

UDC: 633.11/16; 631.524.86

## NEKOMPLETNA OTPORNOST PŠENICE I JEČMA PREMA PROUZROKOVAČIMA RDJA I MOGUĆNOSTI SELEKCIJE NA TO SVOJSTVO

Z. JERKOVIĆ, R. JEVTIĆ, S. STOJANOVIĆ

*IZVOD: U radu su izneti rezultati dosadašnjih istraživanja nekompletne otpornosti prema prouzročivačima rđa pšenice i ječma u inostranstvu i našoj zemlji. Postoje velike mogućnosti uspešne selekcije na otpornost prema parazitima iz roda Puccinia.*

**Ključne reči:** pšenica, ječam, otpornost, puccinia recondita

**UVOD:** Otpornost prema obligatnim parazitima deli se na kompletnu koja podrazumeva potpunu neagresivnost patogena (odsustvo reprodukcije) i nekompletnu, koja dopušta određen razvoj i reprodukciju, dakle redukovanu agresivnost patogena (Perlevliet, 1988). Obično se kod rđa strnih žita nekompletna otpornost poistovećuje sa usporenim razvojem zaraze gljivama iz roda Puccinia (slow-rusting resistance). Termin slow-rusting otpornost treba razlikovati od parcijalne otpornosti (partial resistance) jer obuhvata i intermedijarne infekcione tipove. Parcijalna otpornost je vid nekompletne otpornosti vezan samo uz najosetljivije reakcije, odnosno visok infekcioni tip.

Od naročito značaja za selekciju pšenice na otpornost prema patogenim gljivama može biti nekompletna otpornost koja se karakteriše: (1) kasnim javljanjem simptoma bolesti, sporim razvojem i umerenim intenzitetom zaraze; (2) dugim latentnim periodom; (3) slabom uspešnošću infekcije; (4) malim pustulama; (5) usporenim rastom hifa i pustula; (6) slabim kapacitetom sporulacije; (7) neizraženom specifičnošću prema fiziološkim rasama patogena; (8) nesignifikantnim efektom napada parazita na masu zrna po biljci i masu 1000 zrna (Yang et al., 1987).

Pojedine sorte pšenice kao Knox zadržavaju ovaj tip otpornosti na istom nivou još od 1960-tih godina prema lisnoj, a Thatcher i Lee prema stabljичnoj rđi 55, odnosno 30 godina (Wilcox, 1981). Sorta Little Joss stvorena ranih 1900-tih godina je i danas otporna prema žutoj rđi pšenice (Russell, 1978). U slučaju gajenja pojedinih sorti na velikim površinama nekompletna otpornost se pokazala izuzetno korisnom i gotovo jedino mogućom. Rajaram et al., (1988) navode primer sorte Sonalika koja se na indijskom potkontinentu gaji na 7 miliona hektara već 20 godina i zadržava otpornost prema stabljичnoj rđi.

U našoj zemlji, rad na stvaranju otpornih sorti pšenice prema prouzročivaču lisne rđe (Puccinia recondita tritici) i drugim parazitima, počeo je pre više od trideset godina (Borojević i Potočanec, 1966, Potočanec i sar., 1969, Stojanović i sar., 1991). Naučni radovi koji su objavljeni iz ove oblasti, odnose se na otkrivanje (Bošković, 1962, Momčilović, 1968), nasleđivanje i identifikaciju major gena koji se ispoljavaju kroz hipersenzitivnu reakciju (Bošković i Momčilović, 1984, Momčilović, 1969, Momčilović i Jerković, 1985, Jerković, 1992), utvrđivanje rasnog sastava populacije patogena (Bošković, 1965; Bošković and Browder, 1976) i uticaja napada lisne rđe na prinos (Bošković i sar., 1983). Posebna pažnja poslednjih godina posvećuje se kompleksnoj otpornosti (Jerković et al., 1988, Stojanović i sar., 1997). Nekompletna otpornost prema Puccinia recondita tritici ne samo na osnovu intenziteta zaraze u polju utvrđuje se od 1988. godine (Jerković i Jevtić, 1989; Jerković i Momčilović, 1992; Jerković et al., 1992).

1) Pregledni rad (review paper)

Dr ZORAN JERKOVIĆ, Mr RADIVOJE JEVTIĆ, Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad, prof. dr. SRBOBRAN STOJANOVIĆ, Poljoprivredni fakultet, Priština



## Komponente nekompletne otpornosti, njihov međusobni odnos i uticaj na razvoj *Puccinia spp.* u polju

Iz ove oblasti, koja podrazumeva fitopatološka istraživanja, objavljen je velik broj radova poslednjih godina. Zaključci se većinom podudaraju, bez obzira na materijal (vrstu strnog žita i parazita iz roda *Puccinia* sa kojim je rađeno) i varijacije u metodi testiranja i obradi podataka.

Kako bi se ispitala dugogodišnja horizontalna otpornost sorte *Sonalika* prema *Puccinia graminis tritici* u Indiji, Kapoor i Joshi (1981) su je upoređivali sa još pet proširenih sorti koje ispoljavaju visoku osetljivost. Nakon infekcije rasom 122 u stadijumu sejanaca, na *Sonaliki* se razvilo srazmerno manje pustula po  $\text{cm}^2$  lista, a latentni period je bio duži 1–2 dana nego kod *Khar-cha* i *Agra Local*.

