstavljaju bespolni stadijum razvića ovog patogena. Konidije se šire putem vetra i ostvaruju sekundarne infekcije na listovima. Lisno tkivo sa suprotne strane pustule postaje najpre žuto, hlorotično i na kraju potpuno nekrotično, te dolazi do njegovog propadanja. Maksimalni razvoj ovaj patogen ostvaruje u fenofazama cvetanja i mlečne zrelosti (Stojanović, 2004). Pred kraj vegetacije u okviru pepeljaste navlake formiraju se crna okruglasta telašca, delimično uronjena u miceliju. Ova telašca predstavljaju plodnosna tela – kleistotecije (slika 3a i 3b), kojima gljiva preživljava prilikom nepovoljnih uslova spoljašne sredine. U okviru kleistotecija stvaraju se askusi sa askosporama (polni stadijum razvića) koje sazrevaju krajem leta i inficiraju samonikle biljke ili biljke ozimih useva, na kojima se zatim obrazuje micelija kojom patogen najčešće prezimljava.



Slika 3. Kleistotecije prouzrokovala pepelnice na a) listu i b) klasu pšenice (foto: R. Jevtić)

Prouzrokovaju pepelnice odgovaraju topliji vremenski uslovi i uslovi povišene vlage. Najbolje sporuliše pri visokoj relativnoj vlažnosti vazduha (>95%), i u temperaturnom opsegu od 10 do 22°C. Razvoj bolesti opada veoma brzo na temperaturama iznad 25°C (Wiese, 1987). Pri povoljnim uslovima za razvoj, prouzrokovatelj pepelnice ponovi bespolni ciklus na svakih 7-10 dana u toku vegetacije (Wiese, 1987), te broj bespolnih, konidijalnih generacija u toku godine može da bude značajan. U istraživanjima Smiljaković (1966) broj konidijalnih generacija prouzrokovatelja pepelnice na teritoriji Srbije iznosio je do 18. S obzirom na činjenicu da su kod svake generacije mogući mutageni procesi, genetička varijabilnost ovog patogena umnogome je određena bespolnim razmnožavanjem.

### 2.2.3. Gubici u prinosu i mere kontrole

*B. graminis* f. sp. *tritici* ostvaruje zarazu na svim biljnim delovima iznad površine zemlje. Javlja se hronično, te se i gubici u prinosu pšenice javljaju svake godine i ukupna šteta nije zanemarljiva.

Na teritoriji Srbije patogen *B. graminis* f. sp. *tritici* nije pričinjavao ozbiljne štete sve do 1959. godine, jer se pojavljivao sporadično i samo na donjim listovima biljaka. Smiljaković (1966) ističe da su na pojavu pepelnice u epifitotičnim razmerama od presudnog značaja bili introdukcija visokorodnih sorti koje su u proizvodnim uslovima Srbije ispoljile maksimalnu osetljivost, zatim upotreba većih količina mineralnih đubriva (naročito azotnih) i povoljni vremenski uslovi. Prema podacima Smiljaković (1962) prouzrokovatelj pepelnice smanjuje prinos zrna prosečno za 17%, dok Nikolić (1965) i Kišpatić (1980) navode gubitke u prinosu od preko 40%. Stojanović i Stojanović (1989) iznose da najveći gubici nastaju u slučaju jače zaraze lista zastavičara. Pri veštačkim inokulacijama i različitim nivoima ishrane Stojanović i Stojanović (1989) su utvrdili prosečno smanjenje prinosa od 56,1%.

Procene gubitaka u prinosu pšenice usled pojave pepelnice vrše se redovno i na globalnom nivou. Pri slaboj zarazi gubici se kreću u rangu od 13-34%, dok pri ozbiljnijim napadima u polju zabeleženi gubici iznose od 50%, pa čak do 100% (Alam i sar., 2013; Li i sar., 2011; Zhang i sar., 2008). Na teritoriji SAD-a utvrđeni su gubici u prinosu u rangu od 12-45% (Fried i sar., 1981; Lipps i Madden, 1988; Leath i Bowen, 1989; Leath i Heun, 1990), dok su u Kanadi na veoma osetljivim sortama bez upotrebe fungicida zabeleženi gubici u prinosu do 20% (Conner i sar., 2003). Tokom poslednje dekade u Kini godišnje preko šest miliona hektara bude zahvaćeno ovim patogenom ([www.agri.gov.cn](http://www.agri.gov.cn)).

Za uspešnu proizvodnju pšenice kontrola ovog patogena je veoma značajna. Najefikasniju meru kontrole pored primene fungicida, predstavlja oplemenjivanje pšenice na otpornost prema prouzrokovaču pepelnice, odnosno stvaranje otpornih genotipova pšenice. Do sada je utvrđeno više od 78 gena ili alela za otpornost pšenice prema prouzrokovaču pepelnice na 50 lokusa pšenice, koji su identifikovani i mapirani na različitim hromozomima (McIntosh i sar., 2013). Ovi geni se označavaju kao *Pm* geni (*Pm1– Pm50*) (pepelnica, eng. Powdery mildew). Njihovi izvori su divlji srodnici, autohtone vrste i sorte obične pšenice (Chen i Chelkowski 1999; Zeller i sar., 2002; Perugini, 2007; Xue i sar., 2009; Xue i sar., 2012). Nažalost, saznanja o tome koji *Pm* geni su prisutni u sortama pšenice su oskudna i nepotpuna.

Agrotehničke mere mogu značajno da utiču na intenzitet zaraze useva prouzrokovačem pepelnice. Za ovo oboljenje je karakterističan i naziv „aristokratska bolest“, što ukazuje da je pepelnica oboljenje bogatih useva. Setva veće količine semena od optimalne za određenu sortu pšenice daje gušći biljni sklop, a u okviru ovakvog sklopa mikroklimat koji je pogodan za razvoj i širenje ovog oboljenja. Isti rezultat postiže se i upotrebom veće količine azotnog đubriva, te izbalansirana ishrana useva predstavlja bitnu meru kontrole.

U našim agroekološkim uslovima zaoravanje žetvenih ostataka koje se postiže konvencionalnom obradom zemljišta nije od velikog značaja za kontrolu prouzrokovača pepelnice, s obzirom da je u pitanju obligatni parazit za čiji

opstanak je neophodno živo tkivo domaćina. *B. graminis* f. sp. *tritici* uglavnom prezimljava micelijom na samoniklim biljkama ili ozimim usevima, i uništavanje samoniklih biljaka predstavlja važnu meru koja doprinosi smanjenju zaraze novoposejanih useva pšenice.

Hemijska zaštita useva se preporučuje onda kada se preventivnim merama (otpornost sorti i agrotehnika) ne postignu zadovoljavajući rezultati. Na našem tržištu postoji veliki broj preparata-fungicida za suzbijanje prouzrokovača pepelnice, ali za njihovu efikasnu primenu od suštinskog je značaja blagovremena i adekvatna primena, kao i pridržavanje principa koje prepisuje FRAC (<http://www.frac.info>).

#### **2.2.4. Virulentnost populacije *B. graminis* f. sp. *tritici***

Uspešno oplemenjivanje pšenice na otpornost prema prouzrokovaču pepelnice se zasniva na proučavanju strukture virulentnosti populacije ovog patogena i praćenju promena u istoj. U Srbiji se ova istraživanja sprovode od 1961. godine (Smiljaković, 1966), kada se vršila identifikacija fizioloških rasa, pa sve do danas. Koncept rasa se zasnivao na otpornosti sorti, a ne na poznavanju gena koji su odgovorni za otpornost, te se nije mogla utvrditi ni genetska osnova virulentnosti patogena (Stojanović i Ponoš, 1990). Od ranih 70-tih, konvencionalna ispitivanja fizioloških rasa unapređena su proučavanjem strukture virulentnosti populacije patogena tj. utvrđivanjem virulentnih genotipova (Stojanović i Ponoš, 1988, 1990) koje se bazira na interakciji gena za otpornost i osetljivost po Florovoj teoriji „gen za gen“ (Flor, 1955). Prema pomenutoj teoriji za svaki gen za otpornost u domaćinu postoji odgovarajući gen za virulentnost u patogenu. Na osnovu poznatih gena za otpornost mogu se identifikovati nepoznati geni za virulentnost. Utvrđivanje virulentnih genotipova patogena je prikladniji metod praćenja populacije prouzrokovača pepelnice od identifikacije fizioloških rasa, jer

prepoznaje „individue”, odnosno svaki specifični virulentni genotip koji je efemeran i ne mora da postoji direktna veza između potomaka „individua” koje poseduju isti virulentni genotip (Parks i sar., 2008).

Proučavajući fiziološke rase na teritoriji nekadašnje Jugoslavije, Kostić i Pribaković (1981) su utvrdili da najveći broj rasa poseduje dva do tri virulentna gena. Stojanović i sar. (1991) su ispitujući populaciju prouzrokovala pepelnice 1988. godine utvrdili da u populaciji preovladavaju patotipovi sa 4-7 gena, a već naredne godine broj virulentnih gena se povećao na 5-8. U ovom periodu u jugoistočnom delu nekadašnje Jugoslavije najveću frekvenciju virulentnosti imali su geni virulentni prema *Pm1*, *Pm2*, *Pm3a*, *Pm5*, *Pm6* i *Pm8* genima za otpornost pšenice.

Jevtić (1993) u proučavanju polne i bespolne populacije prouzrokovala pepelnice dolazi do zaključka da se populacija ovog patogena sastoji iz velikog broja kompleksnih genotipova kao i da većina *Pm* gena pšenice korišćenih za analizu populacije ima slabu efikasnost. Kompleksni genotipovi sa po 8-11 virulentnih gena utvrđeni su u populaciji pepelnice 1996. godine (Jevtić i sar., 1996), i sa 8-14 virulentnih gena 1998. godine (Jevtić i Stojanović, 1998). U navedenom periodu najvišu frekvenciju virulentnosti imali su geni *V2+*, *V3a*, *V3c*, *V5*, *V6*, *V7*, *V8*, dok su najnižu imali geni *V4a*, *V4b*, *Vd* i kombinacija gena *V2+6*, *V5+6*, *V2+4b+6*. Velika varijabilnost prouzrokovala pepelnice na području Srbije utvrđena je i u novijim istraživanjima (Jevtić i sar., 2009, 2012).

Brojna istraživanja virulentnosti populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* sprovode se iz godine u godinu -kontinuirano u Evropi (Wolfe i Schwarzbach, 1978; Heun, 1987; Limpert, 1987; Felsenstein i sar., 1991; Slovakova, 2004; itd.), SAD-u (Leath i Murphy, 1985; Namuco, 1987; Niewoehner i Leath, 1998; Persaud i Lipps, 1995; Parks i sar., 2008; Cowger i sar., 2015, 2016), Kini (Yu, 2000; Chi i sar., 2007; Zhu i sar., 2012; Zeng i sar., 2014) i Australiji (Golzar i sar., 2016).

Prateći populaciju centralne Evrope (Austrija, Slovačka, Češka Republika, Mađarska) u periodu od 1993. do 1996. godine, Švec i sar. (1998) su utvrdili da se populacija pepelnice razlikuje od države do države, mada se može utvrditi izvesna



tendencija: kontinuirano opadanje frekvencije virulentnosti prema genima *Pm4a* i *Pm4b* od istoka ka zapadu i od severa ka jugu. Takođe je utvrđeno da je populacija prouzrokovala pepelnice u svim zemljama virulentna prema genima *Pm5*, *Pm6*, *Pm8* i *Mli*. Geni, odnosno kombinacija gena koja je u ispitivanom periodu na ovom području osiguravala efikasnu otpornost pšenice prema prouzrokovala pepelnice je *Pm3b*, *Pm2+Mld* i *Pm1+2+9*.

U istraživanjima Lilemo i sar. (2010) utvrđeno je da je najfrekventnije bilo prisustvo *Pm8* gena za otpornost, zatim *Pm5a*, *Pm3d*, *Pm3f*, *Pm3b* i *Pm2* na teritoriji Norveške.

Babayants i sar. (2015) su u desetogodišnjim istraživanjima (2004-2013. godine) na teritoriji Ukrajine utvrdili da većina gena patogena ispoljava visoku frekvenciju virulentnosti prema *Pm* genima pšenice. Geni *Pm4a+* i *Pm17* su ispoljili zadovoljavajuć nivo efikasnosti u poljskim uslovima.

Istraživanja u Mađarskoj u periodu od 1971. do 1999. godine ukazala su da je najveći broj izolata *B. graminis* f. sp. *tritici* virulentno prema većini gena za otpornost pšenice prema ovom patogenu (Szunics i sar., 2001). U pomenutom istraživanju utvrđeno je da je kompletna otpornost obezbeđena genom *Pm4a*, dok je parcijalna genima *Pm2+Mld*, *Pm4b+* i *Pm1+2+9*.

Visoka efikasnost gena za otpornost *Pm7*, *Pm3b*, *Pm3c* i *Pm1+2+9* utvrđena je u periodu 2004-2006. godine, od strane Iliev (2011) na teritoriji Bugarske.

Costamilan (2005) je u istraživanjima populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* na teritoriji Brazila utvrdio potpunu efikasnost samo jednog gena pšenice (*Pm4a+*...) prema svim utvrđenim izolatima patogena iz populacije. Takođe je utvrdio i visoku efikasnost *Pm6* gena, kao i potpunu neefikasnost gena *Pm3* i *Pm8*.

Na području istočnog SAD-a virulentnost populacije prouzrokovala pepelnice ispitivali su Parks i sar. (2008) tokom 2003. i 2005. godine. Ovi autori su utvrdili značajne razlike između virulentnosti pojedinačnih *Pm* gena u zavisnosti od lokaliteta. U obe godine virulentnost gena patogena prema genima pšenice *Pm3a*, *Pm3c*, *Pm5a* i *Pm7* je uočena kod više od 90% izolata, dok je virulentnost prema

*Pm1a*, *Pm16*, *Pm17* i *Pm25* utvrđena kod manje od 10% izolata. Isti autori su utvrdili da se genetička različitost subpopulacije ovog patogena značajno povećava sa povećanjem geografske udaljenosti. Kao moguć razlog tome navode dominaciju sorti pšenice sa različitim *Pm* genima u različitim regionima gajenja, kao i ograničenu putanju gena u populaciji patogena. S druge strane, u istraživanjima populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u Slovačkoj (Slovakova i sar., 2004), nije utvrđena značajna korelacija između genetičke i geografske udaljenosti. Navedeni autori su takođe došli do zaključka da geografske barijere kao što su planine nemaju značajnu ulogu u sprečavanju širenja spora patogena.

Prema novijim istraživanjima na teritoriji SAD-a (Cowger i sar., 2015) geni *Pm1a*, *Pm1b*, *Pm4b*, *Pm16* i *Pm36* su najefikasniji za otpornost prema prouzrokovaču pepelnice. Većina drugih *Pm* gena sa brojevima ispod 25 su izgubili efikasnost.

Visok nivo diverziteta u okviru populacije pepelnice Kine, kao i visok nivo korelacije genetičke srodnosti sa geografskom udaljenošću utvrdili su Zeng i sar. (2014). Frekvencija virulentnosti pojedinih gena u njihovom istraživanju je varirala od 0,0 do 97,4%. Nijedan izolat nije bio virulentan prema diferencijalnoj sorti koja poseduje gen *Pm21*. S druge strane, najmanje 56% izolata je bilo virulentno prema genima *Pm1a*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm3f*, *Pm5a*, *Pm6* i *Pm8*, dok je preko 84,0% njih bilo virulentno prema *Pm5a* i *Pm6*.

Zhu i sar. (2012) su vršili monitoring populacije prouzrokovača pepelnice u Severoistočnoj Kini u periodu od 2004. do 2010. godine. Prema njihovim istraživanjima, populacija se menjala tokom tri ispitivana perioda 2004-2006., 2007. i 2008-2010. godine. Ovi autori su utvrdili dominaciju različitih patotipova tokom pomenuta tri perioda. Iako su različiti patotipovi bili prisutni u svakom periodu, virulentnost prema *Pm2*, *Pm4b*, *Pm2+6*, *Pm4+8*, *Pm12*, *Pm16*, *Pm18*, *Pm21*, *Pm22* i *Pm23* se javljala u relativno niskoj frekvenciji od 0,0 do 26,5%.

Istraživanja na teritoriji Irana (od 2009. do 2010. godine) su ukazala na visoku frekvenciju virulentnosti populacije prouzrokovača pepelnice prema genima *Pm1*, *Pm2*, *Pm4a*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8* i *Pm9*, i veoma nisku prema genima

*Pm3a*, *Pm3c*, *Pm4a* i *Pm2+6* (Elyasi-Gomari i Lesovaya, 2012). Geni *Pm1+2+9* i *Pm2+4b+8* su pokrivali otpornost pšenice u svim regionima Irana.

Istraživanja u Maroku (Imani i sar., 2002) su ukazala na virulentnost populacije prouzrokovača pepelnice prema genima *Pm1*, *Pm3c*, *Pm3f*, *Pm4a*, *Pm5* i *Pm7* u svim ispitivanim regionima tokom 1999. i 2000. godine. Uočeno je da se virulentnost prema *Pm8* značajno povećala, dok se prema *Pm4a* značajno smanjila. Ova istraživanja su, takođe, ukazala na kompleksnost i visoku varijabilnost populacije prouzrokovača pepelnice, te da strategija u oplemenjivanju pšenice treba da uzme to u obzir.

U istraživanjima iz 2013. i 2014. godine (El-Shamy i sar., 2016), na teritoriji Egipta, nije utvrđena virulentnost *B. graminis* f. sp. *tritici* prema genima *Pm3d*, *Pm12*, *Pm16*, *Pm24*, *Pm35*, *Pm36* i *Pm37*. Virulentnost prema *Pm2*, *Pm4a* i *Pm6* je bila niska, dok je visoka virulentnost utvrđena prema genima *Pm1a*, *Pm3a*, *Pm3c*, *Pm3f*, *Pm5a*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9* i *Pm17*. Sve testirane sorte koje se gaje komercijalno na teritoriji Egipta ispoljile su osetljivost prema datom patogenu u uslovima prirodne infekcije.

Prateći populaciju prouzrokovača pepelnice na području zapadne Australije u periodu 2011-2014. godine, Golzar i sar.(2016) su utvrdili efikasnost gena *Pm2*, *Pm3a*, *Pm3e*, *Pm4a*, *Pm13* i *Pm27*.

Promena u selekcionom pritisku usled široke upotrebe novootkrivenih gena za otpornost može veoma brzo da promeni frekvenciju virulentnosti postojeće populacije prouzrokovača pepelnice, potencijalno dovodeći gubitka otpornosti kao što je uočeno u istočnom delu SAD-a kod sorte Roane u kasnim devedesetim godinama (Parks i sar., 2008). Iz navedenih razloga, periodične obimne analize frekvencije virulentnosti populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* su neophodne kako bi se utvrdile promene u virulentnosti, genetički diverzitet, kao i geografska distribucija određene patogene populacije. Ovaj tip istraživanja veoma je bitan faktor sa stanovišta selekcije izvora otpornosti oplemenjivačkog programa pšenice (Niewoehner i Leath, 1998).

## **2.3. Otpornost pšenice prema pepelnici**

U prirodi postoji konstantna borba između napada parazita i odbrane domaćina, što rezultira u izvanrednoj koevoluciji (Ehrlich i Raven, 1964; Thompson, 1994). U evolutivnom smislu svi tipovi otpornosti su prolazni.

Dva osnovna tipa otpornosti pšenice prema pepelnici su rasno specifična i parcijalna otpornost.

### **2.3.1. Rasno specifična otpornost**

Rasno specifična otpornost je po definiciji otpornost jedne sorte prema nekim fiziološkim rasama patogena, dok je prema drugim rasama istog patogena data sorta neotporna. Van der Plank (1963) ovaj tip otpornosti naziva vertikalna otpornost. Perlevliet (1988) otpornost prema obligatnim parazitima deli na kompletnu i nekompletnu. Prema ovom autoru kompletna otpornost je rasno specifična. Ovaj tip otpornosti se sreće u literaturi kao vertikalna, kvalitativna, rasno specifična, specifična, major-gen, monogena, kompletna i prava otpornost (Vidhyasekaran, 2004).

Rasno specifična otpornost je određena sa jednim ili nekoliko major gena, te je ona monogene odnosno oligogene prirode. Major geni imaju jak pojedinačan efekat i deluju po Flor-ovom (1955) gen-za-gen konceptu sa avirulentnim genima patogena. Mnogi od njih su parcijalno dominantni, dok neki imaju potpuno dominantni efekat.

Tačan model delovanja rasno specifične otpornosti nije poznat, ali dosadašnja saznanja ukazuju da rasno specifični geni imaju dve nezavisne funkcije (Keen, 1990; Jørgensen, 1991): jedna je prepoznavanje produkata avirulentnih gena patogena (kvalitativna funkcija), a druga je aktivacija i regulacija gena odgovornih za odbrambenu reakciju biljke (kvantitativna funkcija). Geni odgovorni za odbrambenu reakciju biljke kodiraju i regulišu biohemijske procese u

biljci kao što su akumulacija fenolnih jedinjenja, fitoaleksina, lignin-specifičnih supstanci, hidrolitičkih enzima, patogen bliskih proteina itd. u napadnutoj ćeliji domaćina (Bryngelsson i Collinge, 1991; Graham i Graham, 1991), koji dalje uzrokuju hipersenzitivnu reakciju tj. uginuće ćelija. S obzirom da je prouzrokovač pepelnice obligatni parazit, izumire s uginućem ćelija. Neki geni za otpornost utiču na brzu pojavu hipersenzitivne reakcije, 12-18h nakon ostvarenja infekcije, i samo individualne epidermalne ćelije ginu. U tom slučaju, lišće ostaje zeleno, jer uginule, pojedinačne epidermalne ćelije ne mogu da se vide golim okom. Nasuprot tome, drugi geni za otpornost izazivaju kasniju reakciju na infekciju (3-4 dana nakon ostvarenja infekcije). Do tada su mnoge epidermalne ćelije zahvaćene i izumiru zajedno sa zahvaćenim ćelijama mezofila. Na tim mestima se pojavljuju nekrotične pege.

Veoma je teško, gotovo nemoguće postići otpornost prema svim fiziološkim rasama patogena, te se oplemenjivanje vrši u pravcu unošenja gena otpornosti prema fiziološkim rasama koje su prevalentne u određenom prostoru i vremenu. S obzirom da je u slučaju vrste *B. graminis* koncept rasa zamenjen utvrđivanjem virulentnih patotipova, oplemenjivanje pšenice usmereno je u pravcu stvaranja sorti sa genima koji obezbeđuju najviši stepen otpornosti prema populaciji patogena određenog područja. Kao što je već pomenuto, do sada je utvrđeno više od 78 gena ili alela za otpornost pšenice prema prouzrokovaču pepelnice na 50 lokusa pšenice. Međutim, većina ovih poznatih gena obično ima tkzv. „uspon i pad” ciklus (eng. 'boom i bust') (Todorovska i sar., 2009) i često se dešava da sorta kroz nekoliko godina izgubi otpornost i dolazi do novih epidemija. Brzo pucanje rasno specifične otpornosti prema pepelnici je dobro poznato kod strnih žita. Primer za to je gubitak otpornosti norveških sorti jare pšenice (Skinnes, 2002), kao i nemačkih sorti (Miedaner i Flath, 2007). Sorte sa kompletnom, rasno specifičnom otpornoću koju pokriva gen *Pm17* stvorene su i počele komercijalno da se gaje na teritoriji SAD-a 2002. godine (Bowman, 2004; Griffey i sar., 2005a; 2005b). Međutim, prema navodima Parks i sar. (2009) do proleća 2005. godine patotipovi prouzrokovača pepelnice sa nižim frekvencijama virulentnosti prema genu *Pm17*

utvrđeni su na teritoriji Alabame i Džordžije (SAD). Do 2009. godine, utvrđeni su i patotipovi patogena sa veoma visokim frekvencijama virulentnosti prema ovom genu za otpornost (Cowger i sar., 2009). Na teritoriji Nemačke neki još neidentifikovani rasno specifični geni su još uvek efikasni, dok je otpornost zasnovana na *Pm2*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm8* i svim njihovim kombinacijama neefikasna. Ova pojava, kako navode Felsenstein i Jaser (2005), je posledica široke proizvodnje sorti koje poseduju navedene gene za otpornost prema prouzrokovaču pepelnice.

Kao posledicu navedenog, McDonald i Linde (2002) svrstavaju prouzrokovača pepelnice u patogene visokog rizika.

Do gubitka otpornosti dolazi iz sledećih razloga:

- 1) Sorta otporna prema prevalentnim patotipovima vrši selekcionu pritisak na iste i njihova frekvencija u populaciji se smanjuje. Zatim dolazi do brzog širenja onih patotipova patogena koji poseduju podudarne gene za virulentnost prema genima za otpornost koje nosi sorta široko zastupljena u proizvodnji, a koji su bili procentualno slabo zastupljeni u prirodi. Tako dolazi do stvaranja novih prevalentnih rasa patogena i gubitka otpornosti domaćina (Jørgensen, 1993).
- 2) Do promene u populaciji patogena odnosno nastajanja novih prevalentnih patogena dolazi i usled mutacija gena. Svaka mutacija avirulentnih gena patogena dovodi do ne prepoznavanja od strane odgovarajućeg major gena za otpornost domaćina, te se obnavlja patogenost i dolazi do gubitka otpornosti. Mutacija može da varira od mutacije na nivou nukleotida (Joosten i sar., 1994) do kompletnih delecija avirulentnih gena (Joosten i de Wit, 1999). Činjenica da mutacije dovode do obnavljanja patogenosti je verovatno razlog što patogeni vrlo lako prevaziđu rasno specifičnu otpornost.
- 3) S obzirom na sposobnost seksualnog razmnožavanja datog patogena, izvor promene i pojave novih patotipova u populaciji leži i u seksualnoj rekombinaciji.

4) Za vrstu *B. graminis* je karakteristično i širenje na daljinu tkzv. LDD (eng. long distance dispersal). Iako su i konidije i askospore ovog patogena efemerne, pojedini autori su utvrdili visok potencijal ovog širenja, npr. od oko 650 km od Velike Britanije do Danske (Hermansen i sar., 1978; Wolfe i Schwarzbach, 1978). Ovaj tip migracije je neophodan za obligatne patogene kao što je prouzrokovatelj pepelnice čije preživljavanje potpuno zavisi od živog tkiva domaćina. LDD je veoma bitna strategija preživljavanja prouzrokovatelja pepelnice koja mu omogućava „kolonizaciju nove teritorije” veoma brzo (Brown i Hovmøller, 2002). Limpert i sar. (1999) su ukazali da spore putem vetra dostižu velike udaljenosti i omogućavaju ovom patogenu širenje čak i između kontinenata. Kao posledica ovakvog širenja dolazi do promene u populaciji patogena i gubitka nekada efikasne otpornosti sorte gajene na određenom području.

Iz navedenih razloga rasno specifičnom tipu otpornosti se pripisuje nestabilnost i kratkotrajnost.

### 2.3.2. Parcijalna otpornost

Ekstenzivna proizvodnja sorti pšenice koje poseduju jedan ili nekoliko *Pm* gena stvara jak selekcionarni pritisak na populaciju patogena *B. graminis* f. sp. *tritici*, dok obilna proizvodnja spora ovog patogena omogućava jak potencijal za mutacije virulentnosti. Kao rezultat navedenog dolazi do brze pojave velikog i narastajućeg broja adaptiranih, virulentnih izolata (Wolfe i Schwarzbach, 1978), te otpornost pšenice koja se zasniva na jednom ili svega nekoliko *Pm* gena postaje kratkotrajna (Lillie i sar., 2006). Više održiva alternativa je razvitak genotipova pšenice sa parcijalnom otpornošću.

Otpornost biljaka na patogene veoma varira u intenzitetu, od kompletne (potpuno odsustvo patogena) do umerene (veoma nizak intenzitet razvoja patogena). Varirajući nivo između kompletne otpornosti i kompletne osetljivosti

smatra se parcijalnom otpornošću (Kinane i Jones, 2001). Pojedini autori (Roberts i Caldwell, 1970) je nazivaju i nekompletna otpornost. Agrios (2005) iznosi da se ovaj tip otpornosti sreće u literaturi i kao rasno nespecifična, opšta, kvantitativna, poligenetska, otpornost u stadijumu odraslih biljaka, poljska ili dugotrajna otpornost, ali se ranije uglavnom nazivala horizontalna. Ipak ovi termini nisu potpuni sinonimi, pa tako parcijalna otpornost ponekad može da se utvrdi u stadijumu sjenaca (Bennett, 1981), ili otpornost u stadijumu odraslih biljaka nekad može biti i rasno specifična (Hsam i Zeller, 2002).

Parcijalna otpornost pšenice prema pepelnici je kvantitativne prirode određena sa više (poligena) ili manje (oligogena) aditivnih gena koji imaju slab pojedinačni, ali jak kumulativni efekat. Ovi geni se zovu minor geni, te se u literaturi sreće i naziv minor-gen otpornost (Vidhyasekaran, 2004). Takva otpornost je rasno nespecifična odnosno efikasna prema svim patotipovima jednog patogena, i kao takva ne potvrđuje Flor-ovu teoriju (1955) gen-za-gen odnosa parazita i domaćina.

Lokusi ovih gena su obično povezani u klastere i nazivaju se lokusi za kvantitativna svojstva (QTL). Do sada je opisano preko 20 ovih QTL-ova odgovornih za otpornost pšenice prema prouzrokovaču pepelnice (PmQTL) (McIntosh i sar. 2013).

Parcijalna otpornost se ispoljava kroz smanjen razvoj oboljenja domaćina. Može se sagledati kroz promenu jedne ili više komponenti (Kinane i Jones, 2000): produžen inkubacioni, odnosno latentni period, redukcija frekvencije infekcije, smanjenje dužine infektivnog perioda, redukcija veličine kolonija i produkcije spora.

Različiti stepeni ekspresije komponenti parcijalne otpornosti su otkriveni u različitim sortama (Newton, 1990). Sorte na kojima se javlja relativno nizak intenzitet zaraze, uprkos visokim frekvencijama virulentnosti u populaciji patogena poseduju dobar stepen parcijalne otpornosti i mogu da se koriste u programima selekcije kao koristan izvor otpornosti (Dreiseitl, 2007). Ovakve sorte vrše mali selekcionni pritisak na populaciju patogena, te se patogen nesmetano razvija u granicama koje ne pričinjavaju značajne štete usevu pšenice.



Iako je prednost parcijalne u odnosu na rasno specifičnu otpornost značajna, njena upotreba u oplemenjivačkim programima je ograničena. Glavni razlog toga je poligenetska priroda parcijalne otpornosti (Vale i sar., 2001). Iako mapiranje QTL-ova predstavlja moćnu tehniku za identifikaciju genotipova koji nose gene za parcijalnu otpornost, postoje i dalje problemi njihove primene u praksi, kao što su dugotrajni i skupi eksperimenti, ali i zavisnost QTL-ova od uticaja spoljašne sredine. Naime, QTL-ovi odgovorni za nivo otpornosti jednog genotipa pšenice prema prouzrokovacu pepelnice razlikuju se u zavisnosti od uslova spoljašne sredine karakteristične određeno područje (Bougot i sar., 2006; Tucker i sar., 2007). Smatra se da je QTL mapiranje, kao i bilo koje drugo istraživanje koje se zasniva na genetskoj osnovi dobro koliko i metod koji se zasniva na fenotipskoj oceni, a koji je neophodan za takva genetska istraživanja (Young, 1996).

Genotipovi sa značajno manjim intenzitetima zaraze od najosetljivijeg genotipa se smatraju parcijalno otporni. Nivo ovog tipa otpornosti u datom genotipu, međutim, možda nije dovoljan za kontrolu datog patogena. Iz tih razloga, genotipovi koji se značajno ne razlikuju od otporne kontrole odabiraju se za dalje oplemenjivanje (Bayles i Priestley, 1982).

Mnogi genotipovi različitih biljnih vrsta sa genima za parcijalnu otpornost su identifikovani i koriste se u oplemenjivanju. Krajem 2001. godine u CIMMYT-u (The International Maize i Wheat Improvement Center) je započet rad na identifikaciji parcijalne otpornosti pšenice prema pepelnici baziran na internacionalnim podacima sa 64 lokaliteta širom sveta. Odabirane su linije koje nisu pokazivale potpunu otpornost niti visoku osetljivost ni u jednom lokalitetu, i grupa od 50 visoko prinoshnih linija je odabrana za dalja testiranja u nekoliko lokaliteta za koje su karakteristične epifitocije pepelnice. Linije Milan, Dulus, Filin i Filin/Milan su potvrdile zadovoljavajući stepen parcijalne otpornosti na pepelnicu, i danas predstavljaju osnov za dalje oplemenjivanje (Lillieemo i sar., 2004). CIMMYT-ova hlebna sorta Saar je pokazala visok stepen parcijalne otpornosti na pepelnicu u poljskim ogledima u Evropi, Aziji i južnoj Americi i predstavlja vredan izvor otpornosti za oplemenjivanje pšenice.

Poljska ispitivanja u uslovima prirodne zaraze ili inokulacija biljaka sa mešanom populacijom patogena se obično primenjuje prilikom ispitivanja parcijalne otpornosti u stadijumu odraslih biljaka. Međutim, često je veoma teško utvrditi parcijalnu otpornost u takvim eksperimentima bez prethodnog znanja o postojanju rasno specifičnih gena u testiranim linijama pšenice. Ukoliko je frekvencija virulentnosti populacije patogena koja odgovara rasno specifičnim genima određene sorte ili linije pšenice niska za dato područje, to može takođe da rezultira u delimičnoj, parcijalnoj infekciji. Iz tih razloga, saznanja o virulentnim genima populacije prouzrokovala pepelnice su neophodna kako bi se izborili sa ovim zbunjujućim efektima.

### 3. Cilj istraživanja

Pepelnica pšenice se javlja u svim proizvodnim područjima teritorije Srbije. S obzirom na visok potencijal adaptabilnosti i promena u populaciji ovog patogena, cilj istraživanja je utvrđivanje strukture virulentnosti populacije patogena *B. graminis* f. sp. *tritici* koja potiče sa teritorije Srbije, kao i dinamike njene promene tokom godina. Takođe, istraživanja imaju za cilj i određivanje otpornosti genotipova pšenice koja je uslovljena promenom populacije patogena.

Na osnovu navedenog osnovi ciljevi istraživanja su:

1. Ispitati biodiverzitet patogena i strukturu virulentnosti polne i bespolne populacije pomoću diferencijalnog seta koji se sastoji od izogenih sorti i linija pšenice sa 20 poznatih *Pm* gena za otpornost pšenice prema prouzrokovaču pepelnice;
2. Utvrditi genetičku sličnost populacije izolata koji potiču sa sedam lokaliteta u četiri istraživačke godine, kao i korelaciju između genetičke i geografske udaljenosti;
3. Utvrditi moguće veze između 20 lokusa za virulentnost izolata patogena koji odgovaraju određenim *Pm* genima za otpornost pšenice;
4. Utvrditi frekvenciju virulentnosti gena patogena i njihov trend promene u periodu od 24 godine;
5. Ispitati otpornost genotipova i komercijalnih sorti pšenice prema prouzrokovaču pepelnice.

## 4. Radna hipoteza

*B. graminis* f. sp. *tritici* se javlja u svim proizvodnim područjima Srbije, svake godine, u slabijem ili jačem intenzitetu. Smatra se visoko rizičnim patogenom zbog značajnog potencijala za adaptabilnost i promenu u virulentnosti populacije, te se u ovom radu polazi od hipoteze da je tokom istraživačkog perioda došlo do promene u virulentnosti populacije, odnosno u virulentnosti pojedinih gena ovog patogena. S obzirom na izneto, očekivano je i da će se utvrditi promena u dominantnim patotipovima, kao i u kompleksnosti populacije.

Genetička sličnost populacije prouzrokovala pepelnice utvrdiće se za ispitivani period. Takođe, biće utvrđena i geografska sličnost populacije na osnovu ispitivanja iste u sedam lokaliteta Srbije, a dalje će se utvrditi i korelacija između genetičke i geografske sličnosti. Smatra se da će ova korelacija biti niska, s obzirom na visok potencijal ispitivanog patogena za širenje na duge distance, a da teritorija Srbije obuhvata relativno malu površinu.

Utvrđivanje strukture virulentnosti polne i bespolne populacije daće uvid u sličnost odnosno različitost istih i utvrđivanjem korelacije između njih ukazaće na njihovu povezanost.

Testiranjem otpornosti komercijalnih sorti, ali i genotipova pšenice prema prouzrokovala pepelnice utvrdiće se potencijalno postojanje rasno specifičnih gena u njima, i/ili njihov potencijal za parcijalnu otpornost. Ovi rezultati daće uvid u rizik gajenja ispitanih sorti, kao i mogućnost pojave epidemije *B. graminis* f. sp. *tritici* u agroklimatskim uslovima koji bi pogodovali razvoju ove gljive.

Takođe, rezultati ovih istraživanja usmeriće selekciju pšenice u pravcu izbora efikasnih gena za otpornost prema patogenu *B. graminis* f. sp. *tritici*.

## **5. Materijal i metod rada**

### **5.1. Proučavanje strukture virulentnosti polne populacije prouzrokovača pepelnice u periodu od 2010. do 2013. godine**

Ispitivanje strukture virulentnosti polne populacije prouzrokovača pepelnice pšenice vršeno je tokom četiri godine (2010., 2011., 2012. i 2013. godine). Uzorci listova pšenice sa kleistotecijama patogena prikupljeni su krajem vegetacije useva pšenice (BBCH 92-99) u lokalitetima Rimski Šančevi, Despotovo, Čortanovci, Sremska Mitrovica, Sombor, Crepaja i Aleksinac. Do početka rada uzorci su čuvani u papirnim kesama u frižideru na temperaturi od +4°C. Umnožavanje inokuluma je vršeno na sorti Barbee koja ispoljava osetljiv tip reakcije prema prouzrokovaču pepelnice. Osam do deset dana nakon setve u keramičke saksije, biljke sa razvijena dva lista se smeštaju pod fenjerska stakla. Na vlažnu filter hartiju unutar poklopca Petri kutije izdvaja se po 200 kleistotecija jednog izolata patogena pomoću sterilne igle i lupe, sa svakog lokaliteta posebno. Poklopac Petri kutije stavlja se na vrh fenjerskog stakla (slika 4). Biljke se dalje gaje u stakleniku u kontrolisanim uslovima vlage i temperature, pod prirodnim osvetljenjem. Svakodnevno se vrši vlaženje filter hartije kako bi došlo do bubrenja kleistotecija i oslobađanja askusa i askospora patogena. Nakon 7 do 10 dana dolazi do pojave prvih simptoma koga čine beličaste pustule prouzrokovača pepelnice. Po pojavi pustula vrši se dalje umnožavanje inokuluma natresanjem konidija sa zaraženih na zdrave listove biljke u četiri ponavljanja. Kako bi se sprečilo mešanje izolata, sejanci pšenice na koje je nanet inokulum jednog izolata se uzgajaju pod celuloidnim cilindrima sa platnenim kapama na vrhu (slika 5).



Slika 4. Zasnivanje osnovnih izolata (foto: R. Jevtić)



Slika 5. Izolacija izolata pomoću celuloidnih cilindara (foto: R. Jevtić)

Umnoženim izolatima se dalje inokuliše diferencijalni set pšenice koga čine izogene sorte i linije sa poznatim genima za otpornost prema pepelnici (slika 6, tabela 1). Reakcija diferencijalnog seta pšenice je ocenjivana 10 dana posle inokulacije prema skali 0-9 (Moseman i sar., 1984) gde ocene predstavljaju infekcione tipove:

- 1- zdrav list;
- 2-pojava nekrotičnih ili hlorotičnih pega, bez fruktifikacije patogena;
- 3-sitne pustule, pojava nekrotičnih ili hlorotičnih pega;
- 4-male pustule, pojava nekrotičnih ili hlorotičnih pega;
- 5-međutip;
- 6-pustule srednje veličine, pojava hloroze;
- 7-jači napad, bez nekrotičnih ili hlorotičnih pega;
- 8-jak napad, bez nekrotičnih ili hlorotičnih pega;
- 9-vrlo jak napad i krupne pustule, bez nekrotičnih ili hlorotičnih pega.



Slika 6. Diferencijalni set pšenice (foto: R. Jevtić)

Prema navedenoj skali infektivni tipovi 0-3 predstavljaju visoku otpornost, 4-6 otpornost i 7-9 osetljivost.

Utvrđivanje virulentnih gena prisutnih u populaciji *B. graminis* f. sp. *tritici* izvršeno je na osnovu Florove hipoteze gen-za-gen (1955) gde svakom genu za otpornost domaćina odgovara gen za virulentnost patogena. Osetljivost izogene sorte ili linije koja nosi poznat gen za otpornost (*Pm* gen) ukazuje na prisustvo odgovarajućeg gena za virulentnost patogena datog izolata.

Za svaki virulentni gen, u svim lokalitetima i svim godinama, utvrđene su frekvencije virulentnosti na osnovu proporcije izolata koji uzrokuju osetljiv tip reakcije izogene sorte ili linije (ocena 7-9). Virulentni geni su na osnovu frekvencija kategorisani u tri grupe (Felsenstein i Jaser, 2000). Prvu grupu čine geni sa niskim frekvencijama, nižim od 20%, drugu geni sa umerenim frekvencijama od 20 do 50%, dok treću grupu čine geni sa visokom frekvencijom od preko 50%.

Takođe, na osnovu reakcije sejanaca diferencijalnog seta (osetljivo/otporno), dobijene su formule virulentnosti i utvrđena je struktura virulentnosti polne populacije prouzrokovala pepelnice po metodi Namuco i sar. (1987). Izolati sa istom formulom virulentnosti su grupisani zajedno i čine jedan patotip.

Pored frekvencije virulentnosti, određen je još jedan parametar populacije-kompleksnost virulentnosti izolata polne populacije prouzrokovala pepelnice. Kompleksnost virulentnosti izolata određuje se brojem virulentnih gena izolata na osnovu strukture virulentnosti na dati diferencijalni set i daje uvid u mogućnost izolata da prevaziđe gene za otpornost domaćina. Na osnovu reakcije diferencijalnog seta kompleksnost virulentnosti izolata može biti od 1 do 20 (koliko ima gena, odnosno sorti ili linija diferencijalnog seta).



Tabela 1. Izogene sorte i linije sa poznatim genima za otpornost prema pepelnici

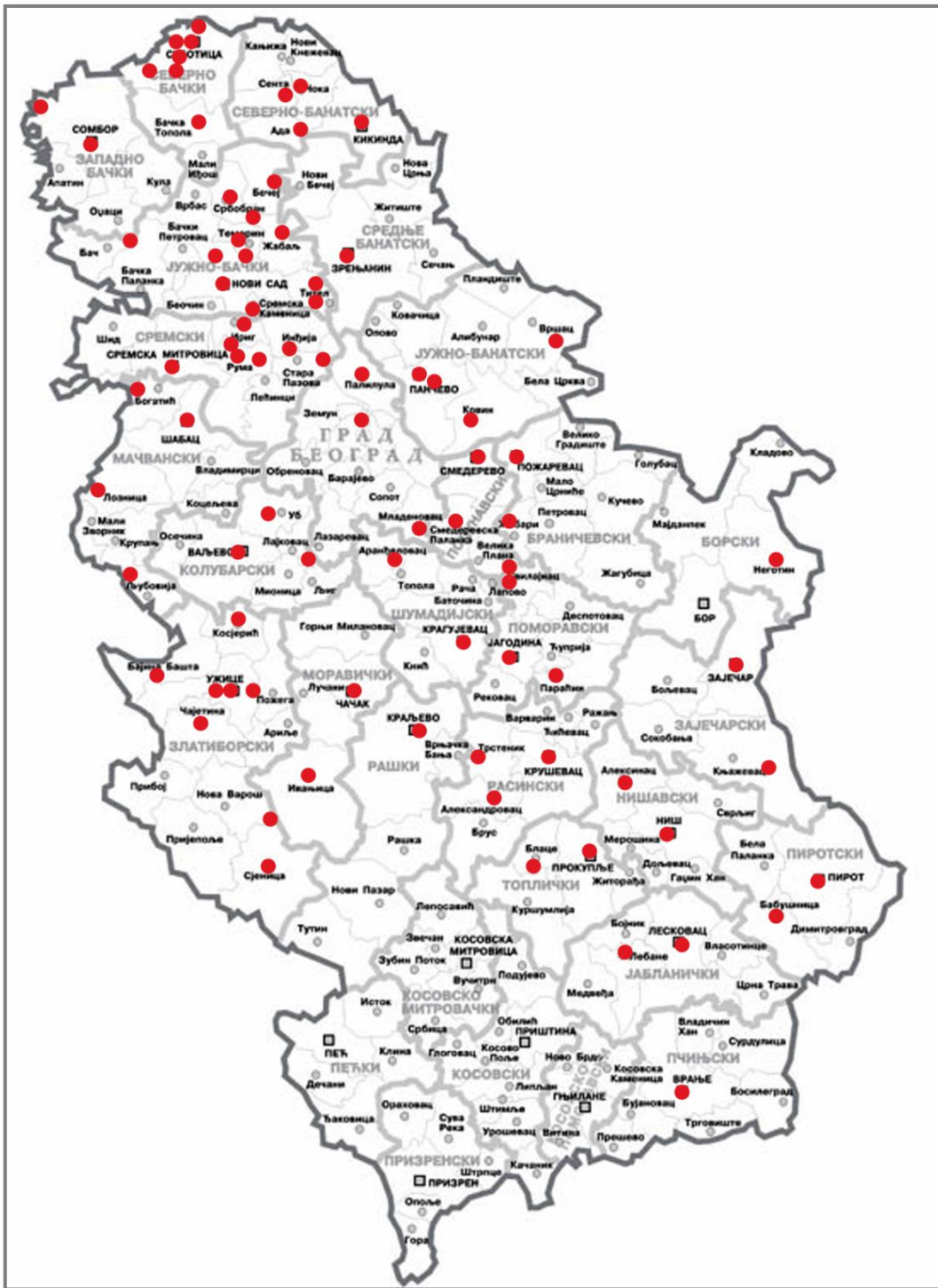
Redni broj	Izogene sorte ili linije	CI*	Geni za otpornost	Lokacija gena	Odgovarajuća virulentnost
1.	Axminster/ <sup>8</sup> Cc	14114	<i>Pm1</i>	7AL	V-1
2.	Ulka/ <sup>8</sup> Cc	14118	<i>Pm2</i>	5DS	V-2
3.	Idaed 59B/ <sup>8</sup> Cc	14119	<i>Pm2+</i>	5DS	V-2+
4.	Asosan/ <sup>8</sup> Cc	14120	<i>Pm3a</i>	1AS	V-3a
5.	Chul/ <sup>8</sup> Cc	14121	<i>Pm3b</i>	1A	V-3b
6.	Sonora/ <sup>8</sup> Cc	14122	<i>Pm3c</i>	1A	V-3c
7.	Khapli/ <sup>8</sup> Cc	14123	<i>Pm4a</i>	2AL	V-4a
8.	Weihenstephan M-1	NIC	<i>Pm4b</i>	2AL	V-4b
9.	Hope/ <sup>8</sup> Cc	14125	<i>Pm5</i>	7BL	V-5
10.	Michigan Amber/ <sup>8</sup> Cc	14033	<i>Pm6</i>	2B	V-6
11.	Transec	14189	<i>Pm7</i>	4A	V-7
12.	Kavkaz	361879	<i>Pm8</i>	1R(1B)	V-8
13.	Amigo	17609	<i>Pm17</i>	1RS 1AL	V-17
14.	Normandie	NIC	<i>Pm1+2+9</i>	7A	V-1+2+9
15.	CI 12633	12633	<i>Pm2+6</i>	5DS/2BL	V-2+6
16.	Coker 983	NIC	<i>Pm5+6</i>	-	V-5+6
17.	Halle Stamm 13471	NIC	<i>Mld</i>	-	Vd
18.	Granada	NIC	<i>Pm5+8</i>	-	V-5+8
19.	Dolomit	NIC	<i>Mli</i>	-	Vi
20.	C-39	NIC	<i>Pm2+4b+6</i>	-	V-2+4b+6

\*-brojevi sorti u kolekciji Departmana za poljoprivredu, SAD (Agricultural Research Service Germplasm Resource Information Network). NIC=nije u kolekciji

## **5.2. Proučavanje strukture virulentnosti polne populacije prouzrokovača pepelnice u periodu od 1990. do 2013. godine**

Kako bi se sagledao linearni trend promene u frekvenciji virulentnosti gena podaci za polnu populaciju prouzrokovača pepelnice uzeti su za period od 1990. godine do 2013. godine. Tokom ovog perioda polnu populacije datog patogena proučavali su dr Borivoje Kostić, dipl. inž. Milisav Pribaković i dr Radivoje Jevtić. Uzorci listova sa kleistotecijama patogena *B. graminis* f. sp. *tritici* prikupljeni su sa 83 lokaliteta teritorije Srbije (slika 7). Ispitivanje parametara populacije izvršeno je po unapred opisanim metodama.

Slika 7. Lokaliteti sa kojih su prikupljeni uzorci listova pšenice sa kleistotecijama prouzrokovaca pepelnice (period 1990-2013.)



### **5.3. Proučavanje strukture virulentnosti bespolne populacije prouzrokača pepelnice**

U poljskim uslovima vegetacione 2009/10., 2010/11. i 2011/12. godine utvrđena je struktura virulentnosti bespolne populacije prouzrokača pepelnice. Ispitivanja su izvršena na oglednom polju Odeljenja za strna žita na Rimskim Šančevima, Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad.

Testiranje bespolnog dela populacije prouzrokača pepelnice rađeno je pomoću tkzv. pokretnih rasadnika. Pokretne rasadnike čini gore navedeni diferencijalni set pšenice (tabela 1) sa poznatim genima za otpornost prema prouzrokaču pepelnice, sejani u plastične kadice. Nakon 8 do 10 dana od setve diferencijalnog seta pšenice u plastične kadice, odnosno sa pojavom drugog potpuno razvijenog lista biljaka, ovi rasadnici su iznošeni u polje useva pšenice u trajanju od 24h. Posle toga rasadnici se unose nazad u staklaru gde se smeštaju pod celuloidne cilindre sa platnenom kapom radi sprečavanja mešanja infekcije. Nedelju dana nakon unošenja rasadnika vrši se ocena. Infekcioni tipovi pepelnice određuju se prema prethodno opisanoj skali (Moseman, 1984). Otporni tipovi infekcije su označeni ocenama 0-6, dok su osetljivi ocenom 7-9. Na osnovu ovih ocena utvrđena je struktura virulentnosti bespolne populacije pšenice. Takođe, utvrđena je i kompleksnost virulentnosti izolata bespolne populacije prema unapred opisanim metodama.

Iznošenje pokretnih rasadnika u polje pod usevom pšenice vršeno je u periodu mart-jun 2010., 2011. i 2012. godine.

#### **5.4. Testiranje otpornosti genotipova pšenice prema prouzročivaču pepelnice**

Testiranje otpornosti sorti i linija pšenice prema prouzročivaču pepelnice vršeno je u kontrolisanim uslovima staklare u tri uzastopne godine (2011., 2012. i 2013.). Inokulum se sastojao od mešavine populacije prouzročivača pepelnice koja je utvrđena za datu godinu. Inokulacija biljaka pšenice sejanih u plastične čaše vršena je kada su biljke imale dva puna razvijena lista, dok je ocena otpornosti izvršena nedelju dana nakon toga. Infekcioni tipovi prouzročivača pepelnice određeni su prema prethodno opisanoj skali (Moseman, 1984). Otporni tipovi infekcije su označeni ocenama 0-6, dok su osetljivi ocenom 7-9.

Navedeni genotipovi testirani su na otpornost prema prouzročivaču pepelnice i u polju, u uslovima prirodne zaraze, 2011., 2012. i 2013. godine, na lokalitetu Rimski Šančevi. Genotipovi pšenice su sejani u optimalnom roku setve na parcelicama veličine 1m<sup>2</sup>, Ocena otpornosti sorti i linija pšenice vršena je u vremenskom periodu maj-jun od fenofaze 71 do fenofaze 73 (Zadoks i sar., 1974). Intenziteti zaraze utvrđeni su prema modifikovanoj skali Cobb-a od 10-90% (Peterson i sar., 1948). Kod ove skale gradacija je izvršena na 10% u zavisnosti od pokrivenosti lista pustulama pepelnice. Genotipovi kod kojih intenzitet zaraze pepelnice nije prelazio 20% smatraju su otpornim.

Prve godine je u testiranje bilo uključeno ukupno 596 genotipova pšenice, među kojima osam komercijalnih sorti pšenice, 14 genotipova sa poznatom kombinacijom *Pm* gena i 574 genotipova odabranih na osnovu dobrih potencijala za prinos i kvalitet zrna. Naredne dve godine u ispitivanje su uključeni odabrani genotipovi koji su ispoljili otpornost prema prouzročivaču pepelnice i u stadijumu sejanaca i u stadijumu odraslih biljaka, prethodne godine.

## 5.5. Statistička analiza podataka

Statistička obrada i grafički prikazi podataka koji su dobijeni u istraživanjima su urađeni upotrebom statističkog softverskog paketa Minitab 17 (trial version). Deo grafičkog prikaza rezultata istraživanja urađen je i pomoću programa Microsoft Office Excel 2007.

Analiza varijanse i Fišerov test poređenja sredina primenjeni su za utvrđivanje statistički značajnih razlika između frekvencija virulentnosti gena ukupno, kao i u zavisnosti od lokaliteta i godine. Regresionom analizom utvrđen je linearni trend promene u frekvenciji gena tokom 24 godine. Korelacija između polne i bespolne populacije prouzrokovača pepelnice utvrđena je Pearson-ovim koeficijentom korelacije.

Kompleksnost virulentnosti ispitivanih izolata polne i bespolne populacije prouzrokovača pepelnice pšenice utvrđena je pomoću programa HaGis Tool (Hermann i sar., 1999), binarnim kodiranjem reakcije virulentnih gena: 0-avirulentan gen, 1-virulentan gen.

Moguće asocijacije gena u parovima na avirulentnim lokusima su utvrđene po metodi koju su opisali Parks i sar. (2008). Za poređenje parova virulentnih gena, četiri moguće kategorije su računane: izolati avirulentni na oba *Pm* gena (AA), izolati virulentni na oba *Pm* gena (VV) i izolati avirulentni na jedan *Pm* gen, ali virulentni na drugi (AV ili VA). Na osnovu proporcije svake kategorije, asocijacije sa više od 60% od ukupnog broja izolata koji pripadaju kategoriji AA ili VV su smatrane pozitivnim, dok su asocijacije sa više od 60% izolata prema AV ili VA smatrane negativnim. Ako je proporcija AA plus VV u opsegu 40-60%, asocijacija ostaje nejasna. Statistička značajnost interakcije dva različita gena patogena u paru ispitana je  $\chi^2$  kvadrat testom.

Kako bi se sagledala genetička sličnost između ispitanih izolata u zavisnosti od lokaliteta ili godine, formirana je matrica genetičkih sličnosti, čiji su elementi Nei's standardne genetičke distance (Nei, 1972). Matrica genetičkih sličnosti obrađena je primenom UPGMA metode, odnosno „neponderisane metode parova

grupa sa aritmetičkim prosecima”. Ovom metodom izvršena je hijerarhijska klaster analiza, pri čemu je genetička udaljenost između klastera određena na osnovu prosečne vrednosti koeficijenata udaljenosti parova svih objekata koji čine ta dva klastera. Pri tome je korišćen NTSYSpc 2.1 programski paket (Rohlf, 2000). Kao konačan rezultat dobijen je dendrogram, na kom se projekcijom baze klastera na skalu sa koeficijentima genetičke udaljenosti očitava procenat genetičke sličnosti ispitanih izolata u zavisnosti od lokaliteta ili godine. Regresionom analizom utvrđen je odnos između genetičke i geografske udaljenosti. Geografska udaljenost između ispitivanih lokaliteta data je u kilometrima (km).

## 6. Rezultati istraživanja

### 6.1. Struktura virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*

#### 6.1.1. Patotipovi *B. graminis* f. sp. *tritici*

Izolati polne populacije prouzrokovala pepelnice prikupljeni su sa sedam lokaliteta teritorije Srbije u periodu od 2010. do 2013. godine. Ukupan broj izolata iznosio je 110, među kojima je utvrđeno 72 patotipa. Od ovog broja patotipova, samo 18 je utvrđeno više od jednog puta u populaciji (tabela 2). Nijedna izogena linija diferencijalnog seta nije bila osetljiva na sve izolate patogena, niti je jedan izolat bio sposoban da izazove infekciju svih izogenih linija diferencijalnog seta.

Odnos između broja izolata i patotipova (0,65) ukazuje na to da je polna populacija *B. graminis* f. sp. *tritici* u ispitivanom periodu bila veoma varijabilna i da u njoj nije bilo predominantnog patotipa. Najfrekventniji u polnoj populaciji bio je patotip sa formulom virulentnosti: **2, 4a, 5, 6, (2+4b+6)** / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), *Mld*, (5+8), *Mli*. Njegova frekvencija iznosila je 11%, odnosno u periodu istraživanja ovaj patotip se javio 10 puta i to u lokalitetima Rimski Šančevi, Despotovo i Čortanovci u sve četiri godine istraživanja. Patotip **6** / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), *Mld*, (5+8), *Mli*, (2+4b+6) se takođe javio u sve četiri godine istraživanja, ali samo na lokalitetu Sremska Mitrovica, dok se patotip **1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8)** / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), *Mli*, (2+4b+6) javio u lokalitetu Aleksinac (2011, 2012. godine) i Sremska Mitrovica (2010, 2011, 2013. godine). Najveći broj patotipova javio se samo jednom (35,1%) ili dva puta (22%). Gen virulentan za gen pšenice *Pm6* je utvrđen u svim patotipovima koji su se pojavljivali dva ili više puta u populaciji, osim u patotipu **(5+8), Mli, (2+4b+6)** / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), *Mld*.