Listovi zastavičari kod slow-rusting sorti pšenice *Suwon 85* i *P 6028* i osetljivih *Monon* i *Suwon 92*, inokulisani su sporama *Puccinia recondita* da bi se izmerile komponente otpornosti. Prve pustule su izbile na sortama *Monon* i *Suwon 92* nakon šest dana, a poslednje posle 9–10. Na *Suwon 85* i *P 6028* javljale su se od sedmog do 12–13 dana. Broj pustula po jedinici površine je bio manji kod poslednja dva genotipa. Kod svih sorti oko 12% spora se razvilo u pustule, njihova veličina je obrnuto srazmerna gustini, ali su uvek razvijenije kod osetljivih *Monon* i *Suwon 92*. Mala produkcija spora kod *P 6028* je u vezi sa slabom produkcijom po  $\text{mm}^2$  pustule i manjim pustulama, a kod *Suwon 85* samo sa manjim pustulama nego kod osetljivih sorti. Efekti mehanizama otpornosti kod otpornih sorti su kumulativni tokom više ciklusa infekcije i rezultiraju u mnogo slabijem intenzitetu zaraze u poređenju sa osetljivom (Shaner et al., 1978).

Osam jarih sorti ječma kao predstavnici različitih razgova parcijalne ili slow-rusting otpornosti prema lisnoj rđi su istraživane kako bi se utvrdio efekat njenih komponenti: uspešnosti infekcije, dužine latentnog perioda, produkcije spora po pustuli na dan i infekcionog perioda. Ukupna produkcija spora po jedinici lisne površine (kombinovani rezultat sve četiri komponente merena u kontrolisanim uslovima po metodu Parlevlieta, 1975) je u jakoj uzajamnoj povezanosti sa parcijalnom rezistentnošću u polju ( $r=0,85$ ). Samo mali deo varijacije u navedenoj otpornosti nije vezan sa ove četiri komponente. Koeficijent korelacije između dužina latentnog perioda i parcijalne otpornosti u polju je bio  $r=-0,85$ . U cilju da se izdvoje otporni genotipovi, dužina latentnog perioda je pogodniji kriterijum od ukupne produkcije spora, jer se meri znatno lakše, tačnije i brže nakon inokulacije (Weervort and Parlevliet, 1978).

Uticaj sorte na uspešnost infekcije je ispitivan u stadijumu sejanaca i odraslih biljaka kod 15 jarih sorti ječma. U obe faze efekat sorte je vrlo signifikantan. Takođe, između sorte i faze razvoja postoji jasna interakcija. Sorta *Paulina* je ispoljila slabu uspešnost infekcije kao i *Vada* u stadijumu sejanaca a u odrasloj fazi 70% višu (Parlevliet and Kuiper, 1977).

Po rezultatima Pretorius-a et al. (1987) kod sorti pšenice koje nisu ispoljile hipersenzitivnu otpornost prema 19 izolata *Puccinia recondita tritici* dužina latentnog perioda i uspešnost infekcije bili su u negativnoj korelaciji, a njihov odnos je varirao kod pojedinih sorti i linija. Parlevliet (1986) nakon analiza po 10 biljaka iz 68 potomstava u F3 generaciji ukrštanja sorti ječma *Cabada Capa* (sadrži 4–6 minor gena za dug latentni period) sa *Vadom* (5–6) i osetljivom *L 94* prema prouzrokovaču lisne rđe, dolazi do zaključka da geni za dug latentni period imaju pleiotropni efekat na smanjenje uspešnosti infekcije. Mogućnost bliske vezanosti gena za ova svojstva je isključena. Broers (1989) je ispitujući parcijalnu otpornost kod 18 sorti ozime pšenice prema *Puccinia recondita tritici* utvrdio da je dužina latentnog perioda osobina odgovorna za 67% varijacije u ispoljavanju navedenog svojstva u polju. Uključenjem uspešnosti infekcije i veličine pustula procenat varijacije u otpornosti u vezi sa ova tri karaktera povećan je na 80%. Zaključak je da se dužina latentnog perioda i uspešnost infekcije bar delimično nezavisno nasleđuju. Uticaj faze razvoja na ista tri karaktera otpornosti je takođe evidentan (Broers, 1989). Kod 18 sorti jare pšenice inficirane lisnom rđom parcijalna otpornost se jače ispoljavala u stadijumu odraslih biljaka nego na sejanacima. Kod većine sorti, dug latentni period je bio povezan sa slabom uspešnošću infekcije i malim pustulama. Odstupanja od ovog pravila ukazuju na različitost gena koji kontrolišu ta svojstva.

## Efekat različitih virulentnosti parazita i uslova spoljne sredine na komponente nekompletne otpornosti

Kuhn et al. (1978) su ustanovili dužinu latentnog perioda uspešnost infekcije i veličinu pustula kod slow-rusting linije *P6028* i *Suwon 85* inokulisanih sa 22 izolata *Puccinia recondita tritici*. Kako nije bilo značajnih razlika u vrednostima ispitivanih karaktera, zaključak je da ova vrsta otpornosti nije rasno specifična.