Tabela 2. Patotipovi polne populacije pepelnice koji su se pojavljivali dva ili više puta u populaciji

Redni broj	Patotipovi (Virulentni/avirulentni geni)	Broj izolata	Frekvencija (%)
1.	2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli	10	11
2.	6 / 1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)	5	5,5
3.	1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8) / 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)	5	5,5
4.	1, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld / 2, 5, 17, (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)	4	4,4
5.	1, 2, 3c, 4a, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)	4	4,4
6.	1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6)	4	4,4
7.	3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 8, 17, (5+6), Mli	3	3,3
8.	1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 17, (5+6)	2	2,2
9.	3c, 5, 6, Mld, (5+8) / 1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)	2	2,2
10.	1, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7 / 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)	2	2,2
11.	(5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld	2	2,2
12.	1, 2, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, Mld / 2 <sup>+</sup> , 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)	2	2,2
13.	3b, 4a, 6, 7, Mld, Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3c, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8)	2	2,2
14.	1, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, Mld, (2+4b+6) / 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli	2	2,2
15.	1, 3c, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)	2	2,2
16.	3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (2+6), Mld, (5+8) / 1, 2, 2 <sup>+</sup> , (1+2+9), (5+6), Mli, (2+4b+6)	2	2,2
17.	1, 3b, 4a, 4b, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2 <sup>+</sup> , 3a, 3c, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)	2	2,2
18.	1, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2 <sup>+</sup> , 3c, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)	2	2,2

### 6.1.2. Frekvencija virulentnih gena *B. graminis* f. sp. *tritici*

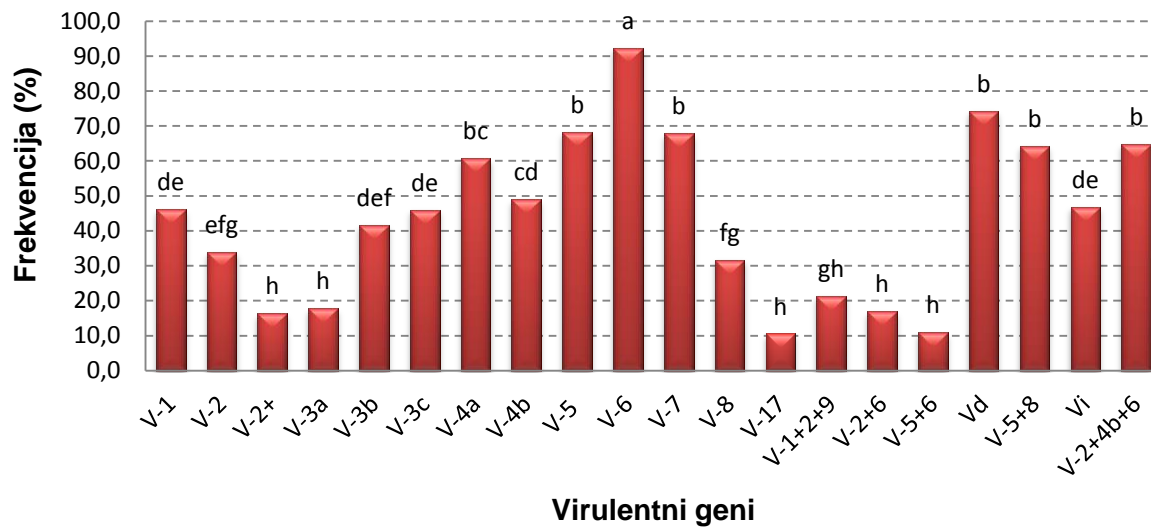
Razlike u frekvencijama virulentnosti gena posmatrano ukupno u svim lokalitetima i u svakoj godini su bile statistički značajne ( $P=0,000$ ) (tabela 3). Frekvencija virulentnosti gena se kretala od 10,5 do 92,3% (grafikon 1). Najfrekventniji u populaciji bio je gen V-6 čija je frekvencija iznosila 92,3%, odnosno, 77,5; 95,2; 100,0 i 96,4% po godinama, respektivno. Visoku frekvenciju virulentnosti ispoljili su i geni virulentni prema *Pm4a*, *Pm5*, *Pm7*, *Mld* kao i kombinaciji gena *Pm5+8* i *Pm2+4b+6*. Najnižu frekvenciju virulentnosti ispoljio je gen virulentan prema *Pm17* (10,5%) i kombinaciji gena *Pm5+6* (10,9%).

Geni virulentni prema *Pm2+*, *Pm17*, *Pm3a* i kombinaciji gena *Pm2+6* i *Pm5+6* svrstani su u grupu gena sa niskim frekvencijama virulentnosti. Umerenu frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni virulentni prema *Pm1*, *Pm2*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm4b*, *Pm8*, *Pm1+2+9* i *Mli*.

Tabela 3. Analiza varijanse frekvencije virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* (2010-2013.)

Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
Virulentnost gena	19	300414	15811,3	22,85	0,000**
Greška	540	373602	691,9		
Total	559	674016			

\*Statistički značajna razlika ( $P<0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P<0,01$ )



a-h –različita slova ukazuju na postojanje statistički značajne razlike ( $P < 0,05$ )

Grafikon 1. Frekvencija virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* i Fišerov test poređenja sredina (2010-2013.)

U tabeli 4. su prikazane frekvencije virulentnosti gena patogena virulentnih prema *Pm* genima pšenice u zavisnosti od lokaliteta i godine. Virulentnost prema *Pm6* je konstantno bila na visokom novou ( $\geq 50\%$ ), osim 2010. godine u lokalitetu Crepaja kada je njegoa frekvencija iznosila 25,0%. Međutim u ovom lokalitetu sledeće tri godine je njegoa frekvencija iznosila 100,0%. U lokalitetima Aleksinac i Sremska Mitrovica virulentnost prema genima *Pm2+*, *Pm3a*, *Pm17*, *Pm1+2+9*, *Pm2+6* nije detektovana. U lokalitetu Sremska Mitrovica nije utvrđena ni virulentnost ispitivanih izolata prema genima *Pm2*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm4b* i *Pm8* kao ni prema kombinaciji gena *Pm5+6*. Takođe, virulentnost prema *Pm17*, *Pm1+2+9*, *Pm2+6* nije detektovana ni u lokalitetu Despotovo. Virulentnost prema kombinaciji gena *Pm5+6* nije utvrđena ni u lokalitetima Sombor i Čortanovci.

Tabela 4. Frekvencija virulentnosti gena *B. graminis* f. sp. *tritici* (%) u periodu 2010-2013.godine, prikupljenih sa sedam lokaliteta Srbije

Geni	Rimski Šančevi				Aleksinac				Sremska Mitrovica				Despotovo			
	2010	2011	2012	2013	2010	2011	2012	2013	2010	2011	2012	2013	2010	2011	2012	2013
V-1	50	50	50	0	50	100	50	50	25	50	33	25	100	67	60	50
V-2	38	25	75	50	25	25	25	100	0	0	0	0	75	67	60	75
V-2+	25	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	33	20	25
V-3a	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	33	20	25
V-3b	50	25	50	75	50	0	25	25	0	0	0	0	75	67	60	75
V-3c	38	50	50	25	75	50	75	75	0	0	0	0	25	33	20	25
V-4a	38	25	50	75	25	75	50	25	25	50	33	25	75	100	100	100
V-4b	63	25	75	75	50	25	50	50	0	0	0	0	75	67	60	75
V-5	75	75	100	75	75	75	50	50	0	50	33	25	100	100	100	100
V-6	88	100	100	100	100	100	100	100	50	100	100	75	100	100	100	100
V-7	50	50	75	75	100	75	100	100	25	50	33	25	75	67	40	50
V-8	0	0	0	25	0	0	0	50	0	0	0	0	25	33	20	25
V-17	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V-1+2+9	0	0	25	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V-2+6	0	25	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V-5+6	0	0	0	25	0	25	0	0	0	0	0	0	50	33	40	50
Vd	63	50	50	75	75	100	75	75	25	50	33	25	75	67	60	75
V-5+8	38	50	75	50	0	100	25	25	25	50	67	50	75	67	60	75
Vi	50	25	25	75	0	50	75	25	0	0	100	25	75	67	60	75
V-2+4b+6	50	50	75	75	75	50	100	25	0	0	100	25	75	100	100	100

Nastavak tabele 4.

<b>Geni</b>	<b>Sombor</b>				<b>Crepaja</b>				<b>Čortanovci</b>			
	<b>2010</b>	<b>2011</b>	<b>2012</b>	<b>2013</b>	<b>2010</b>	<b>2011</b>	<b>2012</b>	<b>2013</b>	<b>2010</b>	<b>2011</b>	<b>2012</b>	<b>2013</b>
<b>V-1</b>	20	20	40	0	75	100	75	0	33	33	33	50
<b>V-2</b>	0	0	20	0	50	50	25	0	33	67	66	0
<b>V-2+</b>	0	20	60	0	75	0	50	0	33	33	33	0
<b>V-3a</b>	20	20	40	0	50	0	50	0	33	67	66	0
<b>V-3b</b>	40	60	100	40	50	25	50	33	33	67	66	25
<b>V-3c</b>	40	60	100	40	50	100	75	66	33	67	66	50
<b>V-4a</b>	40	60	80	40	100	75	75	66	100	67	100	25
<b>V-4b</b>	60	60	100	40	75	75	50	0	100	33	66	25
<b>V-5</b>	40	60	60	60	50	75	100	66	100	67	100	50
<b>V-6</b>	80	100	100	100	25	100	100	100	100	67	100	100
<b>V-7</b>	60	100	100	100	25	75	75	100	100	33	66	75
<b>V-8</b>	40	40	60	20	50	50	75	100	100	33	66	75
<b>V-17</b>	20	0	0	0	25	50	25	0	33	33	33	25
<b>V-1+2+9</b>	60	60	100	20	75	50	50	33	33	33	33	0
<b>V-2+6</b>	20	40	40	20	50	0	25	33	67	67	66	0
<b>V-5+6</b>	0	0	0	0	0	25	25	33	0	0	0	0
<b>Vd</b>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	67	66	75
<b>V-5+8</b>	60	60	60	80	75	100	100	100	100	67	66	100
<b>Vi</b>	20	60	0	80	0	100	25	100	33	33	33	100
<b>V-2+4b+6</b>	20	80	40	60	75	100	75	100	33	67	66	100

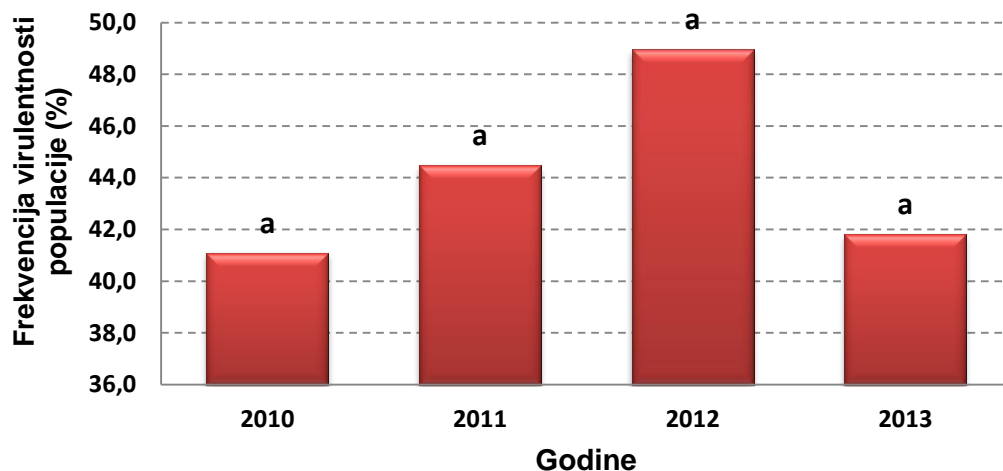
### 6.1.2.1. Frekvencija virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine

Frekvencija virulentnosti polne populacije prouzrokovača pepelnice u zavisnosti od godine data je na grafikonu 2. Frekvencije su se kretale od 41,09% (2010. godine) do 48,96% (2012. godine) i nisu utvrđene statistički značajne razlike među njima,  $P=0,748$  (tabela 5). Da se frekvencija virulentnosti gena nije značajno menjala tokom ispitivanih godina prikazano je na grafikonu 3.

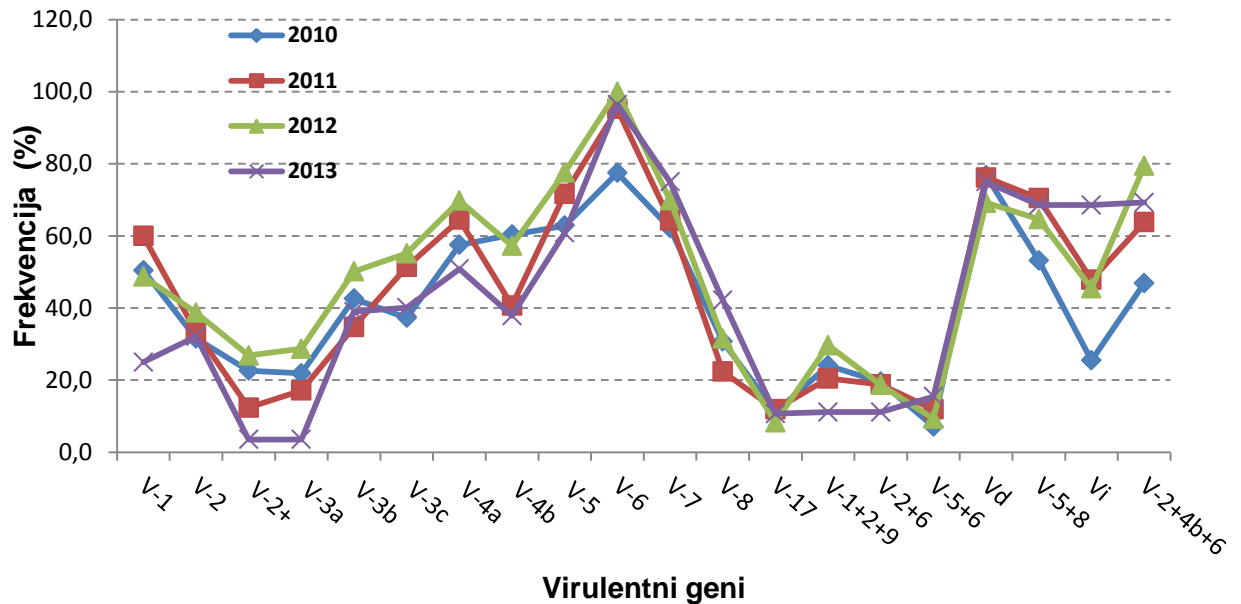
Tabela 5. Analiza varijanse frekvencije virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine

Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
<b>Godine</b>	3	759,8	253,3	0,41	0,748
<b>Greška</b>	76	47228,5	621,4		
<b>Total</b>	79	47988,4			

\*Statistički značajna razlika ( $P<0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P<0,01$ )

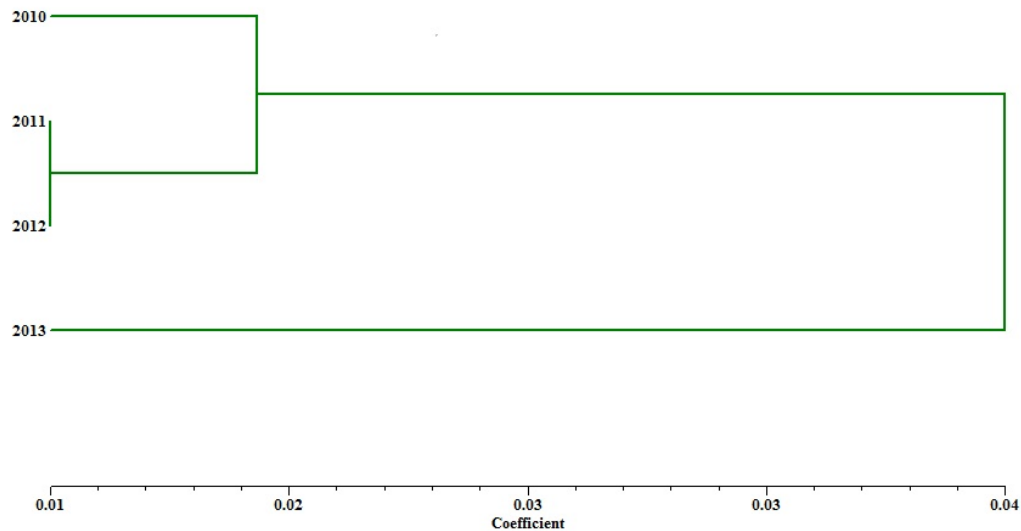


Grafikon 2. Frekvencija virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* po godinama i Fišerov test poređenja sredina



Grafikon 3. Dinamika promene virulentnih gena *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine

Genetička sličnost izolata *B. graminis* f. sp. *tritici* koji potiču iz četiri različite godine utvrđena je klaster analizom primenom Nei's standardne genetičke distance (1972). Dobijeni dendrogram ukazuje da nije bilo razlike između izolata koji su uzorkovani 2010. i 2011. godine (slika 8). Najveća genetička udaljenost utvrđena je između izolata koji potiču iz 2013. godine, ali ona iznosi svega 4%. Iz datog dendrograma izvodi se zaključak da su izolati iz perioda 2010-2013. godine genetički veoma slični.



Slika 8. Dendrogram genetičke udaljenosti izolata u zavisnosti od godine (2010-2013.)

#### 6.1.2.2. Frekvencija virulentnosti populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od lokaliteta

Listovi pšenice sa kleistotecijama prouzrokovaca pepelnice prikupljeni su sa sedam lokaliteta teritorije Srbije: Rimski Šančevi, Despotovo, Čortanovci, Sremska Mitrovica, Sombor, Crepaja i Aleksinac. Analizom varijanse utvrđene su statistički značajne razlike ( $P=0,000$ ) između frekvencija virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* koje potiču sa različitih lokaliteta teritorije Srbije (tabela 6). Frekvencija virulentnosti se kretala od 17,6 do 57,25% (grafikon 4). Najniža frekvencija virulentnosti koja je iznosila 17,6% utvrđena je u lokalitetu Sremska Mitrovica, u periodu 2010-2013. godine. U ovom lokalitetu utvrđena je i najniža frekvencija virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* svake godine u odnosu na ostale ispitivane lokalitete, a 2010. godine je iznosila svega 8,75% (grafikon 5). Najviša frekvencija virulentnosti zabeležena je u lokalitetu Crepaja,

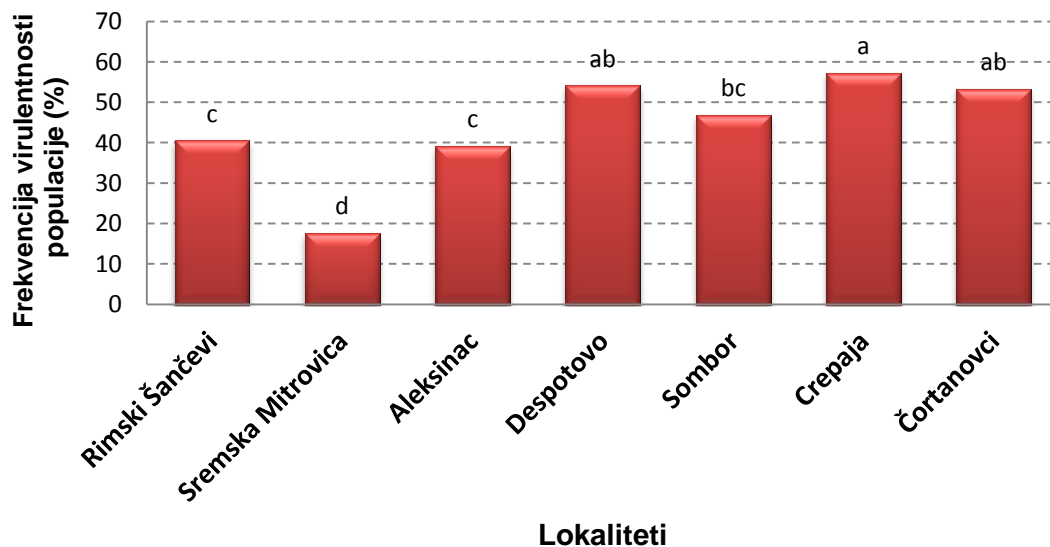


62,5%, 2011. godine. U navedenom lokalitetu utvrđena je i najviša frekvencija virulentnosti za ispitivani period. Visoka frekvencija virulentnosti zabeležena je i u lokalitetima Despotovo, Čortanovci i Sombor. Između ovih lokaliteta nije bilo statistički značajnih razlika u virulentnosti polne populacije prouzrokovača pepelnice.

Tabela 6. Analiza varijanse frekvencije virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od lokaliteta

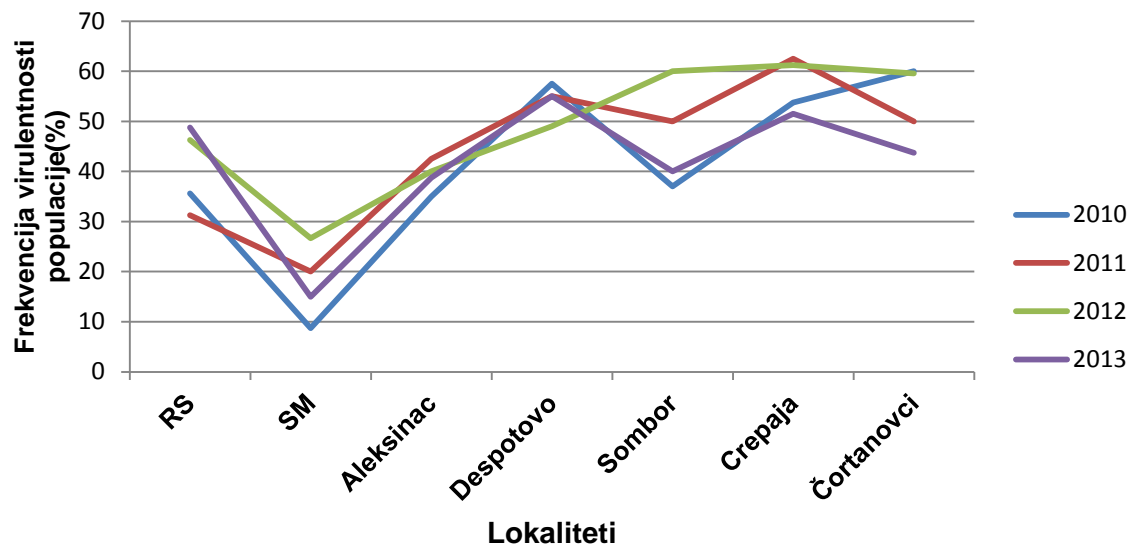
Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
Lokalitet	6	88489	14748	13,93	0,000**
Greška	553	585527	1059		
Total	559	674016			

\*Statistički značajna razlika ( $P < 0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P < 0,01$ )



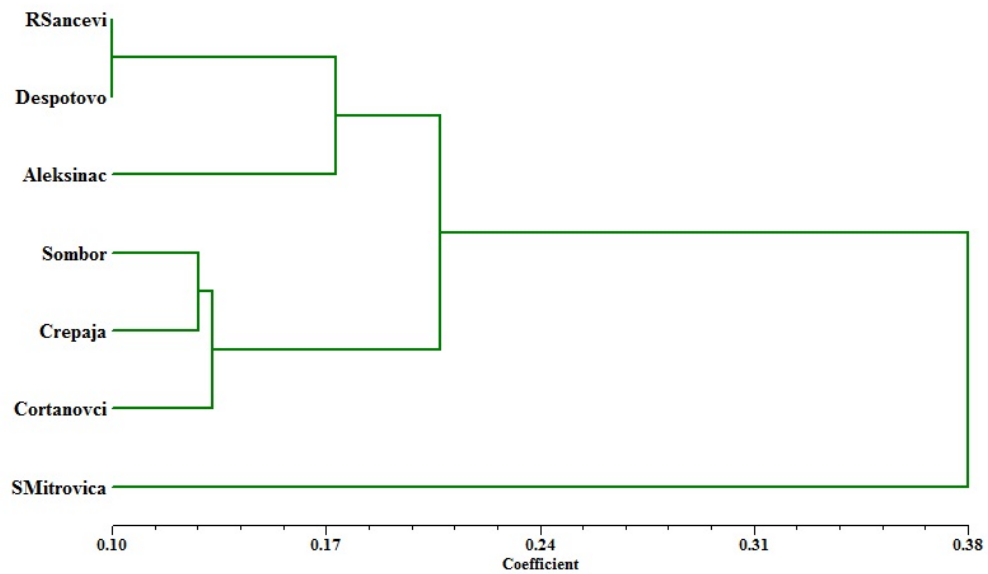
a-d –različita slova ukazuju na postojanje statistički značajne razlike ( $P < 0,05$ )

Grafikon 4. Frekvencija virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od lokaliteta i Fišerov test poređenja sredina



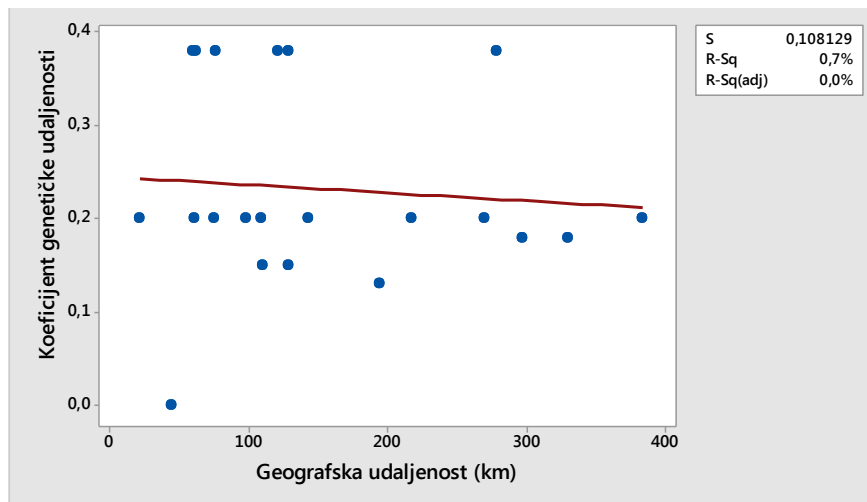
Grafikon 5. Dinamika promene virulentnosti populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* po lokalitetima i godinama

Primenom UPGMA metode izolati *B. graminis* f. sp. *tritici* su grupisani u klastere. Klaster analiza izolata polne populacije prouzrokovača pepelnice izvršena je utvrđivanjem Nei's standardne genetičke distance (Nei, 1972). Dendrogram koji ukazuje na genetičku udaljenost izolata u zavisnosti od lokaliteta dat je na slici 9. Utvrđeno je da između izolata koji potiču sa lokaliteta Rimski Šančevi i Despotovo nije bilo genetičke razlike. Nizak koeficijent genetičke udaljenosti utvrđen je između izolata prikupljenih u lokalitetima Sombor i Crepaja, kao i između ova dva lokaliteta i lokaliteta Čortanovci. Najveći koeficijent genetičke udaljenosti (38%) utvrđen je između izolata koji potiču sa lokaliteta Sremska Mitrovica i ostalih šest lokaliteta. Izolati koji potiču sa lokaliteta Sremska Mitrovica grupisani su u poseban klaster.



Slika 9. Dendrogram genetičke udaljenosti izolata prouzrokovača pepelnice koji potiču sa sedam lokaliteta teritorije Srbije

Regresionom analizom nije utvrđena statistički značajna linearna veza ( $R^2=0,7\%$ ) između genetičke i geografske udaljenosti izolata prouzrokovača pepelnice za ispitivane lokalitete (grafikon 6).

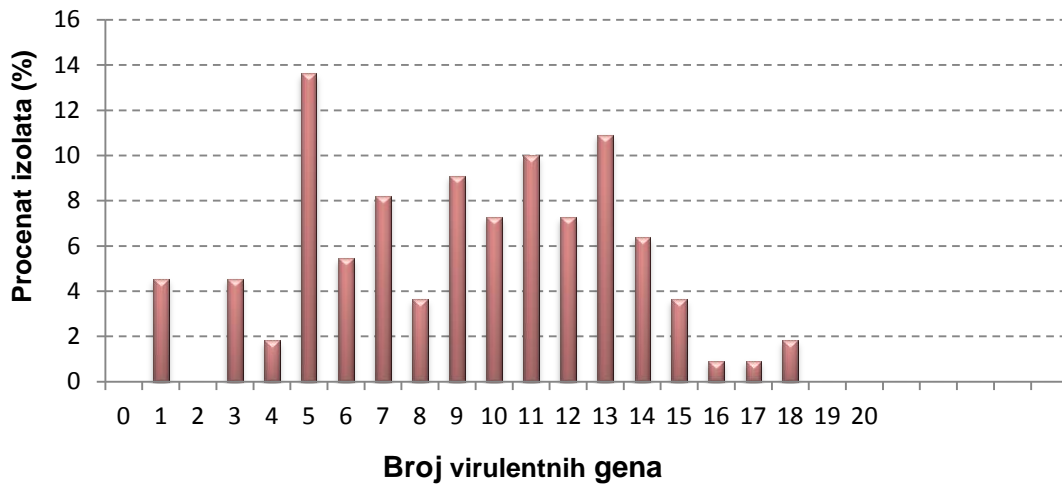


Grafikon 6. Odnos genetičke i geografske udaljenosti između izolata prouzrokovača pepelnice

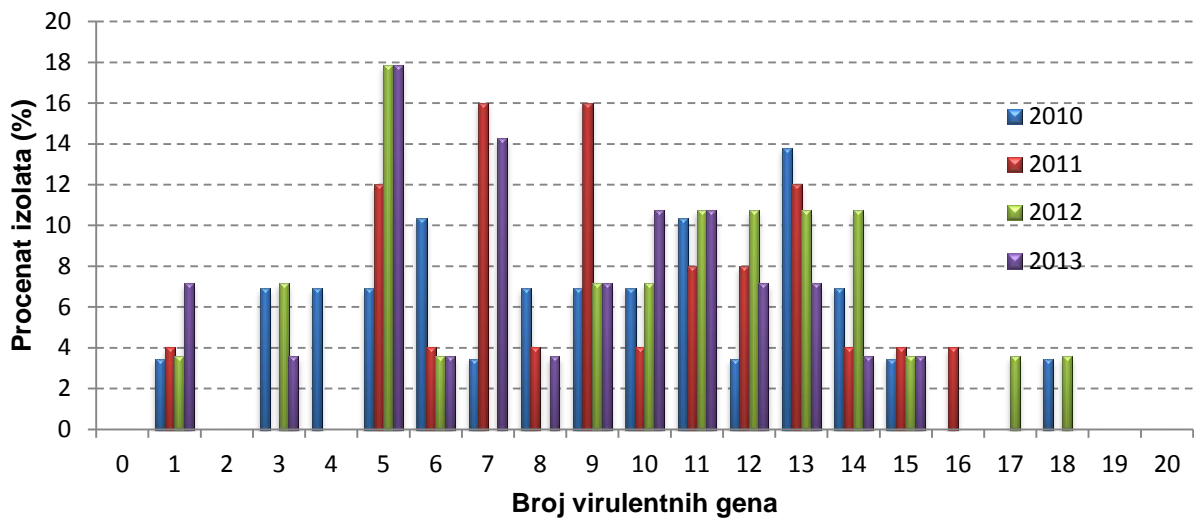
### 6.1.3. Kompleksnost virulentnosti izolata polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*

Kompleksnost virulentnosti izolata je definisana brojem virulentnih gena koje poseduje jedan izolat i veoma je značajna sa stanovišta potencijala patogena da prevaziđe otpornost domaćina.