Sa pet sorti različitih nivoa poljske otpornosti izolovane su balk populacije *Puccinia recondita tritici* (Kontt and Mundt, 1991). Svaka populacija je bila inokulisana na sortu sa koje je izolovana, kao i na četiri druge sorte. Latentni period i uspešnost infekcije su mereni u klima komorama. Nije došlo do povećanja agresivnosti na sortama sa kojih su izolati uzeti, bilo da se radi o latentnom periodu ili uspešnosti infekcije. Populacije spora su se razlikovale po agresivnosti bez obzira na pokazatelj nekompletne otpornosti. Milus i Line (1980) ističu da je latentni period sorte

Wampum inokulisane kulturom 2 bio kraći nego prilikom inokulacije kulturom 1 lisne rđe. Kod sorte *Borah* bilo je obrnuto. Rezultati testiranja u odraslom i stadijumu sejanaca su u saglasnosti. Nakon testova dužine latentnog perioda sa 5 izolata u odrasloj fazi i stadijumu sejanaca 6 sorti ječma, Parlevliet (1976) navodi da je LP sorte *Wandell* inokulirane izolatom 11–1 uvek bio pola dana kraći u odnosu na vrednosti sa ostala 4 izolata. O razlikama u razvoju bolesti kod slow-rusting sorti zaraženih sa različitim rasama *P.graminis tritici* u polju pisali su *Sothern* (1978) i *Brenan* (1975). Jedanaest jarih sorti pšenice inficirane su sa pet rasa *Puccinia recondita tritici* u dva testa izvedena u staklari (stadijumu sejanaca) i poljskim uslovima (Broers, 1989). Postoje određene indikacije rasne specifičnosti parcijalne otpornosti. Rezultati ne isključuju ideju da gen za gen odnos može postojati između gena za parcijalnu rezistentnost domaćina i gena parazita.

Istraživanjem uticaja različitih temperatura nakon infekcije pšenice prouzrokovačem lisne rđe (Broers and Wallenburg, 1989), zaključeno je da dužina latentnog perioda pri tri tretmana (dan/noć 8/13, 15/19 i 24/28 °C) znatno više varira od veličine pustula i uspešnosti infekcije. Reakcije uspešnosti infekcije prema različitim temperaturama su se razlikovale od reakcija dužine latentnog perioda i veličine pustula, što ukazuje da je ovaj karakter parcijalne otpornosti regulisan drugim mehanizmima. Kramer i Eversmeyer (1989) su ustanovili signifikantne razlike kod ispitivanih temperatura: domaćin: parazit kombinacija i uticaja interakcija tih faktora na latentni period. Povišenjem temperature od 10–24(27) °C skraćuje se latentni period, dok se od 24(27)–32 produžava. Domaćin: parazit kombinacije kod kojih je zabeležen visok tip infekcije na minimalnoj temperaturi ispoljile su zakasnelu infekciju u polju. Ispitujući stabilnost parcijalne otpornosti prema *Puccinia recondita tritici* Broers i Parlevliet (1989) su u ogledu postavljenoj na tri lokaliteta (Wageningen, El Batan—Meksiko i Ponta Grossa—Brazil), ispitivali dve osetljive (*Little Club*, *Skalavatis 56*) i tri sorte sa izraženom parcijalnom otpornošću (*Westphal 12 A*, *Akaboza*, *BH 1146*). Uslovi spoljne sredine su uticali na stepen otpornosti kao i na odnos pojedinih sorti po navedenom karakteru.

## Histološka istraživanja u vezi sa nekompletnom otpornošću

Histološka istraživanja, sa ciljem otkrivanja mehanizama ostvarivanja slabije odnosno uspešne infekcije i razvoja parazita većinom su rađena na ječmu zaraženom sa *Puccinia hordei*.

Ispitujući ranu aborticiju kolonija lisne rđe kod parcijalno otpornih sejanaca ječma *Niks* (1981) je konstatovao da se ona dešava oko momenta formiranja prve haustorije, kada mlade kolonije imaju pet ili šest majki ćelija haustorija. Rana aborticija je samo slučajno povezana sa kolapsom ćelija lista, što je uobičajeno kod hipersenzitivne reakcije vezane uz specifičnu otpornost. Isti autor je definisao tipove aborticije prema fazama razvoja i sukcesivnim micelarnim strukturama.

Dva major gena za hipersenzitivnu otpornost ječma prema *Puccinia hordei*, *Pa 7* i *Pa 3*, uneti su u tri genotipa sa različitim stepenima parcijalne otpornosti, kako bi se utvrdila interakcija (*Niks*, 1981). Faza rasta i stepen aborticije kolonija, kao i nekroza ćelija su determinisane fluorescentnim mikroskopom. PR geni (partial resistance) i *Pa 7* deluju nezavisno i uzastopno. *Pa 3* deluje kratko nakon početka kolonije i umnogome prikriva efekat PR gena koji se ne može razdvojiti utvrđivanjem proporcije rano abortiranih kolonija nezavisno od nekroze ćelija.