Kompleksnost virulentnosti ispitivanih izolata polne populacije prouzrokovala pepelnice pšenice utvrđena je pomoću programa HaGis Tool (Hermann i sar., 1999) i data je na grafikonu 7. Kompleksnost testiranih izolata se kretala od 1 do 18 virulentnih gena po izolatu (teoretski maksimum 20, koliko ima izogenih linija diferencijalnog seta). Prosečan broj virulentnih gena po izolatu je iznosio 9,12. Najveći broj izolata (14%) posedovao je 5 gena virulentnih prema *Pm* genima pšenice, dok je više od 50% izolata posedovalo 9 do 14 gena za virulentnost. U ispitivanom periodu nije bilo statistički značajnih razlika u kompleksnosti izolata između ispitivanih godina (grafikon 8). Najkompleksniji, sa svega dva avirulentna gena, je bio patotip: **1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)** / 17, (5+6) koji se u populaciji javio dva puta, u lokalitetu Čortanovci, 2011. i 2012. godine. Najfrekventniji patotip u populaciji je imao pet virulentnih gena (**2, 4a, 5, 6, (2+4b+6)**) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli) i njegova frekvencija je iznosila 11%.



Grafikon 7. Kompleksnost virulentnosti izolata polne populacije prouzrokača pepelnice



Grafikon 8. Kompleksnost virulentnosti izolata u zavisnosti od godine

#### 6.1.4. Veza između alela avirulentnih lokusa

Statistička značajnost moguće veze između gena na avirulentnim lokusima testirana je  $\chi^2$  testom. Zbog velikog broja testiranih parova gena (189) u tabeli 7 je dat prikaz parova gena koji su imali pozitivnu vezu ili čija je veza ostala nejasna. Ukupno 59 parova gena je bilo pozitivno vezano, dok za 15 nije utvrđena jasna veza, jer je procenat veze AA plus VV bio između 40 i 60, uprkos statističkoj značajnosti veze ( $P \leq 0,005$ ). Negativna veza između parova gena utvrđena je u 115 kombinacija.

Najjača pozitivna virulentna veza (VV) utvrđena je između parova gena *Pm5* i *Pm6* (69%); *Pm6* i *Pm7* (71%); *Pm7* i *Mld* (64%), kao i između gena *Mld* i *Pm5+8* (61%).

Veza između gena virulentnih prema genima pšenice *Pm17* i *Pm2+6* je bila jaka (87%) statistički značajna pozitivna avirulentna (AA) veza, što ukazuje na to da piramiding ovih gena može biti dobra strategija za produžetak perioda efikasnosti otpornosti određene sorte. Takođe statistički značajna pozitivna AA veza utvrđena je i između gena virulentnih prema *Pm2* i *Pm2+*; *Pm2+* i *Pm3a*; *Pm2+* i *Pm1+2+9*; *Pm2+* i *Pm2+4a+6*; *Pm3a* i *Pm8*; *Pm3a* i *Pm1+2+9*; *Pm3a* i *Pm2+6*; *Pm8* i *Pm17*; *Pm17* i *Pm1+2+9*; *Pm17* i *Pm2+6* i parova gena *Pm1+2+9* i *Pm2+6*.

Tabela 7. Veza između parova virulentnih gena u izolatima *B. graminis* f. sp. *tritici* u periodu 2010-2013. godine

Parovi gena	Aleli patogena <sup>1</sup>				VV <sup>2</sup> Proporcija	Tip <sup>3</sup> veze	P <sup>4</sup> vrednost	X <sup>25</sup>
	AA	AV	VA	VV				
V1-V2	43	30	14	23	0,21	+	0,037	4,365
V1-V2+	54	36	3	17	0,15	+	0,000	13,272
V1-V3a	53	38	4	15	0,14	+	0,003	8,707
V1-V3b	40	21	17	32	0,29	+	0,001	10,378
V1-V3c	36	21	21	32	0,29	+	0,014	6,093
V1-V4a	30	14	27	39	0,35	+	0,005	7,965
V1-V4b	37	15	20	38	0,35	+	0,000	14,768
V1-V5+6	55	40	2	13	0,12	+	0,001	10,303
V1-Vd	22	3	35	50	0,45	+	0,000	16,964
V1-V5+8	26	13	31	40	0,36	+	0,020	5,336
V1-Vi	34	19	23	34	0,31	+	0,013	6,231
V2-V2+	66	24	7	13	0,12	+	0,001	10,772
V2-V4a	35	9	38	28	0,25	+ -	0,017	5,708
V2-V2+4b+6	31	7	42	30	0,27	+ -	0,014	6,021
V2+-V3a	82	9	8	11	0,10	+	0,000	24,349
V2+-V3b	60	1	30	19	0,17	+	0,000	25,191
V2+-V3c	55	2	35	18	0,16	+	0,000	17,122
V2+-V4a	42	2	48	18	0,16	+ -	0,002	9,167
V2+-V4b	51	1	39	19	0,17	+	0,000	17,525
V2+-V1+2+9	74	9	16	11	0,10	+	0,000	12,241
V2+-V2+6	79	13	11	7	0,06	+	0,013	6,203
V2+-Vd	25	0	65	20	0,18	+ -	0,007	7,190
V3a-V3b	60	1	31	18	0,16	+	0,000	24,422
V3a-V3c	52	5	39	14	0,13	+	0,014	5,983
V3a-V4a	41	3	50	16	0,15	+ -	0,018	5,609
V3a-V4b	50	2	41	17	0,15	+	0,000	12,442
V3a-V8	72	4	19	15	0,14	+	0,000	24,818
V3a-V1+2+9	74	9	17	10	0,09	+	0,002	9,782
V3a-V2+6	80	12	11	7	0,06	+	0,008	7,038
V3b-V3c	44	13	17	36	0,33	+	0,000	22,631
V3b-V4a	33	11	28	38	0,35	+	0,001	11,341
V3b-V4b	48	4	13	45	0,41	+	0,000	54,222
V3b-V7	26	6	35	43	0,39	+	0,000	12,156
V3b-V8	48	28	13	21	0,19	+	0,015	5,907
V3b-V1+2+9	52	31	9	18	0,16	+	0,008	7,089
V3b-Vd	23	2	38	47	0,43	+	0,000	17,492

Nastavak tabele 7

Parovi gena	Aleli patogena <sup>1</sup>				VV <sup>2</sup> Proporcija	Tip <sup>3</sup> veze	P <sup>4</sup> vrednost	X <sup>25</sup>
	AA	AV	VA	VV				
V3c-V4b	40	12	17	41	0,37	+	0,000	24,895
V3c-V7	24	8	33	45	0,41	+	0,002	9,714
V3c-V8	45	31	12	22	0,20	+	0,020	5,382
V3c-Vd	23	2	34	51	0,46	+	0,000	20,922
V3c-V5+8	26	13	31	40	0,36	+	0,021	5,336
V4a-V4b	30	22	44	14	0,13	+-	0,000	12,863
V4a-V5	19	14	25	52	0,47	+	0,014	6,068
V4a-Vd	16	9	28	57	0,52	+	0,005	7,765
V4a-V2+4b+6	22	16	22	50	0,45	+	0,005	7,746
V4b-V5	21	12	31	46	0,42	+	0,024	5,064
V4b-V7	26	6	26	52	0,47	+	0,000	20,902
V4b-V8	44	32	8	26	0,24	+	0,001	11,130
V4b-V17	50	48	2	10	0,09	+-	0,024	5,062
V4b-Vd	22	3	30	55	0,50	+	0,000	21,530
V4b-V5+8	25	14	27	44	0,40	+	0,009	6,866
V5-V6	6	1	27	76	0,69	+	0,001	11,050
V5-V5+8	18	21	15	56	0,51	+	0,006	7,508
V6-V7	7	25	0	78	0,71	+	0,000	18,222
V7-V8	31	45	1	33	0,30	+-	0,000	16,313
V7-V17	32	66	0	12	0,11	+-	0,019	5,526
V7-Vd	17	8	15	70	0,64	+	0,000	23,744
V8-V17	74	24	2	10	0,09	+	0,000	17,334
V8-V1+2+9	63	20	13	14	0,13	+	0,007	7,349
V8-Vd	23	2	53	32	0,29	+-	0,005	7,951
V17-V1+2+9	78	5	20	7	0,06	+	0,004	8,303
V17-V2+6	87	5	11	7	0,06	+	0,000	17,336
V1+2+9-V2+6	79	13	4	14	0,13	+	0,000	32,928
V1+2+9-Vd	25	0	58	27	0,25	+-	0,001	10,524
V1+2+9-V5+8	35	4	48	23	0,21	+-	0,010	6,661
V2+6-V5+8	39	0	53	18	0,16	+-	0,001	11,822
V5+6-V5+8	38	1	57	14	0,13	+-	0,012	6,290
V5+6-Vi	53	0	42	15	0,14	+	0,000	16,150
V5+6-V2+4b+6	37	1	58	14	0,13	+-	0,015	5,970
Vd-V5+8	21	18	4	67	0,61	+	0,000	33,318
Vd-Vi	22	33	5	52	0,46	+	0,000	13,119
V5+8-Vi	30	23	9	48	0,44	+	0,000	19,991
V5+8-V2+4b+6	21	17	18	54	0,49	+	0,002	9,954
Vi-V2+4b+6	34	4	19	53	0,48	+	0,000	39,647



**Legenda tabele 7:**

- 1- Broj izolata virulentnih (V) ili avirulentnih (A) na dati *Pm* lokus
- 2- Proporcija izolata virulentnih na oba *Pm* gena
- 3- + pozitivna veza AA ili VV; +- nejasna veza
- 4- Statistička značajnost veze pri  $P \leq 0,005$
- 5- Statistička značajnost veze pri  $\chi^2 > 5,000$

**6.2. Struktura virulentnosti bespolne populacije*****B. graminis* f. sp. *tritici***

Bespolna populacija prouzrokovala pepelnice utvrđena je pomoću pokretnih rasadnika sa sejancima diferencijalnog seta pšenice koji su u prolećnom delu vegetacije (od početka marta do kraja maja) iznošeni u polje pšenice. Ispitivanja su izvršena u lokalitetu Rimski Šančevi. Prva pojava patogena *B. graminis* f. sp. *tritici* 2010. godine utvrđena je 22.03., i taj izolat imao je samo dva virulentna gena, dok je poslednja pojava utvrđena 03.05. i izolat je imao osam virulentnih gena. Godine 2011. prva pojava prouzrokovala pepelnice utvrđena je 28.03, a poslednja 09.05. Prvi utvrđeni izolat imao je sedam, dok je poslednji imao devet gena za virulentnost. Prva pojava ispitivanog patogena 2012. godine utvrđena je 04.04., a poslednja 11.04. Izolati bespolne populacije 2012. godine nisu imali više od dva virulentna gena.

**6.2.1. Frekvencija virulentnih gena *B. graminis* f. sp. *tritici***

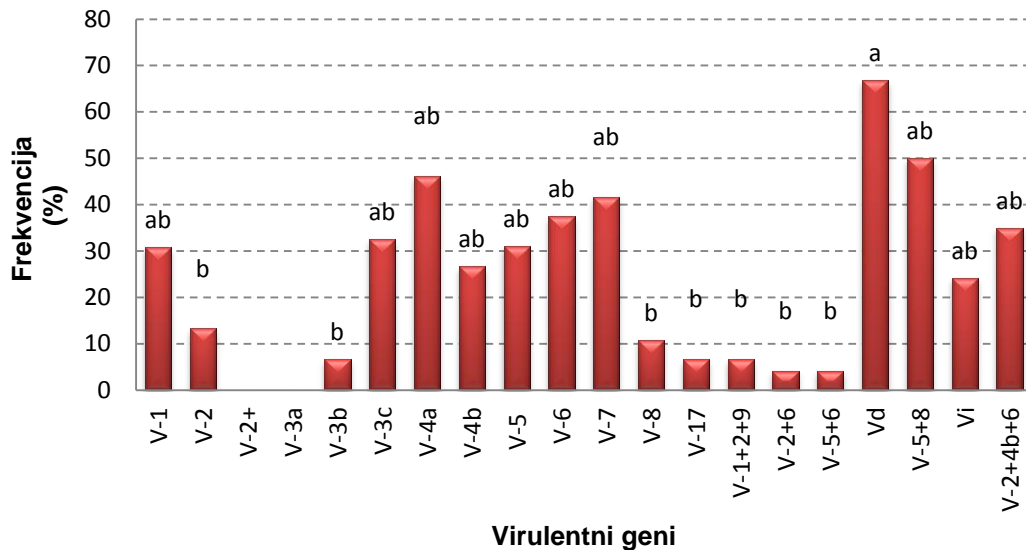
Frekvencija virulentnosti gena bespolne populacije prouzrokovala pepelnice se kretala od 0,0 do 66,8% i u okviru nje nije utvrđena statistički značajna razlika između pojedinih gena, vrednosti  $P=0,371$  (tabela 8). Ipak, primenom Fisherovog testa poredjenja sredina utvrđene su razlike u frekvenciji

virulentnosti gena (grafikon 9). Najvišu frekvenciju virulentnosti imao je gen za virulentnost prema *Mld* genu za otpornost pšenice prema prouzročivaču pepelnice i iznosio je 66,8%. Pored gena virulentnog prema *Mld*, visoku frekvenciju virulentnosti u bespolnoj populaciji je ispoljio i gen virulentan prema genu *Pm5+8*. Umerenu frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni virulentni prema *Pm1*, *Pm3c*, *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Mli* i *Pm2+4b+6*. Nisku frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni virulentni prema *Pm2*, *Pm3b*, *Pm8*, *Pm17*, *Pm1+2+9*, *Pm2+6* i *Pm5+6*. Geni za virulentnost prema *Pm3a* i *Pm2+* nisu utvrđeni u bespolnom delu populacije.

Tabela 8. Analiza varijanse frekvencije virulentnosti gena bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*

Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
Virulentnost gena	19	20755	1092,4	1,12	0,371
Greška	40	39065	976,6		
Total	59	59820			

\*Statistički značajna razlika ( $P < 0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P < 0,01$ )



a-b–različita slova ukazuju na postojanje statistički značajne razlike ( $P < 0,05$ )

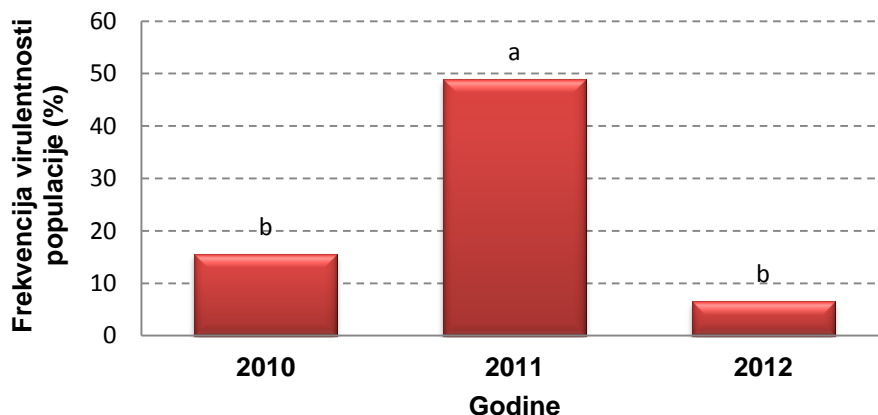
Grafikon 9. Frekvencija virulentnosti gena bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* i Fišerov test poređenja sredina

Proučavanje strukture virulentnosti bespolne populacije prouzrokovača pepelnice izvedeno je u tri uzastopne godine 2010-2012. Frekvencija virulentnosti populacije bila je najviša 2011.godine i iznosila je 49,0%, dok je 2010 i 2012. bila statistički značajno niža ( $P=0,000$ ) i iznosila je 15,6%, odnosno 6,6% (tabela 9 i grafikon 10).

Tabela 9. Analiza varijanse frekvencije virulentnosti bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine

Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
<b>Godine</b>	2	19954	9977	14,26	0,000**
<b>Greška</b>	57	39866	699,4		
<b>Total</b>	59	59820			

\*Statistički značajna razlika ( $P < 0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P < 0,01$ )

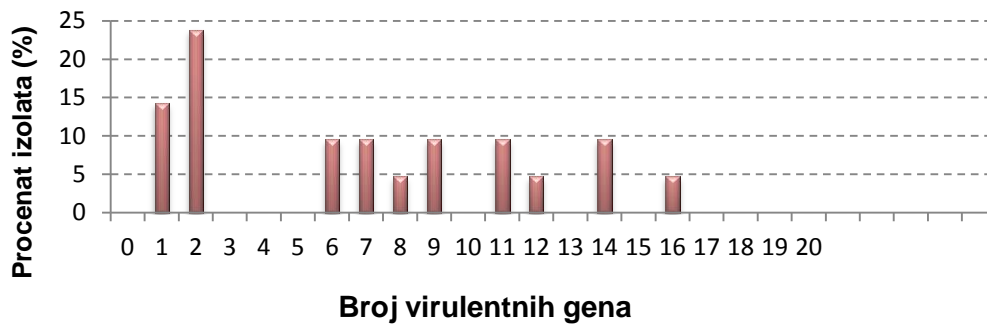


a-b—različita slova ukazuju na postojanje statistički značajne razlike ( $P < 0,05$ )

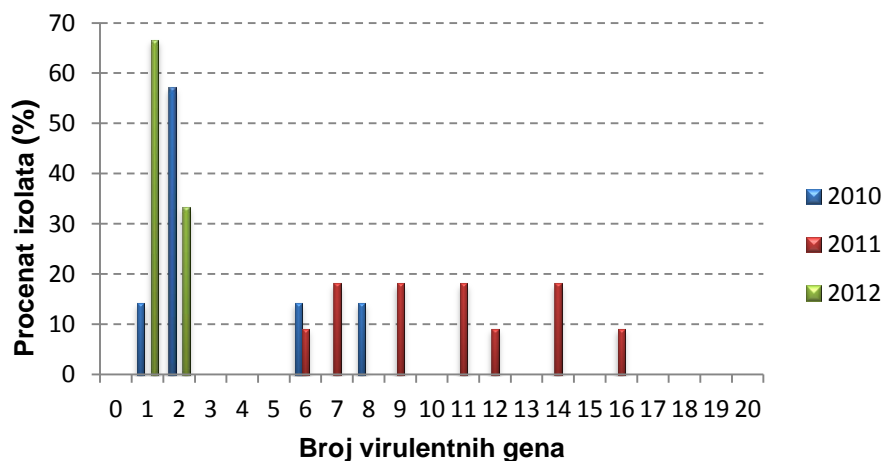
Grafikon 10. Frekvencija virulentnosti bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine i Fišerov test poređenja sredina

### 6.2.2. Kompleksnost virulentnosti izolata bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*

Kompleksnost virulentnosti izolata bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* kretala se od 1 do 15 virulentnih gena po izolatu (grafikon 11). Najveći procenat izolata (38%) posedovao je jedan ili dva gena za virulentnost. Godine 2011. kompleksnost virulentnosti izolata je bila značajno veća i kretala se između 6 i 16 virulentnih gena po izolatu, dok je 2010. najveći broj izolata posedovao jedan ili dva gena virulentnih prema *Pm* genima pšenice. Izolati koji potiču iz 2012. godine posedovali su samo jedan ili dva gena za virulentnost (grafikon 12).



Grafikon 11. Kompleksnost virulentnosti izolata bespolne populacije prouzrokovača pepelnice

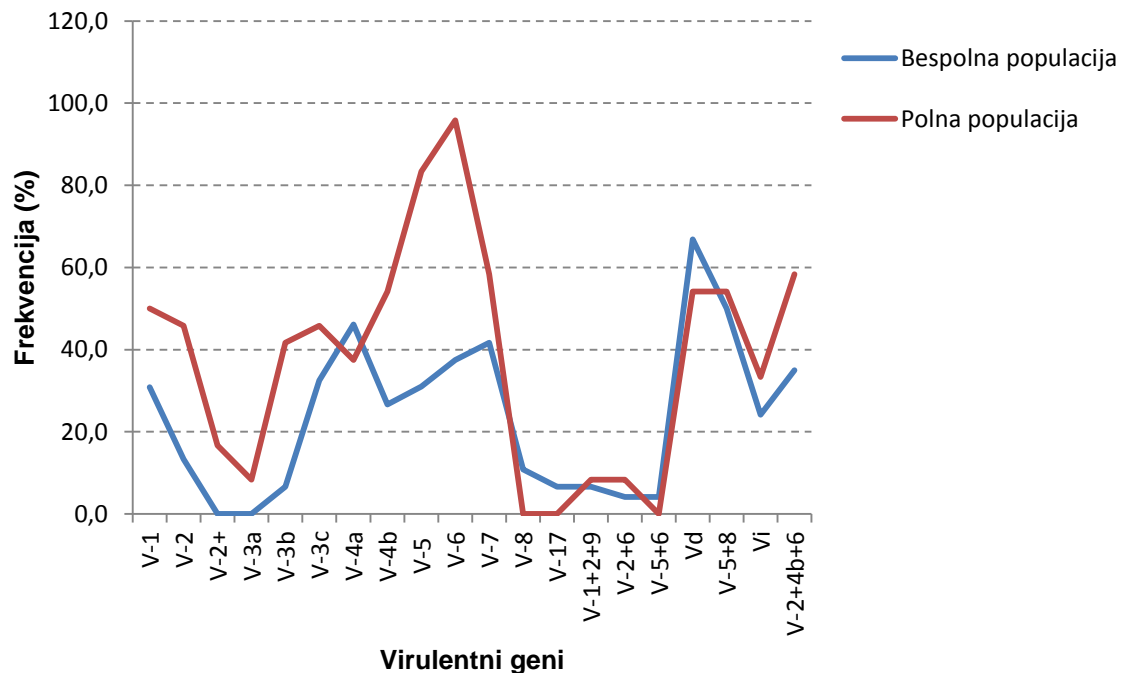


Grafikon 12. Kompleksnost virulentnosti izolata bespolne populacije prouzrokovača pepelnice u zavisnosti od godine

### 6.3. Poređenje polne i bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u lokalitetu Rimski Šančevi

Analiza strukture bespolne populacije prouzrokovača pepelnice vršena je u lokalitetu Rimski Šančevi u periodu 2010-2012. godine, dok je analiza polne populacije izvršena u periodu 2010-2013. godine u sedam lokaliteta Srbije. Za poređenje bespolne i polne populacije uzet je period od 2010-2012. godine i lokalitet Rimski Šančevi. Korelacija frekvencije virulentnosti gena između bespolne i polne populacije utvrđena je Pirsonovim koeficijentom koji je iznosio  $r=0,700$ ,

odnosno utvrđena je statistički značajna korelacija pri vrednostima  $P=0,001$ . Na grafikonu 13 dat je prikaz frekvencije virulentnosti gena polne i bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* za period 2010-2012. godine u lokalitetu Rimski Šančevi.



Grafikon 13. Frekvencije virulentnosti gena polne i bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u periodu 2010-2012. godine

#### 6.4. Struktura virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u periodu 1990-2013. godine

U periodu od 1990. do 2013. godine prikupljeni su uzorci listova pšenice sa kleistotecijama prouzrokovala pepelnice širom teritorije Srbije (ukupno 83 lokaliteta). Dobijeno je 1617 izolata, među kojima je utvrđeno 1174 patotipova. Odnos između broja patotipova i ukupnog broja izolata iznosio je 0,72, što ukazuje

na visok stepen varijabilnosti populacije, kao i na to da u polnoj populaciji *B. graminis* f. sp. *tritici* u dvadesetčetvorogodišnjem periodu nije bilo predominantnog patotipa.

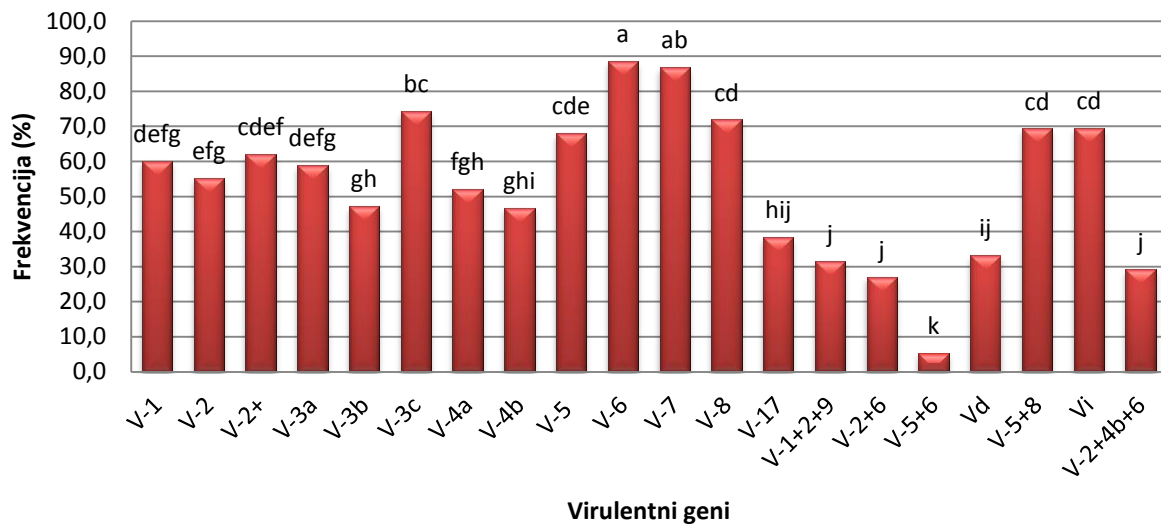
#### 6.4.1. Frekvencija virulentnosti populacije

Analizom varijanse utvrđene su statistički značajne razlike između gena za virulentnost patogena prema *Pm* genima za otpornost domaćina ( $P=0,000$ ) (tabela 9 i grafikon 14). Najvišu frekvenciju imao je gen za virulentnost prema *Pm6* (88,59%), dok je najnižu imao gen za virulentnost prema *Pm5+6* (5,32%).

Tabela 9. Analiza varijanse frekvencije virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* (1990-2013.)

Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
Virulentni geni	19	2111039	11107,3	18,64	0,000**
Greška	460	274152	596,0		
Total	479	485191			

\*Statistički značajna razlika ( $P<0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P<0,01$ )



a-k—različita slova ukazuju na postojanje statistički značajne razlike ( $P < 0,05$ )

Grafikon 14. Frekvencija virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* i Fišerov test poređenja sredina (1990-2013.)

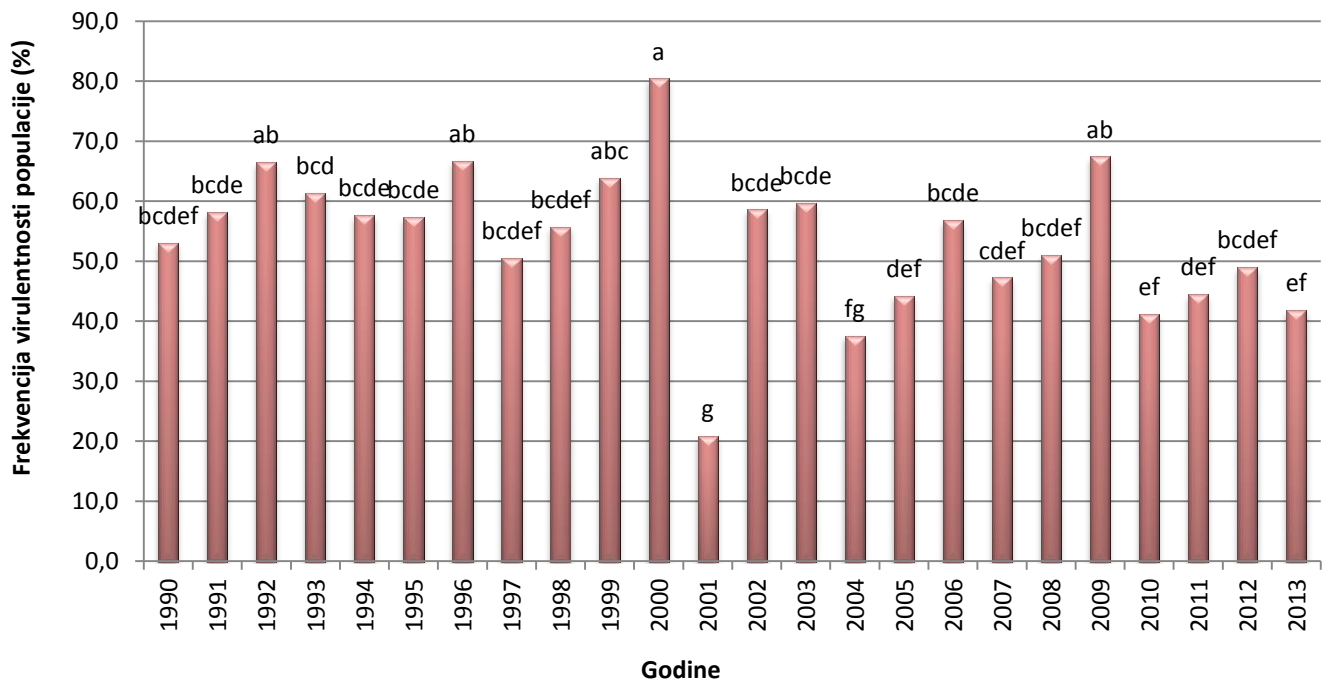
U periodu od 24 godine (1990-2013.) utvrđene su statistički značajne razlike ( $P=0,000$ ) u frekvenciji virulentnosti populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine. Analiza varijanse i Fišerov test poređenja sredina dati su u tabeli 10 i na grafikonu 15. Godine 2000. populacija *B. graminis* f. sp. *tritici* je bila najfrekventnija (80,38%), dok je već naredne godine (2001.) bila najmanje frekventna (20,82%) u ispitivanom periodu.

Tabela 10. Analiza varijanse frekvencije polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine (1990-2013.)

Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	Količnik	Nivo značajnosti
	<u>df</u>	<u>SS</u>	<u>MS</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
<b>Godine</b>	23	68277	2968,6	3,25	0,000**
<b>Greška</b>	456	416914	914,3		
<b>Total</b>	479	485191			

\*Statistički značajna razlika ( $P < 0,05$ ); \*\*Statistički visoko značajna razlika ( $P < 0,01$ )

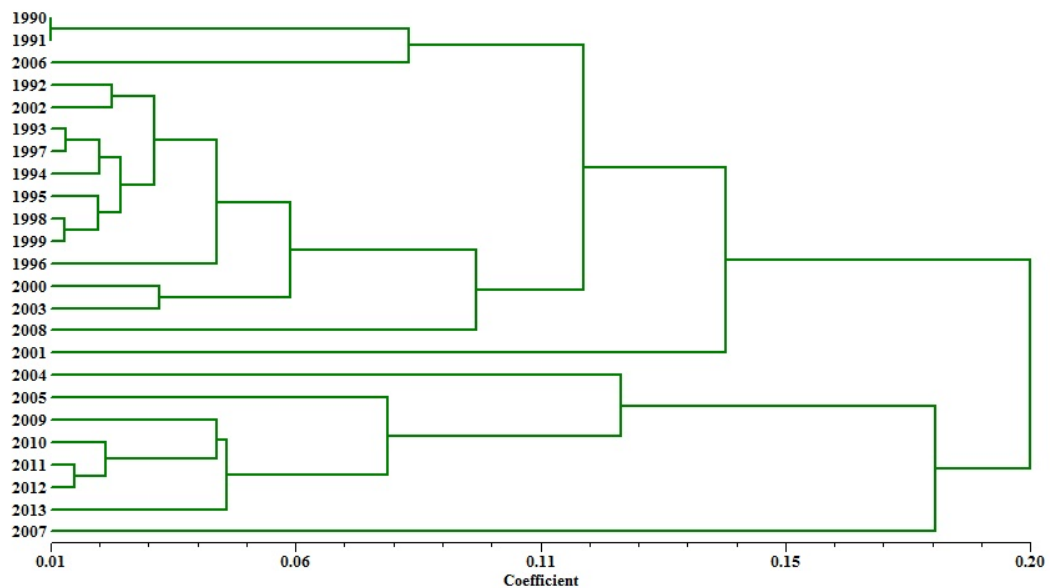




a-g–različita slova ukazuju na postojanje statistički značajne razlike ( $P < 0,05$ )

Grafikon 15. Frekvencija virulentnosti polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* u zavisnosti od godine (1990-2013.)

Na slici 10 je prikazan dendrogram koji ukazuje na genetičku udaljenost izolata u zavisnosti od godine. Izolati koji potiču iz 1990. i 1991. godine se nisu genetički razlikovali. Najniži koeficijenti genetičke udaljenosti su utvrđeni između 1993. i 1997. godine, zatim 1998. i 1999. godine, kao i između 2011. i 2012. godine. Sa stanovišta ovog istraživanja značajan je podatak da poseban klaster, čiji je koeficijent genetičke udaljenosti niži od 0,06, čine izolati koji potiču iz 2005., 2009., 2010., 2011., 2012., i 2013. godine. Na prikazanom dendrogramu uviđa se da je period od 1992-2003., sa izuzetkom 2001. godine grupisan u klaster čiji je koeficijent genetičke udaljenosti niži od 0,06.



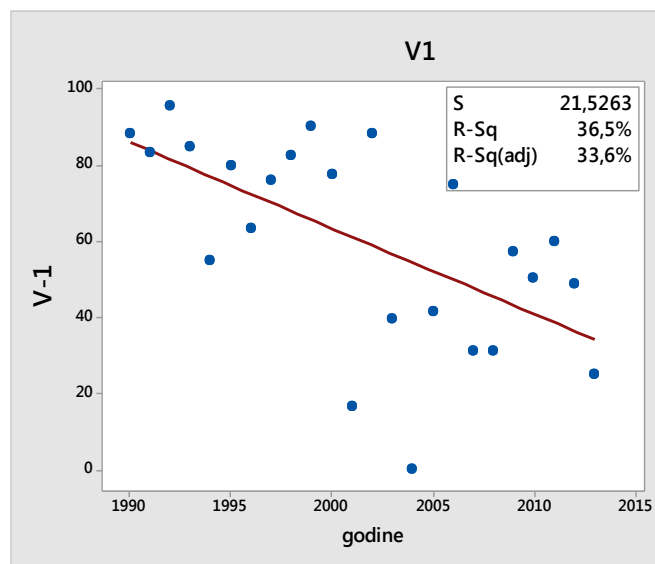
Slika 10. Dendrogram genetičke udaljenosti izolata u zavisnosti od godine (1990-2013.)

#### 6.4.2. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena *B. graminis* f. sp. *tritici* tokom ispitivanih godina (1990-2013.)

Regresionom analizom utvrđen je linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena *B. graminis* f. sp. *tritici* polne populacije tokom ispitivanih godina (1990-2013.). Značajan trend opadanja frekvencije virulentnosti utvrđen je kod gena virulentnih prema *Pm1*, *Pm2*, *Pm2+*, *Pm3a*, *Pm3c*, *Pm8* i *Pm17* (grafikon 16, 17, 18, 19, 21, 27 i 28), dok je statistički značajan trend porasta utvrđen samo kod gena virulentnih prema kombinaciji gena *Pm2+4b+6* (grafikon 35).

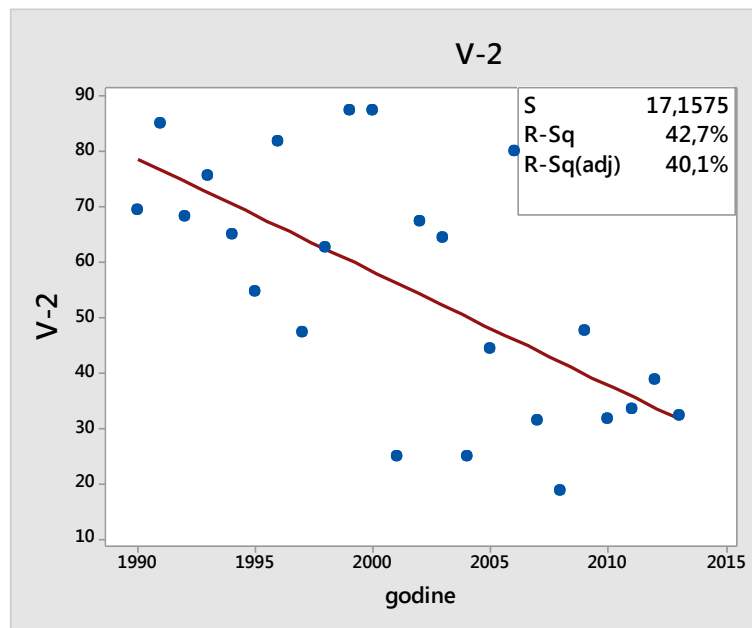
Linearni trend opadanja frekvencije virulentnosti ( $R^2=36,5\%$ ) utvrđen je kod gena virulentnog prema *Pm1* genu za otpornost pšenice tokom ispitivanog perioda (grafikon 16). Najviša frekvencija ovog gena bila je 1992. godine i iznosila je 95,6%, dok 2004. godine ovaj gen nije detektovan u polnoj populaciji. U periodu od 1990. do 2000. godine prosečna frekvencija virulentnosti iznosila je 79,8% i kao

takav pripadao je grupi gena sa visokom frekvencijom virulentnosti, dok je u periodu od 2001. do 2013. godine bila znatno niža i iznosila 43,5%, što ga u ovom slučaju svrstava u grupu umereno virulentnih gena.

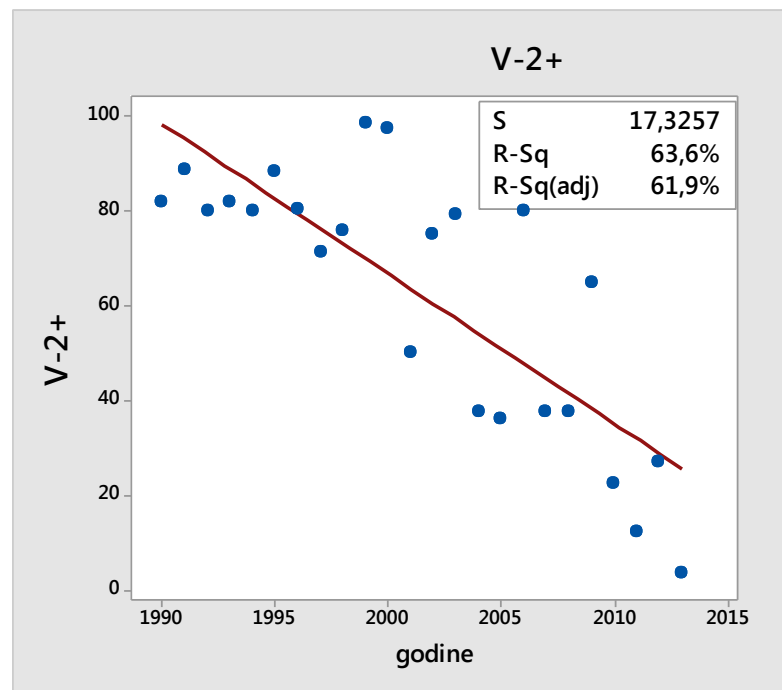


Grafikon 16. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-1

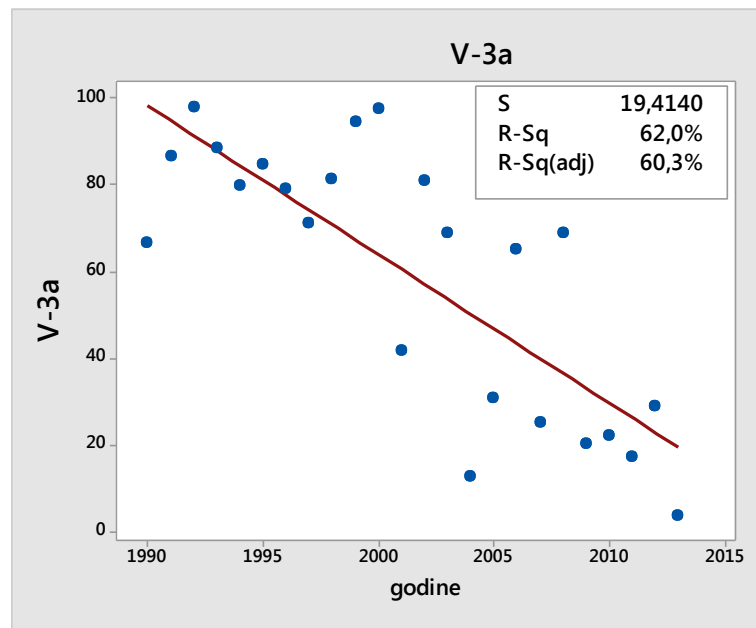
Slična situacija kao sa genom V-1 je i bila sa virulentnim genima V-2, V-2+ i V-3a, čija je frekvencija virulentnosti u periodu od 1990. do 2000. godine iznosila 71,4; 84,0 i 84,3%, respektivno, dok je u periodu od 2001. do 2013. godine iznosila 41,5; 43,3 i 37,3% (grafikon 17, 18 i 19).



Grafikon 17. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-2

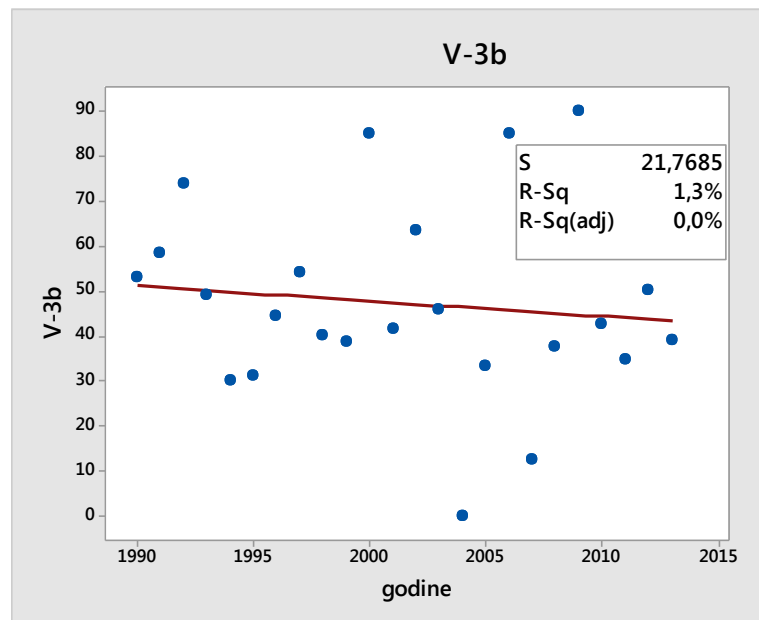


Grafikon 18. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-2+



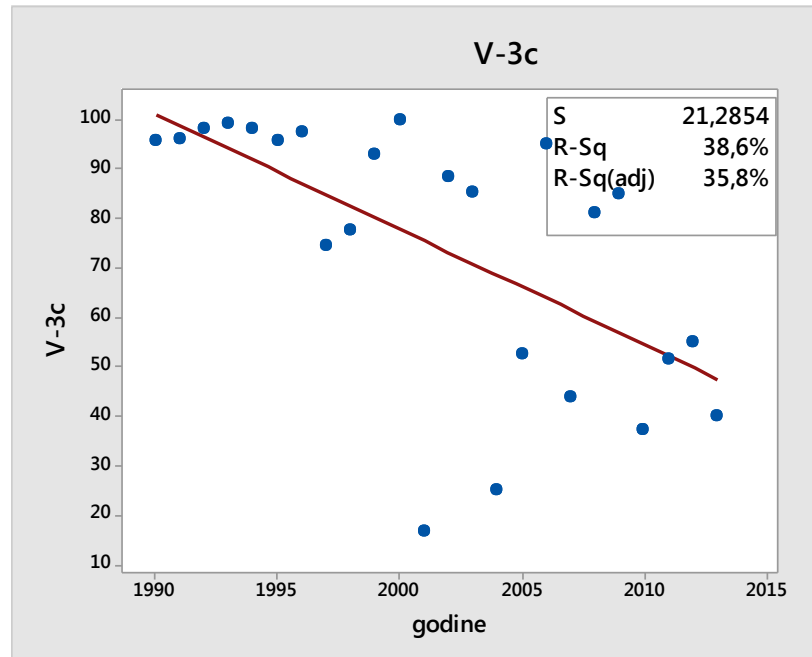
Grafikon 19. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-3a

Linearni trend frekvencije virulentnosti gena V-3b ( $R^2=1,3\%$ ) ukazuje na konstantnu pojavu umerene frekvencije ovog gena u populaciji. Prosečna frekvencija virulentnosti iznosila je 47,3% (grafikon 20).



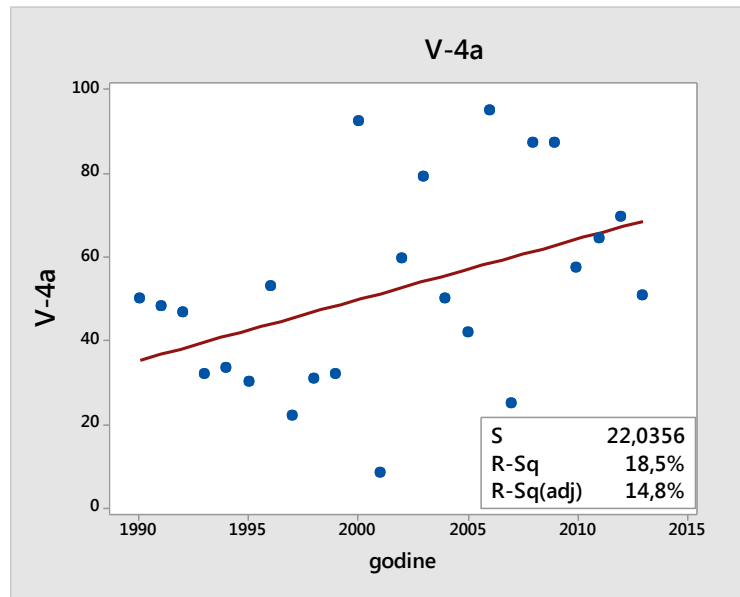
Grafikon 20. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-3b

Tokom perioda od 1990. do 2000. godine frekvencija virulentnosti gena V-3c je bila konstantno visoka (od 74,6% 1997. godine do 100,0% 2000. godine) i prosečno je iznosila 93,3%, dok je u narednom ispitivanom periodu (2001-2013.) njena frekvencija opala, ali je i dalje bila na visokom nivou (58,3%). Linearni trend opadanja frekvencije utvrđen za ovaj gen ( $R^2=38,6\%$ ) (grafikon21).

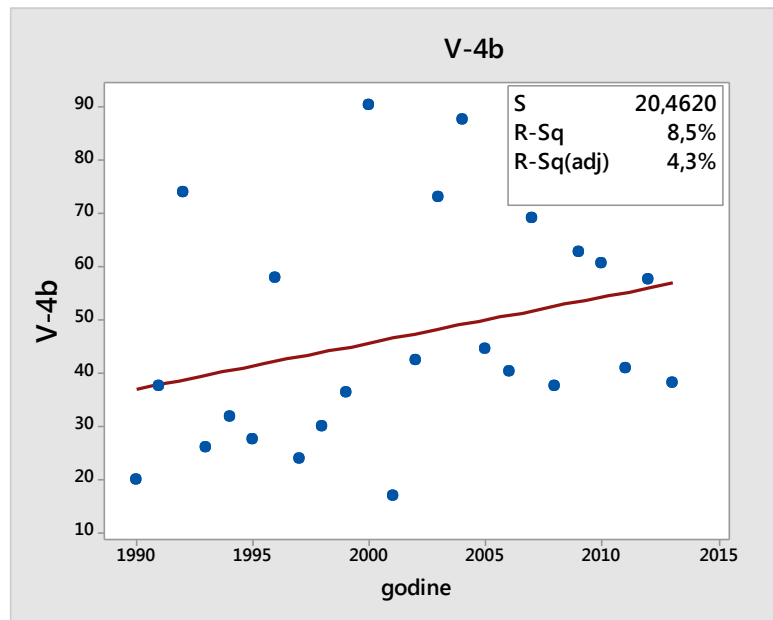


Grafikon 21. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-3c

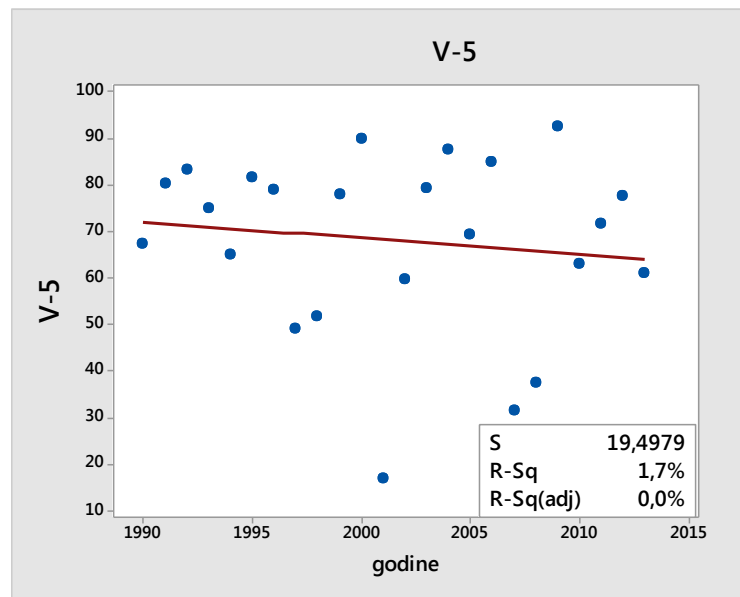
Frekvencija virulentnosti gena V-4a, V-4b i V-5 je bila konstantno na istom nivou i iznosila je 51,9; 46,7 i 68,0%, respektivno, i nije utvrđen linearni trend promene datih gena u populaciji (grafikon 22, 23 i 24).



Grafikon 22. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-4a

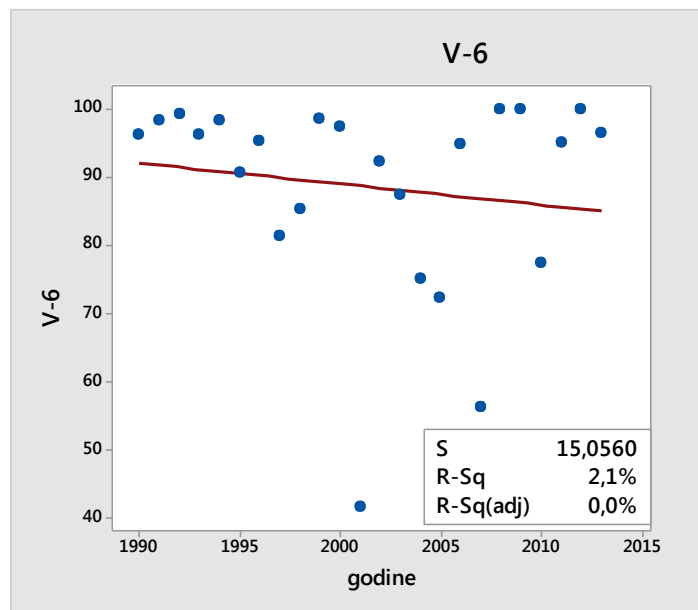


Grafikon 23. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-4b



Grafikon 24. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-5

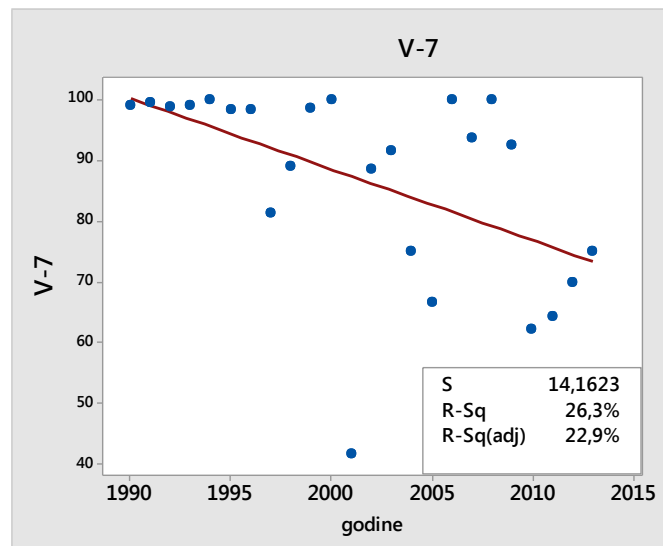
Na konstantno visokom nivou bila je i frekvencija virulentnosti gena V-6. Tokom ispitivanog perioda frekvencija virulentnosti ovog gena nije bila niža od 40,0%, i čak u šesnaest ispitivanih godina je iznosila preko 90,0% (grafikon 25).



Grafikon 25. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-6

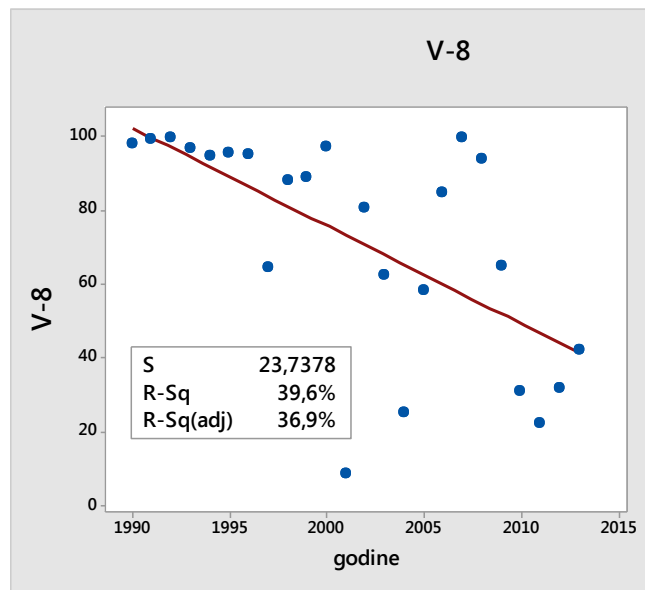


Slab linearni trend promene u frekvenciji virulentnosti utvrđen je za gen V-7 (grafikon 26). Kao ni kod gena V-6, ni kod V-7 frekvencija virulentnosti u svim ispitivanim godinama nije bila ispod 40%.



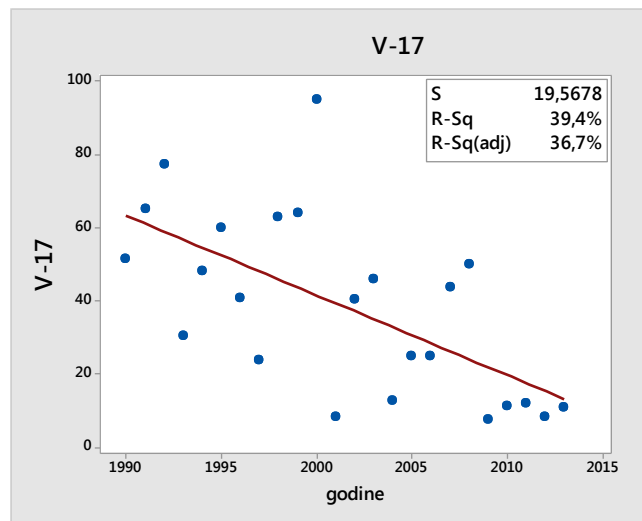
Grafikon 26. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-7

Frekvencija virulentnosti gena V-8 pokazala je linearni trend opadanja tokom godina (grafikon 27), iako je generalno bila na visokom nivou (71,9%).



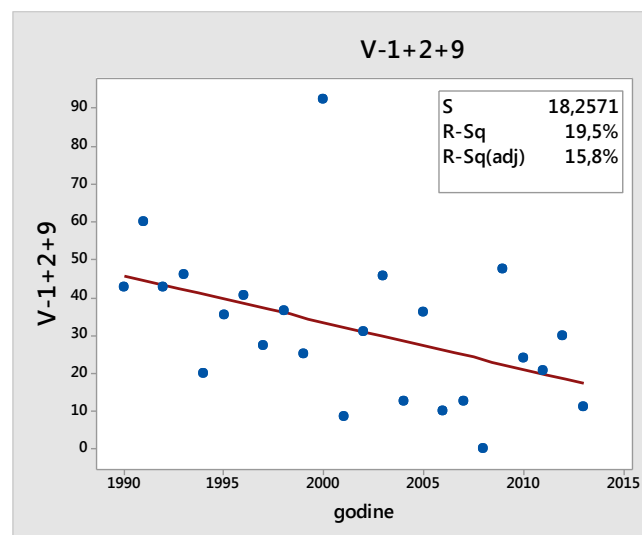
Grafikon 27. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-8

Linearni trend opadanja frekvencije virulentnosti utvrđen je i za gen V-17 (grafikon 28). U periodu 1990-2000. godine frekvencija ovog gena je iznosila 56,2%, dok je u periodu 2001-2013. godine iznosila svega 23,1%. U poslednjih pet ispitivanih godina frekvencija ovog gena iznosila je 9,9%, te na osnovu frekvencija virulenosti ovaj gen u zavisnosti od ispitivanog perioda možemo svrstati u grupu gena sa visokom (1990-2000.), umerenom (2001-2013.) ili niskom frekvencijom (2009-2013.).

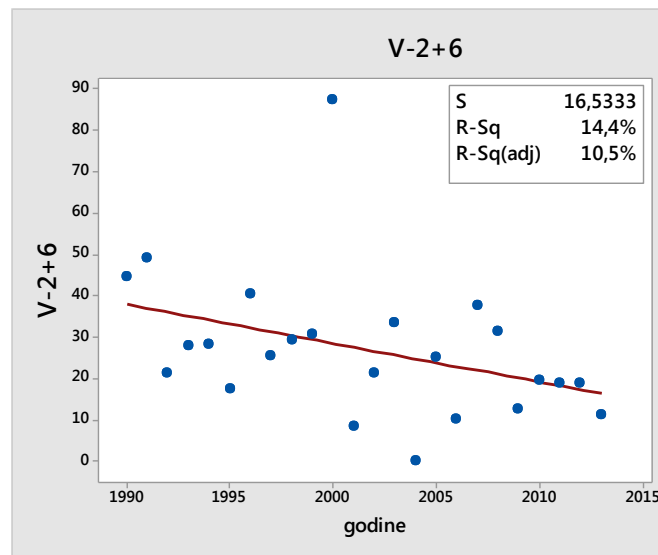


Grafikon 28. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena V-17

Frekvencija virulentnosti kombinacije gena V-1+2+9 i V-2+6 se takođe menjala u populaciji u zavisnosti od ispitivanog perioda (grafikon 29 i 30). U periodu 1990-2000. godine frekvencija virulentnosti je bila 42,6%, odnosno 36,5% dok je u periodu 2001-2013. godine frekvencija iznosila 22,2%, odnosno 19,0%. Ipak regresionom analizom nije utvrđen značajan linearni trend opadanja frekvencije pomenutih gena.