U istraživanjima na pšenici pri infekciji sa *Puccinia recondita tritici*, do aborticije većinom dolazi tek prilikom formiranja ćelija majki haustorija ili posle (Jacobs, 1990). Kasna aborticija nije primećena. Kod pšenice abortivnost je vezana uz kasnije faze razvoja parazita nego kod ječma, što može da dovede u vezu gene za hipersenzitivnu reakciju i parcijalnu otpornost.

## Veza između gena za hipersenzitivnu reakciju i karaktera nekompletne otpornosti

Pleiotropni geni, koji se ispoljavaju kroz hipersenzitivnu reakciju sorti prema određenim rasama (kulturama) patogena, a prema drugim utiču na slow-rusting otpornost, mogu biti od velikog značaja u selekciji. Na žalost, zaključci o ovakvoj ekspresiji pojedinih major gena donošeni su većinom na osnovu rezultata uporednih testiranja, ali ne i genetičkih analiza nasleđivanja, lociranja gena na hromozomima i sl.

Izogene linije koje sadrže različite neefektne gene za vertikalnu otpornost prema *Puccinia recondita tritici*, u uslovima prirodne infekcije na dva lokaliteta u SSSR pokazale su signifikantne razlike u horizontalnoj otpornosti. Najotpornije su bile linije koje sadrže gene *Lr 10*, *Lr 12*, *Lr 13*, *Lr 14b*, *Lr 17*, *Lr 18* i *Lr 22*, a najosetljivije one sa *Lr 2b*, *Lr 3a*, *Lr 3bg*, *Lr 15*, *Lr 16*, *Lr 30*.

Rezidualni efekti pojedinih gena na horizontalnu otpornost ocenjivaju preko broja pustula po jedinici lisne površine i broja spora po pustuli, nisu bili u vezi sa razvojnim fazom biljaka (Odintsova and Mikhailova, 1988).

Upoređujući osetljivu sortu *Thatcher* i liniju *RL 6058* (*Thatcher* /6/PI 58548) koja sadrži gen *Lr 34* Drijepondt et al. (1990) su ustanovili razlike u intenzitetu zaraze tokom dve godine. Latentni period pri inokulaciji zastavičara izolatom 3SA132 linije *RL 6058* je bio 258 časova duži nego kod *Thatcher-a*. Gustina pustula kod *Thatchera* je bila 14,4/cm a na liniji koja sadrži *Lr 34* 3,7/cm<sup>2</sup>.

Izogene linije koje sadrže *Lr 1*, *Lr 2c* i *Lr 3* i njihov rekurentni roditelj *Thatcher* su testirani da bi se ustanovili *Lr* geni koji utiču na broj pustula koje stvaraju virulentne kulture *P. recondita*.



Na Lr 1 i Lr 3 linijama pustule su se formirale kao i na Thatcher-u, dok je Lr 2c linija imala manji broj pustula prilikom inokulacije sa nekim od kultura, na 10, 15 i 20 °C (Modawi et al., 1985). Na žalost, u prikazanim radovima nije korišćen isti materijal, te se zaključci o eventualno izraženijoj rasnoj specifičnosti Lr gena kada se ispoljavaju i kroz karaktere slow-rusting otpornosti ne mogu doneti.

Rowel (1982) dolazi do zaključka da je jedan dominantan gen odgovoran za slabu uspešnost infekcije sa *P. graminis tritici* kod sorti Ideal 59 i W2691—Sr Tt—1 isti ili veoma blisko vezan sa genom Sr Tt—1 za specifičnu otpornost prema kome su prevalentne rase u populaciji patogena virulentne. Wilson i Shaner (1989), ukrštali su sa linijom tritikalea PI 429155 izdvojenom kao izvor otpornosti prema prouzročivaču lisne rde. Prema kulturi 7434—1—IT ona se ispoljava infekcionim tipom 1+ i latentnim periodom 50 od 14 dana. Efekti nekompletne hipersenzitivnosti i komponenti slow-rusting otpornosti su razdvojeni u potomstvima ukrštanja sa različitim sortama. Stvorene linije su se mogle diferencirati u više grupa koje poseduju faktore otpornosti: dug LP 50 i osetljiv infekcioni tip; otporan infekcioni tip i srednje dug latentni period; dug latentni period i otporan infekcioni tip kao i ispitivana linija. To znači da se geni za dužinu latentnog perioda i hipersenzitivnu reakciju (infekcioni tip) ne nalaze na istim hromozomima. Primitno je da se zaključci koji se odnose na osnovu analiza nasleđivanja u potomstvima u ovom radu, razlikuju od Rowel-ovih (1981, 1982), kao i onih koji proističu iz rezultata testiranja izogenih linija pšenice različitim po Lr genima.

Na osnovu rezultata iznetih u ovim radovima koji se odnose na rde, kao i drugih (Martin and Ellingboe, 1976, Nass et al., 1981) vezanih za pepelnicu pšenice, Browder (1985) je koristeći Boolean-ovu simbolizaciju, upotpunjenu od strane Loegeringa (1978, 1984) (Tab. 1), sa idejom da se povežu uticaji gena domaćina, patogena i spoljne sredine, definisao dve hipoteze o mogućim interakcijama sva tri činioca koji rezultiraju kvantitativnim efektima (produženim latentnim periodom, smanjenom uspešnošću infekcije i dr.).

Tabela 1.

Parazit: domaćin: uslovi spoljne sredine — specifičnost  
(Loegering, 1984). — (Parasite: host: environment — specificity (Loegering, 1984))

genotip parazita	genotip domaćina	3*		uslovi sp. sredine	4*				
		agrikorpus genotip	agrikorpus genotip		agrikorpus genotip	agrikorpus genotip			
parasite genotype	host genotype	agricorpus genotype	agricorpus genotype	environment	agricorpus genotype	agricorpus genotype			
1*						5*			
1p	x	lh	=	lag	lag	x	le	=	lap
1p	x	lh	=	lag	lag	x	0e	=	0ap
1p	x	0h	=	0ag	0ag	x	1e	=	0ap
1p	x	0h	=	0ag	0ag	x	0e	=	0ap
0p	x	lh	=	0ag	0ag	x	1e	=	0ap
0p	x	lh	=	0ag	0ag	x	0e	=	0ap
0p	x	0h	=	0ag	lag	x	1e	=	0ap
0p	x	0h	=	0ag	0ag	x	0e	=	0ap

1\* = definitivan, određen (oznaka 1)

2\* = nedefinitivan, neodređen (oznaka 0)

3\* = agrikorpus genotip — termin koji obuhvata genotip parazita i domaćina

4\* = agrikorpus fenotip — termin koji obuhvata genotipove oba organizma i uslove spoljne sredine

5\* = samo definitivan agrikorpus genotip u definitivnim uslovima spoljne sredine daje definitivan agrikorpus fenotip odnosno nizak infekcioni tip = specifična otpornost.

Prva hipoteza je redefinicija Ness-ove (1981), po kojoj pojedini 0p x lh agrikorpus genotipovi proizvode kvantitativne efekte na sporulaciju i broj infekcija po jedinici inokuluma, u okviru fenotipova koji se smatraju nedefinitivnim, u odnosu na one koje daju nedefinitivni fenotipovi u čijoj su osnovi 0p x 0h i 1p x 0h agrikorpus genotipovi.

Po drugoj hipotezi, definitivni agrikorpus genotipovi imaju kvantitativne efekte na razvoj agrikorpusa kada se nalaze u nedefinitivnim uslovima spoljne sredine. Ti efekti mogu se manifestovati kroz umanjen broj formiranih pustula, redukovanu sporulaciju, produžen latentni period i skraćen infekcioni period.

Jedan od zaključaka Browder-a (1985) je da komponente koje se obično vezuju za »horizontalnu otpornost« mogu biti uslovljene specifičnim parazit : domaćin : uslovi spoljne sredine interakcijama.

Proizlazi da se i kvantitativni efekti mogu objasniti po gen za gen principu, što potvrđuju i rezultati već citiranih novijih istraživanja. Browder-ovo mišljenje ne može se negirati dokazivanjem rasne nespecificnosti nekompletne otpornih genotipova pšenice, jer nikada nije i neće biti moguće izvršiti testiranje svim postojećim virulentnostima parazita. Samo je specifična otpornost konačna i lako dokazuje kategorija, što smatramo, još uvek nije dovoljan razlog za nepostojanje i drugačijih odnosa između dva organizma, ustanovljenih testiranjem ograničenim brojem različitih patotipova parazita.

Ukoliko se prihvati gen za gen kao osnovni model odnosa gena domaćina i parazita koji se ispoljava kroz nizak infekcioni tip, kao i kvantitativne efekte otpornosti vezane uz visok infekcioni tip, tada po Van der Planku (1983) produkti ovih gena moraju biti složena jedinjenja. Postoji više od 30 Sr (*Puccinia graminis tritici*), 20 Lr (*Puccinia recondita tritici*), 10 Yr (*Puccinia striiformis*), dakle, najmanje 60 do sada identifikovanih gena za otpornost u pšenici samo prema prouzročivačima rda. Moramo uzeti u obzir i 60 njima odgovarajućih gena za osetljivost. Potencijalno postoji  $2^{60} = 10^{18}$  fenotipova koji se mogu razlikovati rasama (virulentnostima) navedenih patogena.  $10^{18}$  je toliko velik broj (broj minuta od postanka sveta do danas), da u potpunosti isključuje razlike u količini supstanci bile one fitoaleksini, gibberelini, auksini, fenoli, lignini i dr. biohemijske osnove gen za gen relacije. Broj kvalitativnih razlika u jedinjenjima koja se prepoznaju je  $2 \times 60 = 120$ , što znači da ona mogu biti polinukleotidi, polipeptidi ili polisaharidi. Iz toga sledi da različita ispoljavanja interakcija gena oba organizma predviđena gen za gen odnosom ne mogu biti u vezi sa kvantitetom njihovih produkata. Logičan je zaključak da nekompletna otpornost ne funkcioniše po ovom modelu, ako je svojstvo koje kontrolišu više gena kao i druga kvantitativna svojstva.