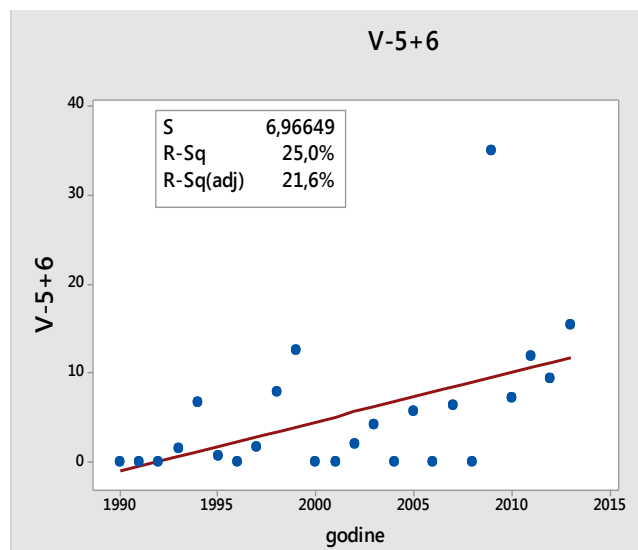


Grafikon 29. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti kombinacije gena V-1+2+9



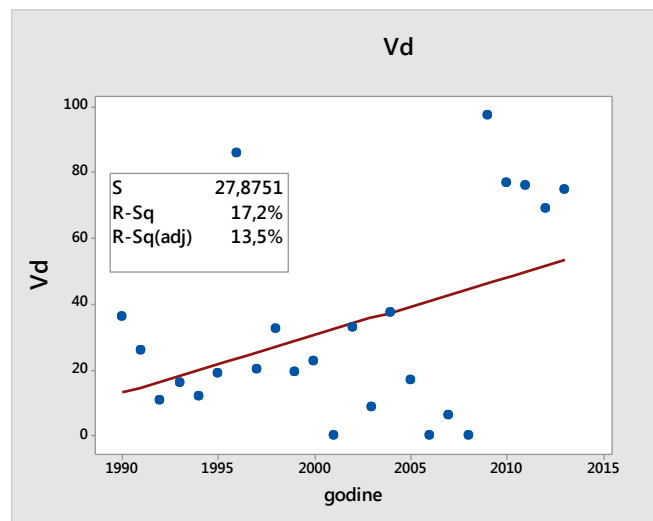
Grafikon 30. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti kombinacije gena V-2+6

Najnižu frekvenciju virulentnosti u populaciji tokom ispitivanog perioda ispoljila je kombinacija gena V-5+6. Frekvencija virulentnosti ove kombinacije gena se kretala od 0,0 (u devet ispitivanih godina) do 15,4% (2013. godine), i prosečno je iznosila 5,3%. Ipak, slab linearni trend povećanja frekvencije virulentnosti je utvrđen (grafikon 31).

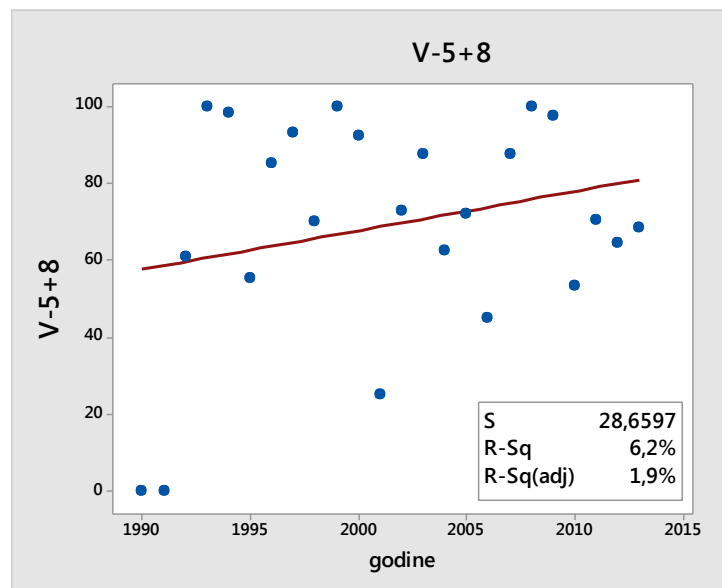


Grafikon 31. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti kombinacije gena V-5+6

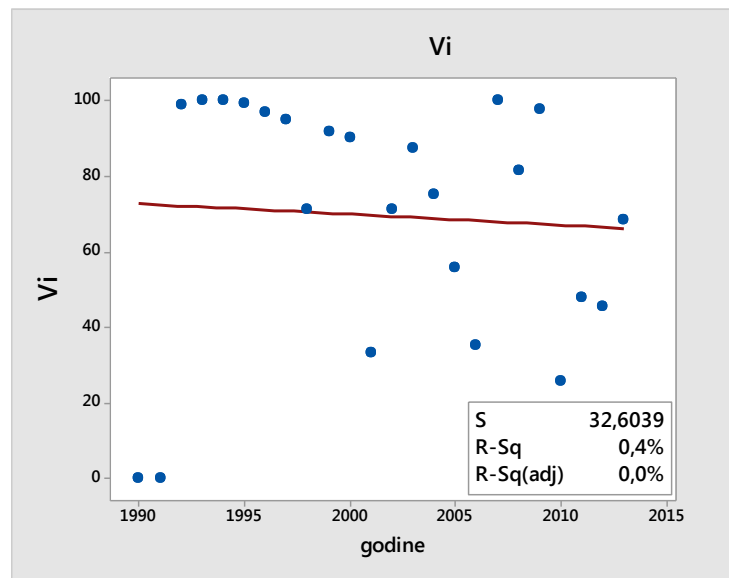
Za frekvenciju virulentnosti gena Vd, V-5+8 i Vi nije utvrđen značajan linearni trend promene u populaciji za ispitivani period (grafikon 32, 33 i 34). Gen Vd je bio konstantno na umerenom nivou, dok su geni V-5+8 i Vi bili konstantno na visokom nivou kada je u pitanju frekvencija virulentnosti.



Grafikon 32. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena Vd

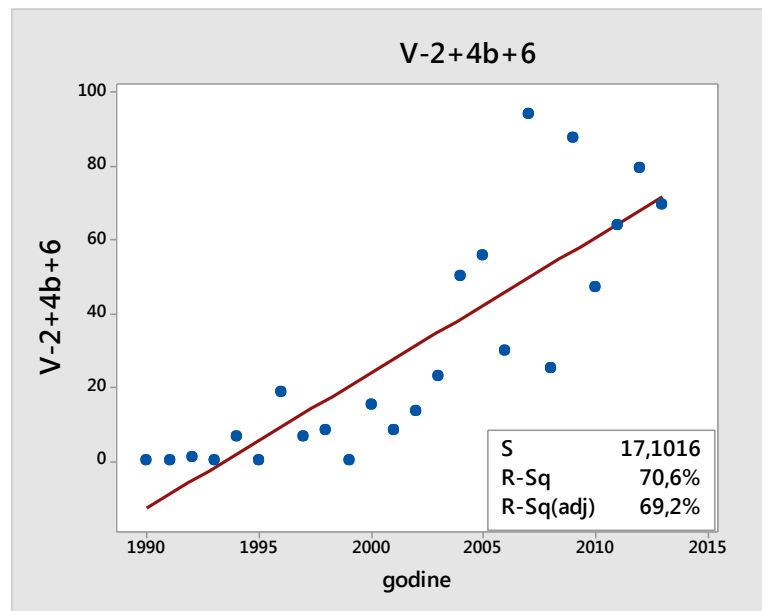


Grafikon 33. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti kombinacije gena V-5+8



Grafikon 34. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti gena Vi

Najveća odnosno najznačajnija promena u populaciji tokom ispitivanog perioda utvrđena je za kombinaciju gena V-2+4b+6. Značajan linearni trend porasta frekvencije virulentnosti utvrđen za kombinaciju ovih gena ( $R^2=70,6\%$ ) (grafikon 35). U periodu 1990-2000. godine frekvencija virulentnosti gena V-2+4b+6 je iznosila 5,2% te je kombinacija ovih gena svrstana u grupu gena sa niskom frekvencijom. U narednom periodu (2001-2013. godine) frekvencija virulentnosti date kombinacije gena se značajno povećala i iznosila je 50,0% što V-2+4b+6 svrstava u grupu visoko frekventnih gena u populaciji.



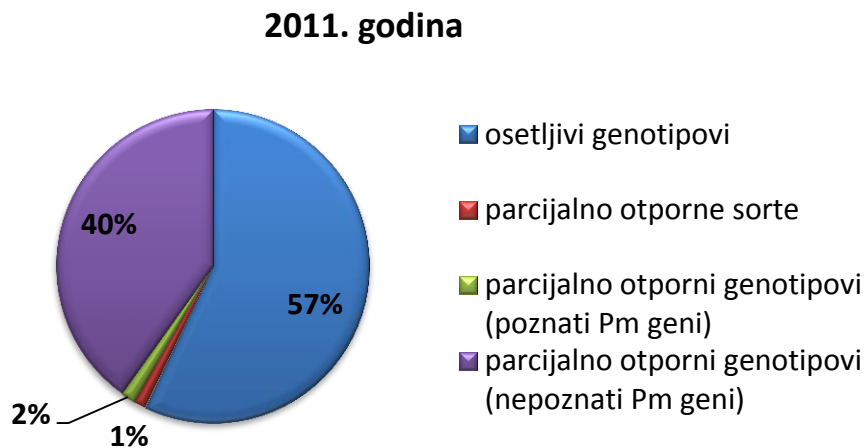
Grafikon 35. Linearni trend promene frekvencije virulentnosti kombinacije gena V-2+4b+6

### 6.5 Otpornost genotipova pšenice prema prouzročivaču pepelnice

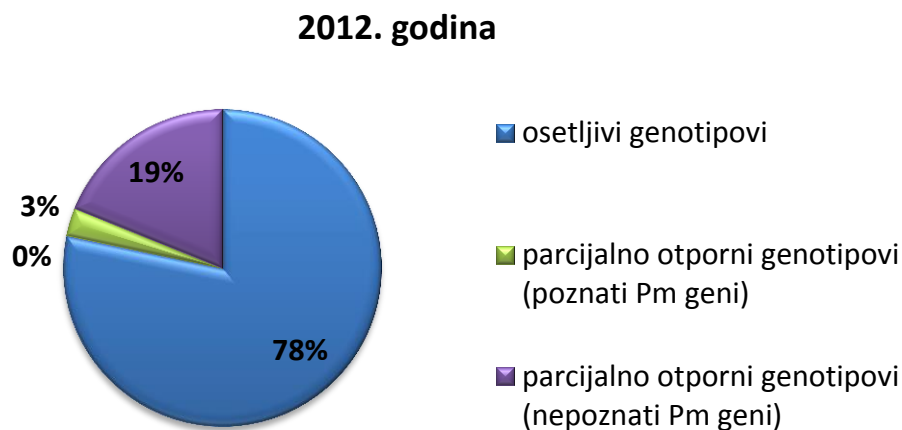
Ispitivanje otpornosti genotipova pšenice prema prouzročivaču pepelnice vršeno je u dve uzastopne godine (2011. i 2012.) veštačkom inokulacijom u stadijumu sejanaca, u kontrolisanim uslovima staklare, kao i u stadijumu odraslih biljaka (69-71 BBCH) u poljskim uslovima zaraze. Testirano je ukupno 596 genotipova, od kojih osam komercijalnih sorti pšenice, 14 genotipova sa poznatom kombinacijom *Pm* gena i 574 genotipova odabranih na osnovu dobrih potencijala za prinos i kvalitet zrna.

Izdvojeni su genotipovi koji su u stadijumu sejanaca ispoljili otpornost, odnosno kod kojih infektivni tipovi prouzročivača pepelnice nisu prelazili ocenu 6, kao i oni kod koji u stadijumu odraslih biljaka intenziteti zaraze nisu prelazili 20%.

Takvih je u prvoj godini ispitivanja (2011.) bilo ukupno 244, među kojima sedam komercijalnih sorti pšenice, devet genotipova sa poznatom kombinacijom *Pm* gena, i 232 genotipa koji su za ova ispitivanja odabrani na osnovu dobrih potencijala za prinos i kvalitet zrna (grafikon 36).



Grafikon 36. Otpornost genotipova pšenice prema prouzročivaču pepelnice (2011. godina)



Grafikon 37. Otpornost genotipova pšenice prema prouzročivaču pepelnice (2012. godina)



Sledeće godine (2012.) je u ispitivanje uključeno izdvojenih 244 genotipova. Isti kriterijumi za dalji odabir važili su i za ovu godinu. Izdvojeno je ukupno 53 genotipa, od kojih sedam sa poznatom kombinacijom *Pm* gena i 46 genotipa koji su za ova ispitivanja odabrani na osnovu dobrih potencijala za prinos i kvalitet zrna. Zastupljenost parcijalno otpornih genotipova (%) data je na grafikonu 37. Nijedna komercijalna sorta pšenice nije ispoljila otpornost prema prouzrokovaču pepelnice. Genotipovi sa poznatom kombinacijom *Pm* gena koji su ispoljili otpornost kako u stadijumu sejanaca, tako i u stadijumu odraslih biljka, bili su oni koji u svojoj genealogiji imaju roditelja sa kombinacijom gena *Pm5+6* i/ili *Pm2+4b+6*. Među komercijalnim sortama koje su bile uključene u testiranja, tri je u svojoj genealogiji imalo roditelja sa genom *Pm8*. Izdvojeno je i 46 genotipova u čijoj genealogiji nema poznatih *Pm* gena.

## 7. Diskusija

Struktura virulentnosti polne populacije patogena *B. graminis* f. sp. *tritici* ispitivana je u periodu od 2010. do 2013. godine u sedam lokaliteta teritorije Srbije. Utvrđeno je 72 patotipa od ukupno 110 dobijenih izolata. Takođe, iz podataka iz perioda od 1990. do 2013. godine utvrđeno je 1617 izolata sa ukupno 83 lokaliteta teritorije Srbije. Broj patotipova je iznosio 1174. Odnos između broja patotipova i ukupnog broja izolata za četvorogodišnji period je iznosio 0,65, a za period od 24 godine 0,72. Navedeni odnos ukazuje na to da u polnoj populaciji *B. graminis* f. sp. *tritici* kako u periodu od četiri, tako i u periodu od 24 godine nije bilo predominantnog patotipa, kao i na činjenicu da je populacija prouzrokovača pepelnice na teritoriji Srbije genetski visoko varijabilna. Rezultati ovog istraživanja ukazuju na visok potencijal za pojavu epidemije prouzrokovača pepelnice pod uslovima povoljnim za razvoj ovog patogena. Do sličnih rezultata došli su i Zeng i sar. (2014) za populaciju pepelnice koja potiče iz Kine, kao Imani i sar. (2002) za populaciju pepelnice koja potiče sa teritorije Maroka.

Tokom ispitivanih godina u ispitivanim lokalitetima identifikovana je virulentnost prema svim genima pšenice za otpornost prema prouzrokovaču pepelnice. S druge strane, značajan je i podatak da nijedna izogena linija diferencijalnog seta nije bila osetljiva na sve izolate patogena, niti je jedan izolat bio sposoban da izazove infekciju kod svih izogenih linija diferencijalnog seta.

Visok nivo virulentnosti gena prouzrokovača pepelnice ispoljen je kako tokom četvorogodišnjeg, tako i tokom dvadesetčetvorogodišnjeg perioda. Broj gena (izražen u %) sa visokom frekvencijom virulentnosti iznosio je 60% za period od 1990-2013., odnosno 30% za period 2010-2013. godine. Rezultati naših istraživanja podudaraju se sa istraživanjima drugih autora u kojim je takođe utvrđeno da je prouzrokovač pepelnice patogen za koga je karakteristična visoka frekvencija virulentnih gena (Menzies i sar., 1989; Imani i sar., 2002; Inuma i sar., 2007; Wakulinski i sar., 2007; Babayants i sar., 2015).

Istraživanja koja obuhvataju duži vremenski period su od velike važnosti sa stanovišta promena u frekvenciji virulentnosti gena, a time i promena u strukturi virulentnosti populacije patogena. U ispitivanom periodu od 1990. do 2013. godine, na teritoriji Srbije utvrđene su statistički značajne razlike u virulentnosti gena patogena prema *Pm* genima domaćina, kao i linearni trend promene u frekvenciji virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*. Značajan linearni trend opadanja frekvencije virulentnosti utvrđen je kod gena virulentnih prema *Pm1*, *Pm2*, *Pm2+*, *Pm3a*, *Pm3c*, *Pm8i* *Pm17*, dok je statistički značajan trend porasta utvrđen samo kod gena virulentnih prema kombinaciji gena *Pm2+4b+6*. Na konstantno visokom nivou bile su frekvencije gena virulentnih prema *Pm4a*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm5+8* i *Mli*. Umerena frekvencija tokom ispitivanih godina bila je karakteristična za gene virulentne prema *Pm3b*, *Pm4b* i *Mld*. Najnižu frekvenciju virulentnosti u populaciji tokom ispitivanog perioda ispoljila je kombinacija gena *V-5+6*.

Trend promene u frekvenciji virulentnosti gena prouzrokovala pepelnice praćen je širom Evropskog kontinenta, SAD-a, Kine i Australije (Felsenstein i sar., 1991; Niewoehner i Leath, 1998; Szunics i Szunics, 1999; Imani i sar., 2002; Parks i sar., 2008; Zhu i sar., 2012; Zeng i sar., 2014; Golzar i sar., 2016). Tako je utvrđena značajna razlika u frekvenciji gena patogena virulentnog prema genu *Pm1* između Evrope i SAD-a. U Evropskoj populaciji *B. graminis* f. sp. *tritici* utvrđena je visoka frekvencija gena virulentnog prema *Pm1*, dok je u populaciji SAD-a ova frekvencija bila niska. Felsenstein i sar. (1991) su devedesetih godina prošlog veka utvrdili tkzv. severno-južni gradijent virulentnosti prema genu *Pm1* u Evropi, sa najvišim frekvencijama u južnoj Francuskoj, severnoj Španiji i severnoj Italiji. Visok nivo frekvencije ovog gena utvrđen je takođe i u Maroku u periodu 1999-2000. godine (Imani i sar., 2002). U našim četvorogodišnjim ispitivanjima polne populacije virulentnost prema genu *Pm1* je bila na umerenom nivou, dok je u prethodnom periodu (od 1990. do 2000. godine) bila na visokom nivou. Kod navedenog virulentnog gena patogena utvrđen je linearni trend opadanja frekvencije virulentnosti.

Niske frekvencije virulentnosti prema genima *Pm3a* i *Pm3b* utvrđene su za područje zapadne Evrope (Felsenstein i sar., 1991), dok je u SAD-a utvrđena visoka frekvencija virulentnosti prema *Pm3a* gde je ovaj gen veoma zastupljen u sortama pšenice (Parks i sar., 2008). U našim ispitivanjima utvrđen je statistički značajan linearni trend opadanja frekvencije virulentnosti gena V-3a, pa je tako u periodu 1990-2000. godine bio visoko frekventan (84,3%), dok je u periodu 2001-2009. bio umereno frekventan (45,9%). U poslednje četiri godine istraživanja ovaj gen je imao nisku frekvenciju (17,8%), i čak frekvenciju od svega 3,6% u poslednjoj godini istraživanja (2013.). Virulentni gen V-3b je u našim ispitivanjima bio na konstantno umerenom nivou.

Visoke frekvencije virulentnosti prema genima *Pm3c* i *Pm4a* utvrđene su širom Evrope, Severne Amerike i Maroka. U našim istraživanjima dobili smo slične rezultate. Gen V-4a je bio visoko frekventan u populaciji, dok je virulentnost prema genu *Pm3c* bila na umerenom nivou u poslednje četiri istraživačke godine, ali je u ranijem periodu bila na veoma visokom nivou (93,3%).

U svom radu Imani i sar. (2002) navode da su geni za otpornost pšenice *Pm3a*, *Pm3b*, *Pm3d*, *Pm4b* i *Pm17* efikasni u pojedinim regionima sveta duži vremenski period. U našim četvorogodišnjim ispitivanjima utvrđena je efikasnost gena *Pm2+*, *Pm3a*, *Pm17* kao i kombinacije gena *Pm2+6* i *Pm5+6*.

Najnižu frekvenciju virulentnosti u populaciji tokom perioda od 24 godine ispoljila je kombinacija gena V-5+6. Frekvencija virulentnosti ove kombinacije gena se kretala od 0,0 (u devet ispitivanih godina) do 15,4% (2013. godine), i prosečno je iznosila 5,3%. Ipak, slab linearni trend povećanja frekvencije virulentnosti je utvrđen.

U istraživanju ovog rada, u svim ispitivanim godinama, frekvencija virulentnosti gena V-6 i V-7 nije bila manja od 40%. Frekvencija ovih gena je bila na konstantno visokom nivou (od 41,6 do 100%). Gen V-6 je utvrđen kod svih patotipova *B. graminis* f. sp. *tritici* koji su se pojavljivali dva ili više puta u populaciji, sa izuzetkom jednog patotipa.

Visoka virulentnost gena V-7 utvrđena je u mnogim zemljama u ranijim istraživanjima (Niewoehner i Leath, 1998; Szunics i Szunics, 1999). U istraživanjima virulentnosti polne populacije Poljske, Czembor i sar. (2014) u periodu 2008-2010. godine, visoku frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni V-6, zatim V-5, V-7, kao i kombinacija gena V-5+8 što se poklapa sa rezultatima istraživanja ovog rada. Takođe, u istraživanjima Zeng i sar. (2014) više od 80% izolata je bilo virulentno prema genima *Pm6* i *Pm5a*, što se takođe u potpunosti poklapa sa rezultatima naših istraživanja.

Na teritoriji SAD-a, Parks i sar. (2008) su utvrdili značajni trend povećanja frekvencije virulentnosti gena prema *Pm17* u periodu 2003-2005. godine u odnosu na istraživanja Niewoehner i Leath-a (1998) 1994-1995. godine za istu teritoriju, kada je frekvencija virulentnosti ovog gena bila na niskom nivou. Ovakav trend se objašnjava širokom upotrebom sorti pšenice koje poseduju dati gen za otpornost. Takođe, istraživanja na teritoriji Poljske (Czembor i sar., 2014) potvrđuju visoku frekvenciju virulentnosti gena V-17. U našim istraživanjima došli smo do suprotnih podataka, gde je za gen V-17 utvrđen linearni trend opadanja frekvencije virulentnosti. U periodu 1990-2000. godine frekvencija ovog gena je iznosila 56,2%, dok je u periodu 2001-2013. godine iznosila svega 23,1%. U poslednjih pet godina istraživanja frekvencija ovog gena je iznosila 9,9%, te na osnovu frekvencija virulenosti ovaj gen u zavisnosti od ispitivanog perioda možemo svrstati u grupu gena sa visokom (1990-2000.), umerenom (2001-2013.) ili niskom frekvencijom virulentnosti (2009-2013.). U istraživanjima Zeng i sar. (2014) gen *Pm17* pokrivaio je otpornost prema većini izolata patogena sakupljenih iz različitih oblasti Kine.

Rezultati istraživanja tokom perioda od 24 godine ukazuju na to da je najveća odnosno najznačajnija promena u populaciji karakteristična za kombinaciju gena V-2+4b+6. U periodu 1990-2000. godine frekvencija virulentnosti V-2+4b+6 je iznosila 5,2% te je kombinacija ovih gena svrstana u grupu gena sa niskom frekvencijom virulentnosti. U narednom periodu (2001-2013. godine) frekvencija virulentnosti date kombinacije gena se značajno

povećala i iznosila je 50,0%, što V-2+4b+6 svrstava u grupu visoko frekventnih gena u populaciji.

Frekvencija virulentnosti je pod jakim uticajem gena za otpornost sorata koje se gaje u određenim područjima (Clarkson i Slater, 1999; Niewoehner i Leath, 1998; Imani i sar., 2002). S obzirom da je virulentnost gena *B. graminis* f. sp. *tritici* u ovom istraživanju bila visoka prema genima *Pm6*, *Pm4a*, *Pm5*, *Pm7*, *Mld* kao i prema kombinaciji gena *Pm5+8* i *Pm2+4b+6* dolazi se do zaključka da su ovi geni prevalentni u sortama koje se trenutno gaje. S druge strane, najmanju frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni *B. graminis* f. sp. *tritici* prema *Pm17*, *Pm2+* i kombinacijama gena *Pm2+6* i *Pm5+6* što ukazuje na to da su ovi geni retki ili odsutni u sortama koje se trenutno gaje. Nažalost, znanje o genima za otpornost prema prouzročivaču pepelnice u sortama pšenice koje se trenutno gaje je ograničeno, te ova hipoteza ne može biti i potvrđena.

Utvrđivanje veze gena na avirulentnim lokusima je od interesa sa stanovišta izbora strategije u selekciji i oplemenjivanju na otpornost pšenice prema prouzročivaču pepelnice. Piramiding gena je oplemenjivački metod čiji je cilj „okupiti” više gena sa poznatim pozitivnim efektima na ciljane svojstva. Uglavnom se koristi u poboljšanju postojećih elitnih sorti kada su u pitanju određena svojstva za koje su identifikovani geni sa jakim pozitivnim efektom.

Piramiding trenutno otpornih *Pm* gena sa kojima su odgovarajući geni za avirulentnost povezani, treba da da dugotrajnije rešenje zbog niske verovatnoće da će doći do mutacije datog izolata za oba gena za otpornost (Brown i Jessop, 1995). Čak i ako je virulentnost prema određenim *Pm* genima niska, tj. nije odsutna, razvoj sorti sa takvom kombinacijom *Pm* gena može biti od koristi, jer je verovatnoća razvitka patogenih izolata sa odgovarajućim visoko frekventnim virulentnim genima i dalje mala, posebno ako se populacija patogena drži na relativno niskom nivou (Burdon, 1993). Piramiding gena se smatra značajnom strategijom u oplemenjivanju pšenice na otpornost prema prouzročivaču pepelnice (Hsam, 2002).

U našem istraživanju utvrđene su niske frekvencije virulentnosti *B. graminis* f. sp. *tritici* prema genima *Pm17*, *Pm2+*, *Pm2+6* i *Pm5+6*. Nijedan izolat nije ispoljio potpunu virulentnost prema kombinaciji ovih gena, tj. u polnoj populaciji patogena u ispitivanom periodu nije bilo izolata koji su virulentni prema sva četiri gena za otpornost pšenice. S druge strane, analizom veze između gena avirulentnih lokusa utvrđena je pozitivna avirulentna veza između parova gena virulentnih prema *Pm17* i *Pm2+6*, *Pm2* i *Pm2+*; *Pm2+* i *Pm3a*; *Pm2+* i *Pm1+2+9*; *Pm2+* i *Pm2+4a+6*; *Pm3a* i *Pm8*; *Pm3a* i *Pm1+2+9*; *Pm3a* i *Pm2+6*; *Pm8* i *Pm17*; *Pm17* i *Pm1+2+9*; *Pm17* i *Pm2+6* i parova gena *Pm1+2+9* i *Pm2+6*. Piramiding ovih parova gena može biti dobra strategija za produžetak perioda efikasne otpornosti određene sorte.

Ranije studije su takođe utvrdile značajne veze između parova avirulentnih gena (Imani i sar., 2002; Parks i sar., 2008; Czembor i sar., 2014; Zeng i sar., 2014). Zeng i sar. (2014) su utvrdili značajnu vezu između gena virulentnih prema *Pm4b* i *Pm8* u populaciji patogena. Wang i sar. (2005) su utvrdili da je kombinacija ova dva gena za otpornost prema pepelnici najčešća u čak 56 kineskih sorti pšenice, te kao zaključak proizilazi da je selekcionarni pritisak sorte uslovio pojavu virulentnih izolata sa ova dva virulentna gena. S druge strane, Parks i sar. (2008) su u istraživanju populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* istočnog dela SAD-a utvrdili jaku pozitivnu vezu između gena virulentnih prema *Pm8* i *Pm12*. Međutim, s obzirom da gen *Pm12* nije poznat u američkim sortama pšenice, ova veza nije posledica selektivnog pritiska vezanih otpornih gena domaćina, nego verovatno vezanih gena patogena.

Kompleksnost virulentnosti svih testiranih izolata polne populacije patogena se kretala od 1 do 18 virulentnih gena po izolatu. Najveći broj izolata (14%) posedovao je 5 gena za virulentnost prema *Pm* genima pšenice, dok je više od 50% izolata posedovalo od 9 do 14 gena za virulentnost. Do sličnih rezultata došli su i Persaud i Lipps (1995), Imani i sar. (2002); Parks i sar. (2008), kao i Zeng i sar. (2014).

Proučavajući fiziološke rase na teritoriji nekadašnje Jugoslavije, Kostić i Pribaković (1981) su utvrdili da najveći broj rasa poseduje dva do tri virulentna gena. Stojanović i sar. (1991) su 1988. godine utvrdili da u populaciji preovladavaju patotipovi sa četiri do sedam virulentnih gena, a već naredne godine broj virulentnih gena se povećao na pet do osam. Jevtić i sar. (1996) su na teritoriji Srbije utvrdili kompleksne patotipove prouzrokovača pepelnice pšenice sa po 8-11 virulentnih gena 1996. godine, i sa 8-14 virulentnih gena 1998. godine (Jevtić i Stojanović, 1998).

Prema istraživanjima Costamilan (2005) na teritoriji Brazila najveći broj patotipova prouzrokovača pepelnice imao je sedam gena za virulentnost, a broj se kretao od tri do deset. U tridesetogodišnjem ispitivanju strukture populacije prouzrokovača pepelnice na teritoriji Mađarske, Szunics i sar. (2001) su utvrdili značajne promene u kompleksnosti virulentnosti izolata. Na početku njihovih istraživanja broj virulentnih gena je postepeno rastao sa jedan na tri, zatim od tri do pet kasnih sedamdesetih, te je broj rastao na šest i sedam, 1983. i 1987. godine, respektivno. Značajne promene u kompleksnosti populacije ovi autori povezuju sa uvođenjem u proizvodnju genotipova pšenice sa novim *Pm* genima za otpornost prema prouzrokovaču pepelnice.

S obzirom da je u ovim istraživanjima većina utvrđenih patotipova polne populacije bila kompleksna, strategije u oplemenjivanju pšenice prema prouzrokovaču pepelnice moraju to uzeti u obzir. Prisustvo patotipova sa više od 11 virulentnih gena može prouzrokovati brz gubitak otpornosti sorti koje poseduju jedan ili više gena za otpornost (Imani i sar., 2002). U mnogim istraživanjima utvrđeno je da je rasno nespecifična otpornost efikasna i dugotrajna (Gustafson i Shaner, 1982; Griffey i sar., 1993). Ovaj tip otpornosti, poznat kao parcijalna ili otpornost odraslih biljaka, je dobra alternativa kratkotrajnoj rasno specifičnoj otpornosti koja se zasniva na major genima.