Nelson je 1978. godine predstavio koncept po kome su geni za vertikalnu i horizontalnu otpornost isti. Vertikalna i horizontalna otpornost nisu indikacija postojanja različitih gena već različitih akcija istih gena u različitim genotipovima. Major i minor geni po ovoj teoriji ne postoje, već samo geni za otpornost, koji se mogu diferencirati po načinu ispoljavanja i efikasnosti. Njihovu ekspresiju modifikuju ostali geni za otpornost u genotipovima koji ih sadrže. Ovakav način delovanja gena je posledica koevolucije parazita i domaćina kojom je prevaziđen gen za gen odnos štetan za oba organizma. Sigurnost koevolucije je pronađena u većem broju gena za otpornost, odnosno virulentnost. Geni koji su nekada funkcionisali dovoljno i kratkotrajno, sada većinom deluju udruženo i znatno trajnije.

Rezultate koji se slažu sa ovakvim objašnjenjem izneo je Calldwell et al. još 1957. godine. Ustanovljen je aditivni efekat različitih gena za otpornost u sorti Dual prema *Puccinia recondita tritici*. Dual je ispoljio viši nivo poljske otpornosti nego tri roditeljska genotipa iz kojih su njegovi geni poreklom.

Znatno je određeniji rad u kome se iznose rezultati testiranja 7 nepotpuno izogenih linija (rekurentni roditelj Chinese Spring) koje reprezentuju sve kombinacije Sr 6, Sr 8 i Sr 9a gena. Oni se ne ispoljavaju hipersenzitivnošću prema korišćenim kulturama *Puccinia graminis tritici* čak ni u međusobnim kombinacijama. Međutim, linije sa tri gena otpornosti bile su efikasnije u redukciji veličina pustula i sporulacije nego linije sa dva, a ove od onih sa jednim ili bez navedenih gena rezistentnosti (Brodney et al., 1986).

Mišljenje Nelson-a (1978) svakako je sveobuhvatnije od Browder-ovog (1985) koje se odnosi na pojedinačne akcije gena i pokušaj njihovog uklapanja u gen za gen odnos. Čak i ako prihvatimo da geni za hipersenzitivnom reakcijom ispoljenu otpornost deluju na taj način, a ostali ne, kako je moguće objasniti da se kolektivno delovanje minor gena ponekad ispoljava kroz tip otpornosti sličan navedenoj (Calldwell, 1968). Parleviliet (1976), takođe smatra da je produženje latentnog perioda *Puccinia hordei* povezano sa sniženjem infekcionog tipa čak i u odsutnosti major gena koji ga inače kontrolišu.

Jasno je, da se u procesu selekcije pšenice koja se odvija svuda u svetu, znatno i veoma ubrzano povećava genetička varijabilnost domaćina. To uz poznate ogromne reproduktivne sposobnosti parazita, dovodi do koevolucije čiji se produkti ne uklapaju u ranije postavljene modele kojim se definišu odnosi gena ovih organizama u određenim uslovima spoljne sredine. Oni se odnose samo na deo postojećih interakcija između njih, i ne treba ih generalizovati.

### Broj, način delovanja i nasleđivanja gena za pojedine karaktere nekompletne otpornosti

Analize nasleđivanja karakterata nekompletne otpornosti strnih žita relativno su novijeg datuma. Prvi radovi iz ove oblasti odnose se na nasleđivanje slow-rusting otpornosti prema *P. graminis tritici*. Do određenih saznanja došlo se utvrđivanjem intenziteta zaraze i uspešnosti infekcije na relativno malom broju biljaka iz potomstava u polju (Brenan, 1975, Shovmand et al., 1978, Johnson and Wilcoxson, 1979). Zbog kontinuiranih distribucija varijacije u okviru potomstava iz ukrštanja slow-rusting i osetljivih sorti, kao i veoma česte pojave transgresivnog razdvajanja, smatra se da je više gena sa pretežno aditivnim efektom uključeno u nasleđivanje ovih svojstava. Isto tako, poznato je da pojedini geni imaju jači efekat od ostalih (Wilcoxson, 1981). Ispitujući broj gena koji kontrolišu dugotrajnu otpornost prema žutoj rdi sorti pšenice Milus i Line (1986) koristeći kvantitativne i kvalitativne formule zaključili su da navedeno svojstvo kontrolišu dva ili



tri gena. Parlevliet (1978), zaključuje da jedan od šest gena utiču na dužinu latentnog perioda kod sorti ječma inokulisanih sa *P. hordei*: u liniji L94 (LP=8 dana) nema gena za slow-rusting otpornost; Sultan (LP=10,5 dana); Volla (LP=10,5 dana) tri gena, ali najmanje jedan različit od onih u Sultanu; Julia (LP=13 dana) pet gena; Vada (LP=15,5 dana) šest gena. Jedan od gena u Vadi ispoljio je jači efekat i nasleđivao se recesivno, dok su ostalih pet minor gena sa aditivnim delovanjem. Do ovako preciznih zaključaka o broju gena u svakoj sorti Parlevliet je mogao doći jer u potomstvima ukrštanja izvedenih po metodu nepotpunog dialela u F2 generaciji nije došlo do transgresivnog razdvajanja. Znaajući da geni deluju aditivno i uzimajući u obzir vrednosti dužina latentnog perioda u potomstvima F1 i F2 generacije, jasno je da se neki od šest gena koje su akumulirani u Vadi, nalaze i u ostalim sortama u različitim kombinacijama i već navedenom broju.

Jedan od radova koji se odnose na nasleđivanje dužine latentnog perioda prouzrokovala lisne rde na pšenici objavili su Lee and Shaner (1985). Potomstva u ranim generacijama iz ukrštanja slow-rusting i osetljivih (fast-rusting) sorti inokulirana su kulturom *Puccinia recondita* tritici u staklari. Iz odnosa razdvajanja može se zaključiti da se slow-rusting sorte SW 72469-6 i L574-1 razlikuju od osetljivih po dva parcijalno recesivna gena sa jednakim efektom na dužinu latentnog perioda. Dug latentni period sorti CI 10745 i Milyang 8-6 je kontrolisan sa dva recesivna gena, P6028A2 tri a P65113B6 jednim. U svim potomstvima međusobnih ukrštanja slow-rusting sorti došlo je do transgresivnog razdvajanja. Na osnovu toga očekuje se da najveći broj gena koji se ispoljavaju kroz produženi latentni period deluju aditivno.

Analizirajući F1 i razdvajanje na dužinu LP 50 u F1b1 i F2 generacijama ukrštanja između parcijalno otpornih sorti i izuzetno osetljive Little Club, Jacobs i Broers (1989) su ustanovili da Akabozu sadrži jedan ili dva, Westphal 12A tri i više a BH 1146 dva ili tri gena za navedeno svojstvo više od Little Club-a. U potomstvima međusobnih ukrštanja parcijalno otpornih sorti došlo je do transgresivnog razdvajanja. Iz toga se može zaključiti da su geni u Westphal-u i Akabozu različiti, a oni u Akabozu i BH 1146 nisu svi isti (Broers and Jacobs, 1989).

Ovakvi rezultati nisu ohrabrujući jer ukazuju na usku genetičku varijabilnost ječma sa aspekta ispitivanog svojstva, što nije slučaj kod pšenice (transgresivno razdvajanje u potomstvima je uobičajeno). Transgresivnost se može objasniti i slabom akumulacijom gena u slow-rusting genotipovima koji su ispitivani, što takođe daje nadu u uspešnost selekcije na ovo svojstvo. Kao osnovni limit za donošenje generalnih zaključaka, nameće se mali obim do sada analizama obuhvaćenog materijala i njemu srazmeran deo verovatno postojeće genetičke varijabilnosti.

#### Novija istraživanja u našoj zemlji

Na osnovu rezultata istraživanja rađenog sa ciljem utvrđivanja međusobnih odnosa karaktera i pokazatelja nekompletne otpornosti prema *Puccinia recondita* tritici i načina nasleđivanja delovanja i broja gena koji ih kontrolišu u sortama sa različitim stepenima ispoljavanja navedenog svojstva, (Jerković, 1988) doneti su sledeći zaključci:

Pokazatelji nekompletne otpornosti prema *Puccinia recondita* tritici u poljskim uslovima maksimalni intenzitet zaraze, AUDPC i LR index su većinom u jakoj korelaciji sa dužinom latentnog perioda 50 i uspešnošću infekcije utvrđenim u stadijumu sejanaca pod kontrolisanim uslovima.

Promene uslova spoljne sredine u poljskim (dve godine) i kontrolisanim uslovima (10°C, 15°C, 20°C) nisu bitno uticale na rang sorti po otpornosti bez obzira na posmatrani pokazatelj odnosno karakter.

Najviši stepen korelacije postignut je između vrednosti AUDPC kao najkompletnijeg pokazatelja nekompletne otpornosti u polju i uspešnosti infekcije utvrđene na 15°C.

U uslovima kontinentalne klime u kojim je usled nepovoljnih uslova period povoljan za razvoj *Puccinia recondita* tritici kraći te ne dolazi do formiranja velikog broja generacija, uspešnost infekcije je značajniji karakter nekompletne otpornosti od dužine latentnog perioda.

Primenjenom metodom dužina latentnog perioda 50 se određuje preciznije od uspešnosti infekcije usled manjeg udela ekološke u fenotipskoj varijabilnosti.

Geni za dužinu LP 50 i IE u potomstvima kombinacija otpornih i osetljivog roditelja Little Club deluju aditivno. Efekti dominantnih gena nisu signifikantni. Dvogenske epistaze aditivnih i dominantnih gena su izražene samo u nekim kombinacijama.

U poljskom ogledu nekompletna otpornost izražena kroz vrednosti AUDPC se nasleđuje parcijalno dominantno kod svih šest navedenih kombinacija. Različitost nasleđivanja AUDPC u poljskom ogledu kod ispitivanih 37 kombinacija svedoči o genetičnoj divergentnosti otpornih roditelja.