U četvorogodišnjim istraživanjima ove disertacije nisu utvrđene statistički značajne razlike u frekvenciji virulentnosti polne populacije po godinama, ali jesu u periodu od 24 godine. Frekvencije virulentnosti polne populacije za četvorogodišnji



period su se kretale od 41,09% 2010. godine, do 48,96% 2012. godine. Takođe, rezultati ovih istraživanja ukazuju na to da za ovaj period nisu utvrđene značajne genetičke razlike između izolata u zavisnosti od godine. S druge strane, klaster analizom izolata koji potiču iz perioda od 24 godine utvrđen je visok stepen genetičkog diverziteta izolata u zavisnosti od godine. Koeficijent genetičke udaljenosti za izolate koji potiču iz 1990. i 1991. godine je iznosio 0,0, što ukazuje da se izolati prikupljeni u ovim godinama nisu genetički razlikovali. Najniži koeficijenti genetičke udaljenosti su utvrđeni između 1993. i 1997. godine, zatim 1998. i 1999. godine, kao i između 2011. i 2012. godine. Sa stanovišta ovog istraživanja značajan je podatak da poseban klaster, čiji je koeficijent genetičke udaljenosti niži od 0,06, čine izolati koji potiču iz 2005, 2009, 2010, 2011, 2012 i 2013. godine. Takođe je period od 1992-2003., sa izuzetkom 2001. godine grupisan u klaster čiji je koeficijent genetičke udaljenosti niži od 0,06.

U lokalitetu Sremska Mitrovica, utvrđena je najniža frekvencija virulentnosti populacije od 17,6%. U ovom lokalitetu nije utvrđena virulentnost prema čak 11 ispitivanih gena za otpornost prema prouzročivaču pepelnice (*Pm2*, *Pm2+*, *Pm3a*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm4b*, *Pm8*, *Pm17*, *Pm1+2+9*, *Pm2+6* i *Pm5+6*). Virulentnost prema ostalim genima je bila na umerenom nivou, osim prema genu *Pm6* prema kom je virulentnost bila na visokom nivou. Najvišafrekvencija virulentnosti je utvrđena u lokalitetu Crepaja (57,25%), zatim u lokalitetima Despotovo, Čortanovci i Sombor.

Utvrđivanjem Nei's standardne genetičke distance (Nei, 1972), izolati koji potiču sa sedam lokaliteta teritorije Srbije grupisani su u klastere. Poseban klaster činili su izolati koji potiču sa lokaliteta Rimski Šančevi i Despotovo i između njih nisu utvrđene genetičke razlike. Nizak koeficijent genetičke udaljenosti utvrđen je između izolata prikupljenih u lokalitetima Sombor i Crepaja, kao i između ova dva lokaliteta i lokaliteta Čortanovci. Najveći koeficijent genetičke udaljenosti (38%) utvrđen je između izolata koji potiču sa lokaliteta Sremska Mitrovica i izolata koji potiču sa ostalih šest lokaliteta. Za klasterizaciju izolata, kao i za utvrđivanje frekvencije virulentnosti populacije polazi se od frekvencije virulentnih gena izolata. S obzirom na to da je u lokalitetu Sremska Mitrovica utvrđena najniža frekvencija

virulentnosti populacijekoja se statistički značajno razlikovala od frekvencije virulentnosti populacije ostalih lokaliteta, logično je da je utvrđena i najveća genetička udaljenost između izolata koji potiču iz ovog lokaliteta i izolata koji potiču sa ostalih lokaliteta.

Između genetičke i geografske udaljenosti izolata prouzrokovala pepelnice za ispitivane lokalitete nije utvrđena statistički značajna linearna veza ( $R^2=0,7\%$ ). Lokaliteti Rimski Šančevi i Despotovo za koje nije utvrđena genetička udaljenost između izolata se nalaze na svega 45 km udaljenosti. Međutim, mala genetička udaljenost je utvrđena između izolata koji potiču sa ovih lokaliteta i izolata koji potiču iz lokaliteta Aleksinac, a koji se nalazi na 278-330 km geografske udaljenosti, odnosno na različitim krajevima teritorije Srbije.

U istraživanjima Czembor i sar. (2014) na teritoriji Poljske nije pronađena veza između lokaliteta i frekvencije virulentnosti populacije prouzrokovala pepelnice, odnosno lokaliteti koji su grupisani po sličnosti u frekvenciji virulentnosti populacije nalaze se na različitim teritorije Poljske. U istraživanjima na teritoriji Slovačke, (Slovakova i sar., 2004) utvrđeno je da geografske barijere kao što su planine nemaju značajnu ulogu u sprečavanju širenja spora prouzrokovala pepelnice. Autori ovog istraživanja nisu utvrdili statistički značajne razlike u populaciji prouzrokovala pepelnice između različitih lokaliteta Slovačke. Nasuprot tome, Parks i sar. (2008) su na osnovu svojih istraživanja zaključili da se populacija prouzrokovala pepelnice istočnog dela SAD-a razlikuje geografski. Kao moguće razloge za to ovi autori navode zastupljenost komercijalnih sorti koje nose različite *Pm* gene za otpornost u različitim lokalitetima. Takođe, Zeng i sar. (2014) su utvrdili značajnu linearnu vezu između genetičke udaljenosti unutar populacije pepelnice i geografske udaljenosti između lokaliteta teritorije Kine, odnosno regresiona analiza je pokazala da genetička različitost između populacija prouzrokovala pepelnice pšenice raste sa geografskom razdaljinom između lokaliteta. Rezultati koji potiču sa teritorije SAD-a i Kine nisu u saglasnosti sa rezultatima ovog istraživanja, kao ni sa rezultatima istraživanja koja potiču sa teritorije Poljske i Slovačke. Međutim, kada je u pitanju geografska udaljenost

između lokaliteta treba imati u vidu da je teritorija Srbije po površini značajnije manja od teritorije SAD-a, kao i Kine. Udaljenost između ispitivanih lokaliteta ove dve zemlje je iznosila preko 500 km, dok se udaljenost između lokaliteta Srbije kretala od 20 do 380 km.

Bespolna populacija prouzrokovala pepelnice ispitivana je u lokalitetu Rimski Šančevi. Frekvencija virulentnosti populacije bila je najviša 2011. godine i iznosila je 49,0%, dok je 2010. i 2012. bila statistički značajno niža i iznosila je 15,6%, odnosno 6,6%. Geni za virulentnost prema genima *Pm3a* i *Pm2+* nisu utvrđeni u bespolnom delu populacije. Najvišu frekvenciju virulentnosti imao je gen za virulentnost prema *Mld* genu za otpornost pšenice prema prouzrokovala pepelnice i iznosio je 66,8%. Pored gena virulentnog prema *Mld*, visoku frekvenciju virulentnosti u bespolnoj populaciji je ispoljio i gen virulentan prema genu *Pm5+8*. Umerenu frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni virulentni prema *Pm1*, *Pm3c*, *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Mli* i *Pm2+4b+6*. Nisku frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni virulentni prema *Pm2*, *Pm3b*, *Pm8*, *Pm17*, *Pm1+2+9*, *Pm2+6* i *Pm5+6*.

Prva proučavanja bespolne populacije na teritoriji Srbije izvršio je Jevtić (1993), pomoću originalnog uređaja (tkzv. hvatač spora). U istraživanjima ovog autora najveću učestalost u populaciji 1991. godine imali su geni virulentni prema *Pm1*, *Pm2*, *Pm2+*, *Pm3c*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm6* i *Pm8*. S druge strane, radovi objavljeni u svetu odnose se većinom na ispitivanje strukture polne populacije prouzrokovala pepelnice.

Kompleksnost virulentnosti bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* jerasla sa porastom fenofaze useva. U martu 2010. godine kompleksnost virulentnosti je iznosila dva virulentna gena, dok je u maju iste godine iznosila osam virulentnih gena. Prvi utvrđeni izolat u martu 2011. imao je sedam, dok je poslednji (u maju) imao devet gena za virulentnost. U ispitivanom periodu (mart-jun) u populaciji 2012. godine izolati *B. graminis* f. sp. *tritici* su utvrđeni samo tokom aprila, i nisu imali više od dva virulentna gena. Ovaj podatak značajan je i

sa stanovišta da je frekvencija populacije patogena u ovoj godina bila veoma niska i iznosila je svega 6,6%.

Za poređenje bespolne i polne populacije uzet je period od 2010-2012. godine u lokalitetu Rimski Šančevi, odnosno period i lokalitet u kojima su se vršila ispitivanja oba dela populacije. Statistički značajne korelacije su utvrđene između polne i bespolne populacije ( $r=0,700$ ,  $P=0,001$ ). Frekvencija virulentnih gena V-2+6, V-5+6, V-17, V-8 i V-1+2+9 je bila na konstantno niskom nivou i u bespolnom i u polnom delu populacije prouzrokovača pepelnice. S druge strane, frekvencije virulentnih gena V-5+8 i Vd su bile na konstantno visokom nivou kako u bespolnom, tako i u polnom delu populacije. Dobijeni rezultati su očekivani, jer prouzrokovač pepelnice primarne infekcije vrši pored konidija i putem askospora (polni stadijum), a zatim prelazi u konidijski bespolni stadijum, koji može da ima veliki broj ciklusa, i na kraju vegetacije obrazuje plodnosna tela koja predstavljaju polni stadijum, a kojim preživljava nepovoljne uslove spoljašnje sredine. S obzirom da nema objavljenih radova koji se bave tematikom korelacije polne i bespolne populacije prouzrokovača pepelnice, navedeni podatak je od značaja za dalja proučavanja populacije ovog patogena.

Analiza strukture virulentnosti bespolne populacije ima određene prednosti u odnosu na polnu. Proučavanjem polne populacije prikupljanjem kleistotecija krajem vegetacije useva dobijamo uvid u njen potencijal virulentnosti za narednu godinu. Analiza strukture bespolne populacije omogućava prognozu pojave patogena i njegove virulentnosti u tekućoj godini, a time omogućava pravovremenu odluku o merama kontrole u toku vegetacije. Takođe, kod bespolne populacije infektivni tip predstavlja produkt interakcije gena domaćina i gena patogena u određenim agroklimatskim uslovima.

Praćenje virulentnosti, diverziteta i dinamike populacije prouzrokovača pepelnice je preduslov za efikasnu primenu rasno specifičnih *Pm* gena. Podaci o virulentnosti pomažu u odabiru *Pm* gena za oplemenjivačke svrhe (Heun, 1987). Ukoliko su neki specifični geni za otpornost prevaziđeni od strane patogena, onda

je njihova kombinacija od male koristi oplemenjivačku strategiju kao što je piramiding gena za otpornost.

Visok stepen varijabilnosti populacije prouzrokovača pepelnice u istraživanjima ovog rada, kao i činjenica da u populaciji nije bilo predominantnog patogena, ukazuju da seksualna reprodukcija i genetička rekombinacija imaju veoma važnu ulogu u životnom ciklusu ovog patogena. S obzirom na visok stepen varijabilnosti, kao i kompleksnosti izolata u populaciji, oplemenjivanje na otpornost prema ovom patogenu ne može biti trivijalan i lak zadatak.

Karakter interakcije između patogena i domaćina se pored epidemioloških proučavanjima strukture populacije patogena bazira i na proučavanju mehanizama otpornosti domaćina (Czembor i sar., 2014). Otpornost domaćina je ekonomična mera kontrole prouzrokovača pepelnice, kao i ekološka, jer smanjuje upotrebu fungicida (Bennett, 1984; Hsam i Zeller, 2002). Stepem otpornosti novih sorti pšenice prema prouzrokovačima oboljenja, uključujući i prouzrokovača pepelnice, je jedan od osnovnih kriterijuma koju omogućavaju njihovu održivost u modernoj ekološki prijateljskoj poljoprivredi (Wakulinski i sar., 2007).

Ispitivanjem otpornosti utvrđeni su genotipovi pšenice koji bi mogli biti potencijalni nosioci parcijalne otpornosti prema prouzrokovaču pepelnice. Ovi genotipovi su u stadijumu sejanaca i pri veštačkoj infekciji imali infekcione tipove ne veće od 6, kao i intenzitete zaraze do 20% u stadijumu odraslih biljaka pri poljskim uslovima zaraze. Nažalost, nijedna komercijalna sorta nije ispoljila ovaj tip otpornosti. Za tri sorte je poznato da nose gen *Pm8*. Ovaj podatak je u skladu sa rezultatima ispitivanjima populacije prouzrokovača pepelnice u periodu od 24 godine. U navedenom periodu gen *Pm8* je ispoljio slabu efikasnost, odnosno gen patogena virulentan prema genu domaćina *Pm8* je ispoljio visoku frekvenciju virulentnosti. S druge strane, u ispitivanju genotipova sa poznatom kombinacijom *Pm* gena, izdvojeno je sedam koji su ispoljili parcijalnu otpornost u dve ispitivane godine. Značajno je navesti da su ovo bili genotipovi koji u svojoj genealogiji imaju roditelja sa kombinacijom gena *Pm5+6*, kao i kombinacijom gena *Pm5+6* i *Pm2+4b+6*. Kombinacija gena *Pm5+6* je u istraživanjima ovog rada ispoljila visoku

efikasnost kada je u pitanju otpornost prema prouzročivaču pepelnice. Međutim, kombinacija gena *Pm2+4b+6* je u ispitivanju populacije prouzročivača pepelnice za period 2010-2013. ispoljila slabu efikasnost. Iz tih razloga se smatra da je kombinacija gena *Pm5+6* nosioc otpornosti datih genotipova.

Pored genotipova sa poznatim *Pm* genima, izdvojeno je i 46 genotipa pšenice na osnovu dobrih potencijala za prinos i kvalitet zrna, a koji su pokazali dobar nivo parcijalne otpornosti kako u stadijumu sejanaca tako i u stadijumu odraslih biljaka u obe ispitivane godine. Prisustvo *Pm* gena za otpornost prema prouzročivaču pepelnice u ovim genotipovima nažalost nije poznato. Ovi genotipovi, s obzirom na osobine koje poseduju (kvalitet, otpornost) predstavljaju dobar početni materijal za buduća ispitivanja u okviru oplemenjivačkog programa pšenice Odeljenja za strna žita, Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad.

## 8. Zaključak

Na osnovu rezultata istraživanja mogu se doneti sledeći zaključci:

- U polnoj populaciji prouzrokovača pepelnice identifikovana je virulentnost prema svim poznatim genima pšenice za otpornost prema prouzrokovaču pepelnice, tokom ispitivanih godina i u svim ispitivanim lokalitetima.
- Utvrđene su statistički značajne razlike u virulentnosti gena patogena prema *Pm* genima domaćina, kao i linearni trend promene u frekvenciji virulentnosti gena polne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici*. Najznačajnija promena u populaciji je karakteristična za kombinaciju virulentnih gena V-2+4b+6.
- S obzirom da je virulentnost gena *B. graminis* f. sp. *tritici* u ovom istraživanju bila visoka prema genima *Pm6*, *Pm4a*, *Pm5*, *Pm7*, *Mld* kao i prema kombinaciji gena *Pm5+8* i *Pm2+4b+6* dolazi se do zaključka da su ovi geni prevalentni u sortama koje se trenutno gaje.
- Najnižu frekvenciju virulentnosti ispoljili su geni *B. graminis* f. sp. *tritici* prema *Pm17*, *Pm2+* i kombinacijama gena *Pm2+6* i *Pm5+6* što ukazuje na to da su ovi geni retki ili odsutni u sortama koje se trenutno gaje.
- Analizom veze između gena avirulentnih lokusa utvrđena je pozitivna avirulentna veza između parova gena virulentnih prema *Pm17* i *Pm2+6*, zatim *Pm2* i *Pm2+*; *Pm2+* i *Pm3a*; *Pm2+* i *Pm1+2+9*; *Pm2+* i *Pm2+4a+6*; *Pm3a* i *Pm8*; *Pm3a* i *Pm1+2+9*; *Pm3a* i *Pm2+6*; *Pm8* i *Pm17*; *Pm17* i *Pm1+2+9*; *Pm17* i *Pm2+6* i parova gena *Pm1+2+9* i *Pm2+6*. Piramiding

ovih parova gena može biti dobra strategija za produžetak perioda efikasnosti otpornosti određene sorte.

- Polnu populaciju prouzrokovača pepelnice čine većinom kompleksni patotipovi. Prisustvo kompleksnih patotipova može prouzrokovati brz gubitak otpornosti sorti koje poseduju jedan ili više gena za otpornost.
- Klaster analizom izolata polne populacije pepelnice utvrđen je visok stepen genetičkog diverziteta izolata u zavisnosti od godine. Izolati koji potiču iz 1990. i 1991. godine se nisu genetički razlikovali. Poseban klaster činili su izolati koji potiču iz 2005, 2009, 2010, 2011, 2012 i 2013. godine. Takođe je period od 1992-2003., sa izuzetkom 2001. godine grupisan u klaster čiji je koeficijent genetičke udaljenosti nizak.
- Najniža frekvencija virulentnosti polne populacije utvrđena je u lokalitetu Sremska Mitrovica, dok je najviša frekvencija virulentnosti utvrđena u lokalitetu Crepaja, zatim u lokalitetima Despotovo, Čortanovci i Sombor. Najveći koeficijent genetičke udaljenosti utvrđen je između izolata koji potiču sa lokaliteta Sremska Mitrovica i izolata koji potiču sa ostalih šest lokaliteta.
- Između genetičke i geografske udaljenosti izolata prouzrokovača pepelnice za ispitivane lokalitete nije utvrđena statistički značajna linearna veza.
- Frekvencija virulentnosti bespolne populacije bila je najviša 2011. godine, dok je 2010. i 2012. bila statistički značajno niža.
- Geni patogena za virulentnost prema genima *Pm3a* i *Pm2+* nisu utvrđeni u bespolnom delu populacije. Najvišu frekvenciju virulentnosti imao je gen za



virulentnost prema *Mld* genu za otpornost pšenice prema prouzročivaču pepelnice.

- Kompleksnost virulentnosti bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* tokom vegetacije pšenice je rasla sa porastom useva.
- Između polne i bespolne populacije *B. graminis* f. sp. *tritici* su utvrđene statistički značajne korelacije.
- Visok stepen varijabilnosti, kao i kompleksnost izolata *B. graminis* f. sp. *tritici* u populaciji, ukazuju na visok potencijal za pojavu epidemije ovog patogena pod uslovima povoljnim za razvoj ovog patogena.
- Testiranjem otpornosti genotipova i sorti pšenice utvrđeno je da nijedna ispitivana komercijalna sorta nije ispoljila otpornost prema prouzročivaču pepelnice. Visok nivo parcijalne otpornosti ispoljilo je sedam genotipova koji u svojoj genealogiji imaju roditelja sa kombinacijom gena *Pm5+6*, kao i kombinacijom gena *Pm5+6* i *Pm2+4b+6*. Na osnovu ispitivanja strukture virulentnosti populacije prouzročivača pepelnice smatra se da je kombinacija gena *Pm5+6* nosioc otpornosti datih genotipova.
- Ukupno 46 genotipa pšenice je izdvojeno na osnovu dobrih potencijala za prinos i kvalitet zrna, a koji su pokazali dobar nivo parcijalne otpornosti kako u stadijumu sejanaca tako i u stadijumu odraslih biljaka. Prisustvo *Pm* gena za otpornost prema prouzročivaču pepelnice u ovim genotipovima nije poznato. Ovi genotipovi, s obzirom na osobine koje poseduju (kvalitet, otpornost) predstavljaju dobar početni materijal za buduća ispitivanja u okviru oplemenjivačkog programa pšenice Odeljenja za strna žita, Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad.

## 9. Literatura

1. Agrios, G. N. (2005): Plant Pathology (fifth edition), Academic Press, Elsevier.
2. Alam, M. A., Mandal, M. S. N., Wang, C., Ji, W. (2013): Chromosomal location and SSR markers of a powdery mildew resistance gene in common wheat line N0308. African Journal of Microbiology Research, 7(6): 477-482.
3. Akhtar, S., Anjum, F. M., Anjum, M. A. (2011): Micronutrient fortification of wheat flour: Recent development and strategies. Food Research International, 44: 652–659.
4. Babayants, O. V., Babayants, L. T., Traskovetskaya, V. A., Gorash, A. F., Saulyak, N. I., Galaev, A. V. (2015): Race Composition of *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* in the South of Ukraine and Effectiveness of *Pm*-genes in 2004–2013. Cereal Research Communications, 43(3): 449-458.
5. Bayles, R. A., Priestley, R. H. (1982): Evidence for a specific resistance to wheat mildew which is effective in adult plants but not detectible at the seedling stage by assessment of reaction type. Journal of the National Institute of Agricultural Botany, 16: 38–44.
6. Bennett, F. G. A. (1981): The expression of resistance to powdery mildew infection in winter wheat cultivars. I. Seedling resistance. Annals of Applied Biology, 98: 295-303.
7. Bennett, F. G. A. (1984): Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmes. Plant Pathology, 33: 279-300.
8. Bougot, Y., Lemoine, J., Pavoine, M. T., Guyomarch, H., Gautier, V., Muranty, H., Barloy, D. (2006): A major QTL effect controlling resistance to powdery mildew in winter wheat at the adult plant stage. Plant Breeding, 125: 550–556.

9. Bowman, D. T. (2004): North Carolina measured crop performance: Small grains. Report No. 211. North Carolina State University, Raleigh.
10. Braun, U. (1987): A monograph of the *Erysiphales* (powdery mildews). Beihefte zur Nova Hedwigia, 89: 700.
11. Braun, U., Cook, R. T. A., Inman, A. J., Shin, H. D. (2002): The taxonomy of the powdery mildew fungi. The powdery mildews: a comprehensive treatise, 13-55.
12. Brown, J. K. M., Hovmøller, M. S. (2002): Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease. *Science*, 297: 537-541.
13. Brown, J. K. M., Jessop, A. C. (1995): Genetics of avirulence in *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*. *Plant Pathology*, 44: 1039-1049.
14. Bryngelsson, T., Collinge, D. B. (1991): Biochemical and molecular analyses of the response of barley to infection by powdery mildew. In: Shewry, P. R. (ed.), *Barley: genetics, molecular biology and biotechnology*. CAB, Wallingford, 459–480.
15. Burdon, J. J. (1993): Genetic variation in pathogen populations and its implications for adaptation to host resistance. In: Jacobs, T. and J. E. Parlevliet (eds), *Durability of Disease Resistance*. eds. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, 41-56.
16. Chen, Y., Chelkowski, J. (1999): Genes for resistance to wheat powdery mildew. *Journal of Applied Genetics*, 40: 317-334.
17. Chi, W. J., Cao, Y. Y., Zhu, G. Q., Zhang, X. L. (2007): Analysis on 2004-2005 racial virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in northern China and the resistance in wheat cultivars in the disease epidemic related zones. *Acta Phytopylacica Sinica*, 34: 567-572. (in Chinese)
18. Clarkson, J. D. S., Slater, S. E. (1999): Mildew of Wheat. In: UK Cereal pathogen virulence survey, 1999 Annual Report. United Kingdom Cereal Pathogen Virulence Survey Committee, Cambridge, England, 22-28.

19. Conner, R. L., Kuzyk, A. D., Su, H. (2003): Impact of powdery mildew on the yield of soft white spring wheat cultivars. *Canada Journal of Plant Science*, 83: 725-728.
20. Coventry, D. R., Gupta, R. K., Yadav, A., Poswal, R. S., Chhokar, R. S., Sharma, R. K., Yadav, V. K., Gill, S. C., Kumar, A., Mehta, A., Kleemann, S. G. L., Bonamano, A., Cummins, J. A. (2011): Wheat quality and productivity as affected by varieties and sowing time in Haryana, India. *Field Crops Research*, 123 (3): 214–225.
21. Cowger, C., Parks, R., Marshall, D. (2009): Appearance of Powdery Mildew of Wheat Caused by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* on *Pm17*-Bearing Cultivars in North Carolina. *Plant Disease*, 93 (11): 1219.
22. Cowger, C., Parks, R., Meyers, E., Kosman, E., Murphy, P. (2015): Structure and regional differences in U.S. *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* populations: divergence, migration, fungicide sensitivity, and virulence patterns. Abstractbook, 14th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference 2015, 5-8 July 2015, Copenhagen, Netherlands, 23.
23. Cowger, C., Parks, R., Kosman, E. (2016): Structure and migration in U.S. *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* populations. *Phytopathology*, 106:295-304.
24. Costamilan, L. M. (2005): Variability of the wheat powdery mildew pathogen *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in the 2003 crop season. *Fitopatologia Brasileira*, 30: 420-422.
25. Czembor, H. J., Czembor, J. H., Pietrusinska, A., Domeradzka, O. (2010): Odpornosc odmian jęczmienia na mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) włączonych do badan rejestrowych w Polsce w latach 2007–2009. *Biul IHAR*, 256: 81–96.
26. Czembor, H. J., Czembor, J. H., Pietrusinska, A., Domeradzka, O. (2011): Odpornosc na mączniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) odmian jęczmienia włączonych do badan rejestrowych w Polsce w roku 2010. *Biul IHAR*, 260/261: 219–228.

27. Czembor, H. J., Czembor, J. H., Pietrusinska, A., Domeradzka, O. (2012): Odporno\_s\_c na mazczniaka prawdziwego (*Blumeria graminis* f. sp. hordei) odmian jęczmienia włączonych do badań rejestrowych w Polsce w roku 2011. Biul IHAR, 265: 23–33.
28. Czembor, H. J., Domeradzka, O., Czembor, J. H., Mankowski, D. R. (2014): Virulence structure of the powdery mildew (*Blumeria graminis*) population occurring on triticale (*xTriticosecale*) in Poland. Journal of Phytopathology, 162: 499-512.
29. Denčić, S., Kobiljski, B., Mladenov, N., Pržulj, N. (2009): Proizvodnja, prinosi i potrebe za pšenicom u svetu i kod nas. Zbornik radova Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad, 46(2): 367-377.
30. Dreiseitl, A. (2007): Powdery mildew resistance in winter barley cultivars. Plant Breeding, 126: 268-273.
31. Ehrlich, R. P., Raven, H. P. (1964): Butterflies and Plants: A Study in Coevolution Evolution, 18(4): 586-608.
32. Ellis J. (2006): Insights into nonhost disease resistance: can they assist disease control in agriculture? Plant Cell, 18: 523–528.
33. El-Shamy, M. M., Emara, M. H., Mohamed, E. M. (2016): Virulence Analysis of Wheat Powdery Mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) and Effective Genes in Middle Delta, Egypt. Plant Disease, 100 (9): 1927-1930.
34. Elyasi-Gomari, S., Lesovaya, G. M. (2012): Pathotypes of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, the causal agent of wheat powdery mildew from some regions of Iran. Archives Of Phytopathology And Plant Protection, 45(7): 812-822.
35. Eshed, N., Wahl, I. (1970): Host ranges and interrelations of *Erysiphe graminis hordei*, *E.graminis tritici* and *E.graminis avenae*. Phytopathology, 60: 628–634.
36. FAOSTAT: FAO statistical database. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. <http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>

37. Flor, A. H. (1955): Host-parasite interactions in flax rust-its genetics and other implications. *Phytopathology*, 45: 680-685.
38. Felsenstein, F. G., Limpert, E., Fischbeck, G. (1991): Wheat mildew populations in the FRG and neighboring regions (1986-1988) - some aspects of their change. In: Jorgensen, J. H. (ed.), *Integrated Control of Cereal Mildews: Virulence Patterns and Their Change*. Riso National Laboratory, Roskilde, Denmark, 1-7.
39. Felsenstein, F. G., Jaser, B. (2000): Effectiveness of qualitative powdery mildew resistance in wheat and barley and sensitivity of fungal cereal pathogens towards different compounds. <http://www.epilogic.de/eng/BL%202000%20Bericht%20engl.htm>
40. Felsenstein, F. G., Jaser, B. (2005): Fungizidresistenz bei pilzlichen Getreide pathogenen und Wirksamkeit der vertikalen (qualitativen) Mehlauresistenz bei Weizen und Gerste. Situationsbericht, 2005.
41. Fried, P. M., Mackenzie, D. R., Nelson, R. R. (1981): Yield loss caused by *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* on single culms of "Chancellor" wheat and four multilines. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 88:256-264.
42. Golzar, H., Shankar, M., D'Antuono, M. (2016): Responses of commercial wheat varieties and differential lines to western Australian powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) populations. *Australasian Plant Pathology*, 45: 347.
43. Graham, M. Y., Graham, T. L. (1991): Rapid accumulation of anionic peroxidases and phenolic polymers in soybean cotyledon tissues following treatment with *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea* wall glucan. *Plant Physiology*, 97: 1445-1455.
44. Griffey, C. A., Das, M. K., Stromberg, E. L. (1993): Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat. *Plant Disease*, 77:618-622.
45. Griffey, C. A., Rohrer, W. L., Pridgen, T. H., Brooks, W. S., Chen, J., Wilson, J. A., Nabati, D., Brann, D. E., Rucker, E. G., Behl, H. D., Vaughn,

- M. E., Sisson, W. L., Randall, T. R., Corbin, R. A., Kenner, J. C., Dunaway, D. W., Pitman, R. M., Bockelman, H. E., Gaines, C., Long, D. L., McVey, D. V., Cambron, S. E., Whitcher, L. (2005a): Registration of 'McCormick' wheat. *Crop Science*, 45: 416-417.
46. Griffey, C. A., Rohrer, W. L., Pridgen, T. H., Brooks, W. S., Chen, J., Wilson, J. A., Nabati, D., Brann, D. E., Rucker, E. G., Behl, H. D., Vaughn, M. E., Sisson, W. L., Randall, T. R., Corbin, R. A., Kenner, J. C., Dunaway, D. W., Pitman, R. M., Bockelman, H. E., Gaines, C., Long, D. L., McVey, D. V., Cambron, S. E., Whitcher, L. (2005b): Registration of 'Tribute' wheat. *Crop Science*, 45: 419-420.
47. Gustafson, G. D., Shaner, G. (1982): Influence of plant age on the expression of slow mildewing resistance in wheat. *Phytopathology*, 72: 746-749.
48. Hardison, J. B. (1944): Specialization of pathogenicity in *Erysiphe graminis* on wild and cultivated grasses. *Phytopathology*, 34: 1-20.
49. Hermann, A., Lower, C. F., Schachtel, G. A. (1999): A new tool for entry and analysis of virulence data for plant pathogens. *Plant Pathology*, 82: 955-961.
50. Hermansen, J. E., Torp, U., Prahm, L. P. (1978): Studies of transport of live spores of cereal mildew and rust fungi across the North Sea. *Grana*, 17: 41-46.
51. Heun, M. (1987): Virulence frequencies influenced by host resistance in the host-pathogen system wheat-powdery mildew. *Journal of Phytopathology*, 118: 363-366.
52. Hsam, S. L. K., Zeller, F. J. (2002): Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). In: Belanger, R. R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. and Carver, T. L. W. (eds), *The Powdery Mildews: A Comprehensive Treatise*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN, 219-238.

- 
53. Iliev, I. (2011): Virulence diversity in the population of the cause agent of powdery mildew in wheat (*Blumeria graminis tritici*). Rastenievadni Nauki, 48 (4): 383-394.
54. Imani, Y., Ouassou, A., Griffey, C. A. (2002): Virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* populations in Morocco. Plant Disease, 86: 383-388.
55. Inuma, T., Khodaparast, S. A., Takamatsu, S. (2007): Multilocus phylogenetic analyses within *Blumeria graminis*, a powdery mildew fungi of cereals. Molecular Phylogenetics and Evolution, 44: 741–751.
56. Jevtić, R. (1993): Struktura virulentnosti polne i bespolne populacije *Erysiphe graminis tritici*. Univerzitet u Novom Sadu, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad. Doktorska disertacija.
57. Jevtić, R., Stojanović, S., Pribaković, M. (1996): Analysis of powdery mildew virulence of wheat in Yugoslavia. Proceedings of the 9th European and Mediterranean Cereal Rusts and Mildews Conference, 2-6 September 1996, Luntern, The Netherlands, 151.
58. Jevtić, R., Stojanović, S. (1998): Virulence of *Erysiphe graminis tritici* in Yugoslavia (1990-1997). 7<sup>th</sup> International Congress of Plant Pathology. Abstracts-Volume 2, 2.2.107.
59. Jevtić R., Telečki, M., Stojanović, S., Staletić, M. (2009): Virulence of *Blumeria graminis tritici* in Serbia (2000-2009). 12<sup>th</sup> International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference, Antalya, Turkey, October 13-16 2009, Abstract Book, 94.
60. Jevtić, R., Lalošević, M. (2012): Biodiversity of *Blumeria graminis tritici* in Serbia. International Conference on BioScience: Biotechnology and Biodiversity-Step in the Future-The Forth Joint UNS-PSU Conference, Novi Sad, Serbia, June 18-20, 2012. Book of Abstracts, 29.
61. Jones, H. D. (2005): Wheat transformation: current technology and applications to grain development and composition. Journal of Cereal Science, 41: 137–147.



- 
62. Jørgensen, J. H. (1991): Sources and genetics of resistance to fungal pathogens. In: Shewry, P. (ed.), *Barley: Genetics, Molecular Biology and Biotechnology*. CAB International, Wallingford, U.K., 441-457.
63. Jørgensen, J. H. (1993): Durability of resistance in the pathosystem: Barley-Powdery mildew. In: Jacobs, Th and Parlevliet, J. E. (eds.), *Durability of Disease Resistance*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 159-176.
64. Joosten, M. H. A. J., Cozijnsen, T. J., de Wit, P. J. G. M. (1994): Host resistance to a fungal tomato pathogen lost by a single base-pair change in an avirulence gene. *Nature*, 367: 384–385.
65. Joosten, M. H. A. J., de Wit, P. J. G. M. (1999): The tomato-*Cladosporium fulvum* interaction: A versatile experimental system to study plant-pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 37: 335–367.
66. Kinane, J. T., Jones, P. W. (2000): Components of partial resistance to powdery mildew in wheat mutants. *European Journal of Plant Pathology*, 106: 607-616.
67. Kinane, J. T., Jones, P. W. (2001): Isolation of wheat mutants with increased resistance to powdery mildew from small induced variant populations. *Euphytica*, 117: 251-260.
68. Keen, N. T. (1990): Gene-for-gene complementarity in plant-pathogen interactions between the *Cf-2/Cf-5* and *Mi* resistance loci in tomato. *Mol. interactions. Annual Review of Genetics*, 24: 447–463.
69. Kišpatić, J. (1980): Sadašnje stanje zaštite pšenice od bolesti u Sr Hrvatskoj. *Glasnik zaštite bilja*, br.10, Zagreb.
70. Kostić B., Pribaković, M. (1981): Fiziološka specijalizacija i učestalost virulentnosti *Erysiphe graminis* f. sp. tritici, *Savremena poljoprivreda*, 29: 11-12, 507-519.
71. Leath, S., Bowen, K. L. (1989): Effects of powdery mildew, triadimenol seed treatment and triadimefon foliar sprays on yield of winter wheat in North Carolina. *Phytopathology*, 79: 152-155.

- 
72. Leath, S., Heun, M. (1990): Identification of powdery mildew resistance genes in cultivars of soft winter wheat. *Plant Disease*, 74: 747-752.
73. Leath, S., Murphy, J. P. (1985): Virulence genes of the wheat powdery mildew fungus, *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* in North Carolina. (Note.) *Plant Disease*, 69: 905.
74. Li, H., Wang, X., Song, F., Wu, C., Wu, X., Zhang, N., Zhou, Y., Zhang, X. (2011): Response to Powdery Mildew and Detection of resistance Genes in Wheat Cultivars from China. *Acta Agronomica Sinica*, 37(6): 943–954.
75. Lillimo, M., van Ginkel, M., Zhong-hu, H., Xinmim, C. (2004): Identification of partial resistance to powdery mildew in spring wheat from CIMMYT. Proceedings of the 11<sup>th</sup> International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference, Norwich, England, 22-27 August 2004, Abstract 1.34, *Cereal Rusts and Powdery Mildew Bulletin*.
76. Lillemo, M., Skinnnes, H., Singh, R. P., van Ginkel, M. (2006): Genetic analysis of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Plant Disease*, 90: 225-228.
77. Lillemo, M., Skinnnes, H., Brown, J. K. M. (2010): Race specific resistance to powdery mildew in Scandinavian wheat cultivars, breeding lines and introduced genotypes with partial resistance. *Plant Breeding*, 129: 297-303.
78. Limpert, E., Felsenstein, F. G., Andrivon, D. (1987): Analysis of virulence in populations of wheat powdery mildew in Europe. *Journal of Phytopathology*, 120: 1-8.
79. Limpert, E., Godet, F., Müller, K. (1999): Dispersal of cereal mildews across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97: 293-308.
80. Lipps, P. E., Madden, L. V. (1988): Effect of triadimenol seed treatment and triadimefon foliar treatment on powdery mildew epidemics and grain yield of winter wheat cultivars. *Plant Disease*, 72: 887-892.
81. Mains, E. B. (1934): Inheritance of resistance to powdery mildew, *Erysiphe graminis tritici*, in wheat. *Phytopathology*, 24: 1257–1261.

- 
82. McDonald, B. A., Linde, C. (2002): The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica*, 124: 163-180.
83. McIntosh, R. A., Yamazaki, Y., Dubcovsky, J., Rogers, J., Morris, C., Appels, R., Xia, X. C. (2013): Catalogue of gene symbols for wheat. In: Proc. 12th Int. Wheat Genetics Symposium. Yokohama, Sept 8–13, 1–31.
84. Menzies, J. G., MacNeill, B. H., Gang, P. (1989): Virulence spectrum of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* in southern Ontario in 1986 and 1987. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 11: 338–341.
85. Miedaner, T., Flath, K. (2007): Effectiveness and environmental stability of quantitative powdery mildew (*Blumeria graminis*) resistance among winter wheat cultivars. *Plant Breeding*, 126: 553-558.
86. Mori, Y., Sato, Y., Takamatsu, S. (2000): Evolutionary analysis of the powdery mildew fungi using nucleotide sequences of the nuclear ribosomal DNA. *Mycologia*, 92(1): 74-93.
87. Moseman, J. G., Macer, R. C. F., Greeley, L. W. (1965): Genetic studies with cultures of *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* virulent on *Hordeum spontaneum*. *Transactions of the British Mycological Society*, 48: 479–489.
88. Moseman, J. G., Nevo, E., El Morshidy, M. A., Zohary, D. (1984): Resistance of *Triticum diccocooides* to infection with *Erysiphe graminis tritici*. *Euphytica*, 33: 41-47.
89. Namuco, L. O., Coffman, W. R., Bergstrom, G. C., Sorrells, M. E. (1987): Virulence spectrum of the *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* population in New York. *Plant Disease*, 71: 539- 541.
90. Nei, M. (1972): Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106 (949): 283-292.
91. Newton, A. C. (1990): Detection of components of partial resistance to mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*) incorporated into advanced breeding lines of barley using measurement of fungal cell wall sterol. *Plant Pathology*, 39: 598-602.

- 
92. Niewoehner, A. S., Leath, S. (1998): Virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* on winter wheat in the eastern United States. *Plant Disease*, 82:64-68.
  93. Nikolić, M. (1965): Problemi proizvodnje i zaštite pšenice na PK Županja u 1964. godini. *Biljna zaštita*, 6-7, Zagreb.
  94. Oku, T., Yamashita, S., Doi, Y., Nishihara, N. (1985): Host range and forma specialis of cocksfoot powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC) found in Japan. *Japanese Journal of Phytopathology*, 51: 613–615.
  95. Olsen, K., Carver, T., Lyngkjaer, M. (2003): Fungal suppression of resistance against inappropriate *Blumeria graminis* formae specialis in barley, oat and wheat. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 62: 37–50.
  96. 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.
  97. Parks, R., Carbone, I., Murphy, J. P., Cowger, C. (2009): Population genetic analysis of an eastern U.S. wheat powdery mildew population reveals geographic subdivision and recent common ancestry with U.K. and Israeli populations. *Phytopathology*, 99:840-849.
  98. Parlevliet, J. E. (1988): Strategies for the Utilization of Partial Resistance for the Control of Cereal Rusts. *Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. D. F. CIMMYT, Mexico.
  99. Persaud, R. R., Lipps E. (1995): Virulence genes and virulence genes frequencies of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Ohio. *Plant Disease*, 79: 494-499.
  100. Perugini, L. D. (2007): Genetic Characterization of Wheat Germplasm with Resistance to Fusarium Head Blight (FHB) and Powdery Mildew. Graduate Faculty of North Carolina State University, Doctor of Philosophy Dissertation, 2- 123.

101. Peterson, R.F., Campbell, A. B., Hannah, A.E. (1948): A diagnostic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. *Canadian Journal of Research*, 26c(5): 496-500.
102. Republički zavod za statistiku Republike Srbije (RZS). <http://webrzs.stat.gov.rs/WebSite/>
103. Roberts, J. J., Caldwell, R. M. (1970): General resistance (slow mildewing) to *Erysiphe graminis* f.sp. *tritici* in Knox wheat. *Phytopathology*, 60: 1310.
104. Rohlf, F. J. (2000): NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.1., Exeter Software Setauket, New York.
105. Saenz, G. S., Taylor, J. W. (1999): Phylogeny of the Erysiphales (powdery mildews) inferred from internal transcribed spacer ribosomal DNA sequences. *Canadian Journal of Botany*, 77(1):150-168.
106. Skinnnes, H. (2002): Breakdown of race specific resistance to powdery mildew in Norwegian wheat. *Cereal Rusts and Powdery Mildews Bulletin*.
107. Smiljaković, H. (1962): Neki rezultati proučavanja pepelnice na pšenici u NR Srbiji. *Agronomski glasnik*, br. 5-7: 3789-3800. Zagreb.
108. Smiljaković, H. (1966): Physiological specialization in *Erysiphe graminis tritici* in Serbia, *Savremena poljoprivreda*, 11-12.
109. Slovakova, T., Švec, M., Miklovieova, M. (2004): Do geographical barriers play any role in isolation of powdery mildew populations? *Biologia*, 59: 121-126.
110. Stojanović, S., Ponoš, B. (1988): Zastupljenost i virulentnost fizioloških rasa *Erysiphe* DC. Ex Merat f. sp. *graminis tritici* Em. Marchal. Zbornik radova Instituta za strna žita u Kragujevcu, 9: 7-14.
111. Stojanović, S., Stojanović, J. (1989): Značaj nekih Pm gena za selekciju pšenice na otpornost prema prouzrokovaču pepelnice. *Zaštita bilja*, 190: 465-472.
112. Stojanović, S., Ponoš, B. (1990): Spektar virulentnosti populacije *Erysiphe* DC. Ex Merat f. sp. *graminis tritici* Em. Marchal u jugoistočnom delu Jugoslavije u 1986. i 1987. godini. *Zaštita bilja*, 191: 41-47.

113. Stojanović, S., Stojanović, J., Jevtić, R., Pribaković, M. (1991): Virulence of the *Erysiphe graminis* DC. ex Merat f. sp. *tritici* Em. Marchal genotypes proliferated by sexual reproduction. *Zaštita bilja*, 195(1): 7-19.
114. Stojanović, S. (2004): Poljoprivredna fitopatologija. Srpsko biološko društvo „Stevan Jakovljević”, Kragujevac.
115. Stuckenbrock, E. H., McDonald, A. B. (2008): The origins of plant pathogens in agro-ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 46: 75–100.
116. Szunics, L., Szunics, Lu. (1999): Wheat powdery mildew resistance genes and their application in practice. *Acta Agronomica Hungarica*, 47(1): 69-89.
117. Szunics, L., Szunics, Lu., Vida, G., Bedö, Z., Svec, M. (2001): Dynamics of changes in the races and virulence of wheat powdery mildew in Hungary between 1971 and 1999. *Euphytica*, 119: 143–147.
118. Švec, M., Miklovičová, M. (1998): Structure of populations of wheat powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC f.sp. *tritici* Marchal) in Central Europe in 1993–1996: I. Dynamics of virulence. *European Journal of Plant Pathology*, 104: 537–544.
119. Todorovska, E., Christov, N., Slavov, S., Christova, P., Vassilev, D. (2009): Biotic stress resistance in wheat–breeding and genomic selection implications. *Biotechnology and Biotechnological Equipments*, 23: 1410–1413.
120. Tosa, Y. (1989): Evidence on wheat gene-for-gene relationship between formae speciales on *Erysiphe graminis* and genera of gramineous plants. *Genome*, 32: 918–924.
121. Thompson, N. J. (1994): *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press Books.
122. Tucker, D., Griffey, C., Liu, S., Brown-Guedira, G., Marshall, D., Maroof, M. (2007): Confirmation of three quantitative trait loci conferring adult plant resistance to powdery mildew in two winter wheat populations. *Euphytica*, 155(1): 1-13.

123. Tursumbaev, A. (1974): Some biological characteristics of the causal agent of wheat powdery mildew. *Vestnik Sel' skokhozyaistvennoi Nauki Kazakhstana*, 17(9): 29-33.
124. Van der Plank, J. E. (1963): *Plant Diseases: Epidemics and Control*. Academic Press, New York/London, 349.
125. Vale, F., X., Ribeiro, D., Parlevliet, J. E., Zambolim, L. (2001): Concepts in plant disease resistance. *Fitopatologia Brasileira*, 26(3): 577-589.
126. Vidhyasekaran, P. (2004): *Concise encyclopedia of plant pathology*, Imprints of the Haworth Press, Inc., New York, London, Oxford.
127. Wakulinski, W., Zamorski, C. Z., Nowicki, B. (2007): Podatnosc odmian i linii hodowlanych pszenzyta na porazenie przez *Blumeria graminis* (DC) Speer. *Progress in Plant Protection*, 47: 361–365.
128. Wiese, M. V. (1987): *Compendium of Wheat Diseases*. Second Edition, American Phytopathological Society.
129. Wyand, R. A., Brown, J. K. M. (2003): Genetic and forma specialis diversity in *Blumeria graminis* of cereals and its implications for host-pathogen co-evolution. *Molecular Plant Pathology*, 4: 187–198.
130. Wolfe, M. S., Schwarzbach, E. (1978): Patterns of race changes in powdery mildews. *Annual Review of Phytopathology*, 16: 159-180.
131. Xin, M., Wang, X., Peng, H., Yao, Y., Xie, C., Han, Y., Ni, Z., Sun, Q. (2012): Transcriptome comparison of susceptible and resistant heat in response to powdery mildew infection. *Genomics, Proteomics and Bioinformatics*, 10: 94–106.
132. Xue, F., Zhai, W., Duan, X., Zhou, Y., Ji, W. (2009): Microsatellite Mapping of a Powdery Mildew Resistance Gene in Wheat Landrace Xiaobaidong. *Acta Agronomica Sinica*, 35(10): 1806–1811.
133. Xue, F., Wang C., Li, C., Duan, X., Zhou, Y., Zhao, N., Wang, Y., Ji, W. (2012): Molecular mapping of a powdery mildew resistant gene in common wheat landrace Baihulu and its allelism with *Pm24*. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(7): 1425-1432.

- 
134. Young, N. D. (1996): Qtl mapping and quantitative disease resistance in plants. *Annual Review Phytopathology*, 34: 479–501.
135. Yu, D. Z. (2000): Structure, evolution and movement of wheat powdery mildew population in Hubei Province, central China. In: Yu, D. Z.(ed.), *Wheat Powdery Mildew in Central China: Pathogen Population Structure and Host Resistance*. Wageningen University Press, Wageningen, 47-64.
136. Zadoks, J. C., Chang, T. T., Konzak, C. F. (1975): A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14: 415-421.
137. Zhang, K., Zhao, L., Hai, Y., Chen, G., Tian, J. (2008): QTL Mapping for Adult-Plant Resistance to Powdery Mildew, Lodging Resistance, and Internode Length Below Spike in Wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 34(8): 1350-1357.
138. Zhu, G. Q., Cao, Y. Y., Chi, W. J., Zhang, X. L., Liu, Y. W., Song, J. J. (2012): A survey of race and virulence types of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in China's northeastern spring wheat region during the year 2004-2010. Disease risk and food security. In: Chen, W. Q.(ed.), *Proceedings of the 13th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference*. 28 Aug.-1 Sept. 2012. China Agricultural Science and Technology Press of China, Beijing, 41.
139. Zeller, F.J., Kong, L., Hartl, L., Mohler, V., Hsam, S. L. K. (2002): Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) 7. Gene *Pm29* in line Pova. *Euphytica*, 123: 187-194.
140. Zeng, F., Yang, L., Gong, Sh., Shi, W., Zhang, X., Wang, H., Xiang, L., Xue, M., Yu, D. (2014): Virulence and Diversity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Populations in China. *Journal of Integrative Agriculture*, 13(11): 2424-2437.



## PRILOG 1

### Formule virulentnosti polne populacije patogena

#### *B. graminis* f.sp. *tritici* - 2010. godina

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

#### Lokalitet: Rimski Šančevi

1. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
2. 3c, 5, 6, Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
3. 1, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7 / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 4a, 4b, 6, (5+6), Mld, Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+8)
5. 1, 2<sup>+</sup>, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, Mld, Mli / 2, 3a, 3c, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), (2+4b+6)
6. 2, 3b, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 4a, 8, 17, (2+6), (5+6)
7. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)

#### Lokalitet: Sremska Mitrovica

1. 6 / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)

#### Lokalitet: Aleksinac

1. 5, 6, 7 / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 3c, 6, 7, Mld / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
3. 1, 2, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, Mld / 2<sup>+</sup>, 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, Mld, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli

**Formule virulentnosti polne populacije patogena  
B. graminis f.sp. tritici - 2010. godina (nastavak)**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Despotovo**

1. 1, 2, 3a, 5, 6, 7 / 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 1, 3b, 4a, 4b, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
3. 1, 2, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3c, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6)

**Lokalitet: Sombor**

1. 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, (2+6), (5+6), (2+4b+6)
2. 4b, 6, 7, Mld / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
3. (1+2+9), Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld / 2, 5, 17, (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
5. 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 8, 17, (5+6), Mli

**Lokalitet: Crepaja**

1. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 5, 6, 7, 8, 17, (5+6), Mli
2. 1, 4a, (1+2+9), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (2+6), (5+6), Mli
3. 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 8, Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 2, 6, 7, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
4. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8) / 3a, 3b, 3c, (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Lokalitet: Čortanovci**

1. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 17, (5+6)
2. 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
3. 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (2+6), Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, (1+2+9), (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Formule virulentnosti polne populacije patogena  
B. graminis f.sp. tritici - 2011. godina**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Rimski Šančevi**

1. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
2. 3c, 5, 6, Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
3. 1, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7 / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 6, 7, (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 8, 17, (1+2+9), (5+6)

**Lokalitet: Sremska Mitrovica**

1. 6 / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Lokalitet: Aleksinac**

1. 1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
2. 1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
3. 1, 3c, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
4. 1, 2, 3c, 4a, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)

**Lokalitet: Despotovo**

1. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
2. 1, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3c, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
3. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6)

**Formule virulentnostipolne populacije patogena  
B. graminis f.sp. tritici - 2011. godina (nastavak)**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Sombor**

1. 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld / 2, 5, 17, (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 8, 17, (5+6), Mli
3. 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 3b, 4a, 6, 7, Mld, Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8)
5. 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 8, 17, (5+6)

**Lokalitet: Crepaja**

1. 1, 3c, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
2. 1, 2, 3c, 4a, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
3. 1, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, (2+6), (5+6)
4. 1, 2, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3a, (2+6), (5+6)

**Lokalitet: Čortanovci**

1. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (5+6)
2. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
3. 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (2+6), Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, (1+2+9), (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Formule virulentnosti polne populacije patogena  
B. graminis f.sp. tritici - 2012. godina**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Rimski Šančevi**

1. 1, 2, 3a, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 4a, 8, 17, (2+6), (5+6)
2. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, Mld, (5+8), (2+4b+6) / 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
3. 4b, 5, 6, 7, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, Mli, (2+4b+6)
4. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli

**Lokalitet: Sremska Mitrovica**

1. (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld
2. 6 / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
3. 6, Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8)
4. 1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)

**Lokalitet: Aleksinac**

1. 5, 6, 7, Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8)
2. 3c, 6, 7, Mld, Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8)
3. 1, 2, 3c, 4a, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 1, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, Mld, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli

**Lokalitet: Despotovo**

1. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
2. 1, 3b, 4a, 4b, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
3. 1, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3c, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6)

**Formule virulentnosti polne populacije patogena  
B. graminis f. sp. tritici - 2012. godina (nastavak)**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Sombor**

1. 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld / 2, 5, 17, (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 8, 17, (5+6), Mli
3. 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 4a, 17, (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld / 2, 5, 17, (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
5. 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 3a, 8, 17, (5+6), Mli

**Lokalitet: Crepaja**

1. 1, 3c, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
2. 1, 4a, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld, (5+8), (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 17, (2+6), (5+6), Mli
3. 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), (2+4b+6) / 1, 2, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
4. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8) / (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Lokalitet: Čortanovci**

1. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 17, (5+6)
2. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
3. 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (2+6), Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, (1+2+9), (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Formule virulentnosti polne populacije patogena  
B. graminis f.sp. tritici - 2013. godina**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Rimski Šančevi**

1. 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 17, (2+6), (5+6), (1+2+9), Mld, (5+8), Mli / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 8, (2+4b+6)
2. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
3. 3b, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 4a, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 2, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, Mld, Mli, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8)

**Lokalitet: Sremska Mitrovica**

1. 6 / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
3. 6 / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 4a, 5, 6, 7, Mld, (5+8) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)

**Lokalitet: Aleksinac**

1. 2, 5, 6, 7, 8 / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6)
2. 2, 3c, 6, 7, Mld / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
3. 1, 2, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld / 2<sup>+</sup>, 3a, 4a, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, (2+4b+6)
4. 1, 2, 3c, 4a, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)

**Lokalitet: Despotovo**

1. 2, 4a, 5, 6, (2+4b+6) / 1, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli
2. 1, 3b, 4a, 4b, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
3. 1, 2, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2<sup>+</sup>, 3c, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6)

**Formule virulentnosti polne populacije patogena  
B. graminis f. sp. tritici - 2013. godina (nastavak)**

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

**Lokalitet: Sombor**

1. 6, 7, Mld, (5+8), Mli / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (2+4b+6)
2. 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, (5+8), Mli, Mld, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
3. 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4a, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, (2+4b+6)
4. 3b, 4a, 6, 7, Mld, Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3c, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8)
5. 5, 6, 7, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 8, 17, (5+6)

**Lokalitet: Crepaja**

1. 3c, 4a, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), (2+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4b, 17, (5+6)
2. 3b, 3c, 4a, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 4b, 5, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
3. 5, 6, 7, 8, (5+6), Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 17, (1+2+9), (2+6)

**Lokalitet: Čortanovci**

1. 1, 6, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
2. 6, 7, 8, 17, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld
3. 3c, 4a, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 1, 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 3b, 4b, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 1, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, Mld, (5+8), Mli, (2+4b+6) / 2, 2<sup>+</sup>, 3a, 4a, (1+2+9), (2+6), 17, (5+6)



## PRILOG 2

### Formule virulentnosti bespolne populacije patogena *B. graminis* f.sp. *tritici*, lokalitet Rimski Šančevi

Redni broj	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
------------	-------------------------------------

#### Godina: 2010.

1. Mld / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, 2+4b+6
2. Mld, (5+8) / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, 2+4b+6
3. Mld, (5+8) / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli, 2+4b+6
4. 3c, Mld / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, 2+4b+6
5. 3c, 6 / 1, 2, 2+, 3a, 3b, , 4a, 4b, 5, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6
6. 3c, 7, 8, Mld, (5+8), 2+4b+6 / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 4a, 4b, 5, 6, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
7. 4a, 7, (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 8, 17, (1+2+9)

#### Godina: 2011.

1. 1, 5, 7, Mld, (5+8), 2+4b+6 / 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 6, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
2. 4b, 5, 6, 7, Mld, (5+8), 2+4b+6 / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mli
3. 1, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
4. 1, 3c, 4a, 4b, 5, Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2, 2+, 3a, 3b, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
5. 1, 3c, 5, 6, (5+6), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2, 2+, 3a, 3b, 4a, 4b, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6)
6. 1, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (5+8) / 2, 2+, 3a, (2+6), (5+6), Mld, Mli, 2+4b+6
7. 1, 2, 3c, 4a, 4b, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2+, 3a, 3b, 5, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
8. 1, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2, 2+, 3a, 4a, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6)
9. 1, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2, 2+, 3a, 3b, (2+6), (5+6)
10. 2, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 1, 2+, 3a, 17, (2+6), (5+6)
11. 1, 2, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6 / 2+, 3a, (2+6), (5+6)

**Formule virulentnosti bespolne populacije patogena  
*B. graminis* f.sp. *tritici*, lokalitet Rimski Šančevi - nastavak**

Redni	VIRULENTNI / AVIRULENTNI GENI (V/A)
-------	-------------------------------------

**Godina: 2012.**

1. Mld / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), (5+8), Mli, 2+4b+6
2. 4a, 5 / 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4b, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6
3. 4a/ 1, 2, 2+, 3a, 3b, 3c, 4b, 5, 6, 7, 8, 17, (1+2+9), (2+6), (5+6), Mld, (5+8), Mli, 2+4b+6

## BIOGRAFIJA

Mr Mirjana Lalošević (rođ. Telečki) je rođena 18. aprila 1981. godine u Novom Sadu. Osnovnu školu i gimnaziju „Jovan Jovanović Zmaj”, prirodno-matematički smer, je završila u Novom Sadu, sa odličnim uspehom.

Školske 2000/01. upisala je Poljoprivredni fakultet, Univerziteta u Novom Sadu, smer Zaštita bilja. Diplomirala je 28. oktobra 2005. godine sa prosečnom ocenom 9,44. Diplomski rad pod naslovom „Otpornost novosadskog sortimenta pšenice na fuzariozu klasa i crnokličnost zrna” odbranila je na Katedri za Genetiku i oplemenjivanje biljaka, sa ocenom 10,0.

Poslediplomske studije je upisala školske 2005/06. godine, na predmetu Fitopatologija, Poljoprivrednog fakulteta u Novom Sadu. Sve ispite na poslediplomskim studijama položila je sa prosečnom ocenom 10,0. Magistarski rad pod naslovom „Parcijalna otpornost genotipova ječma prema prouzrokovaču pepelnice (*Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Em. Marchal)” odbranila je 01. februara 2010. godine.

Od februara 2006. godine do februara 2007. godine bila je stipendista Ministarstva za nauku i zaštitu životne sredine na projektu „Unapređenje genetičkih, proizvodnih i prerađivačkih potencijala pšenice, ječma i alternativnih strnih žita korišćenjem klasične i moderne biotehnologije“ (TR-6880B).

Od 12. februara 2007. godine zaposlena je na Institutu za ratarstvo i povrtarstvo u Novom Sadu, prvobitno na poslovima istraživača pripravnika u Odeljenju za zaštitu bilja. Posle ukidanja Odeljenja za zaštitu bilja, premeštena je u Odeljenje za strna žita, gde nastavlja da obavlja poslove istraživača pripravnika, počev od 01. januara 2008. godine.

U periodu od aprila do jula 2011. godine boravila je na Institutu za poljoprivredne i urbano-ekološke projekte u Berlinu (Nemačka) kao stipendista Odbora Nemačke privrede za istočnu Evropu i fondacije "Dr. Zoran Đinđić".

Angažovana je na projektu Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj “Savremeno oplemenjivanje strnih žita za sadašnje i buduće potrebe” (TR-31066), i međunarodnom FP7 projektu pod nazivom: „Seed health: development of seed treatment methods, evidence for seed transmission and assessment of seed health”.

Kao autor ili koautor objavila je 64 naučna rada iz oblasti fitopatologije. Registrovana je u Pokrajinskom sekretarijatu za nauku pod brojem naučnog kartona APVNT 2483.

Govori engleski jezik i služi se osnovama nemačkog jezika.