Transgresivno razdvajanje postoji samo u potomstvima iz kombinacija dva otporna roditelja za oba ispitivana karaktera LP 50 i IE. Evidentirane su biljke otpornije i osetljivije od oba roditelja. Nasleđivanje dužine LP 50 je oligogeno, a IE mono ili oligogeno. Heritabilnost LP 50 i IE u stadijumu sejanaca pod kontrolisanim uslovima je vrlo visoka i kreće se za prvi karakter od 67-92%, a za drugi 76-95%.

Akumulacija gena za nekompletnu otpornost prema određenim rasama parazita u određenim uslovima može rezultirati kompletnom otpornošću.

Broj gena koji kontrolišu dužinu LP 50 i IE nije u direktnoj vezi sa utvrđenim vrednostima za ova dva karaktera kod ispitivanih sorti. Zaključak je da geni koji kontrolišu karaktere nekompletne otpornosti prema *Puccinia recondita* tritici nisu identični po efektu.

Na osnovu broja, načina nasleđivanja i delovanja gena za dužinu LP 50 i IE, kao i vrlo značajne korelacije ova dva karaktera u potomstvima otpornih i osetljivog roditelja, možemo zaključiti da svojstva bar delimično kontrolišu geni sa pleiotropnim efektom.

#### Zaključak

Na osnovu rezultata istraživanja može se zaključiti da postoje svi uslovi za uspešnu selekciju na nekompletnu otpornost pšenice i ječma prema *Puccinia* spp. Heritabilnost svojstva je visoka, uticaj ekoloških uslova koji u znatnoj meri mogu da ometu uspešnu selekciju na pojedina svojstva u poljskim uslovima može se anulirati ispitivanjima u kontrolisanim uslovima. Odabiranje roditelja nosilaca poželjnih gena može se izvršiti i nakon samo jedne godine utvrđivanja vrednosti AUDPC u polju i dužine latentnog perioda 50 i uspešnosti infekcije u kontrolisanim uslovima. Nasleđivanje svojstva u našim poljskim uslovima je dobrim delom parcijalno dominantno što olakšava izbor genotipova i sa drugim poželjnim svojstvima, usled ograničenog broja biljaka u potomstvima koji je uvek u negativnoj korelaciji sa ukupnim brojem kombinacija u okviru programa selekcije.

#### LITERATURA

BOROJEVIĆ, S., POTOČANAC, J. (1966): Development of the Yugoslav Program for Creating High-Yielding Wheat Varieties. *Savremena poljoprivreda*, Vol. 14, No 11-12: 7-36.

BOROJEVIĆ, S. (1981): Principi i metodi oplemenjivanja biljaka. Prosveta, Novi Sad.

BOŠKOVIĆ, M. (1962): Ispitivanje otpornosti nekih italijanskih sorata pšenice prema lisnoj rdi i drugim bolestima u 1960. i 1961. godini. *Savremena poljoprivreda*, 2-3: 166-179.

BOŠKOVIĆ, M. (1965): Identifikacija fizioloških rasa *Puccinia recondita* Rob. ex desm. f. sp. tritici (Erikss.) u Jugoslaviji. *Savremena poljoprivreda*, br. 4: 1-183.

BOŠKOVIĆ, M., BROWDER, L. E. (1976): A comparison of pathogenicity of *Puccinia recondita* tritici in Europe, the United States and Canada. *Plant Disease Reporter*, Vol. 60, No 4: 278-280.

BOŠKOVIĆ, M., KOSTIĆ, B., MOMČILOVIĆ, V., PRIBAKOVIĆ, M. (1983): Uticaj pepelnice i lisne rde na prinose nekih sorti pšenice. *Zaštita bilja*, Vol. 34 (2), No 164: 181-192.

BOŠKOVIĆ, M., MOMČILOVIĆ, V. (1984): Genetically different host leaf rust parasite interactions in wheat crosses. VI-th Europ. and Med. Cereal Rusts Conf. - Les Colloq. de INRA, No 25: 37-45.

BRENAN, P. S. (1975): General resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. tritici Erikss. and Henn.). Ph. D. Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, 141 pp.

BRODNY, V., NELSON, R. R., GREGORY, L. V. (1986): The residual and interactive expressions of «defeted» genes for wheat stem rust. *Phytopathology*, Vol. 76, No: 546-549.

BROERS, L. H. M. (1989): Influence of development stage and host genotype on three components of partial resistance to leaf rust in spring wheat. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 187-196.

BROERS, L. H. M., JACOBS, Th. (1989): The inheritance of host plant effect on latency period of wheat leaf rust in spring wheat. II: Number of segregating factors and evidence for transgressive segregation in F3 and F5 generations. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 207-215.

BROERS, L. H. M., WALLENBURG, S. C. (1989): Influence of postinfection temperature on three components of partial resistance in wheat to wheat leaf rust. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 215-224.

BROERS, L. H. M., PARLEVLIET, J. E. (1989): Environmental stability of partial resistance in spring wheat to wheat leaf rust. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 241-246.

BROERS, L. H. M. (1989): Partial resistance to wheat leaf rust in 18 spring wheat cultivars. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 247-258.

BROERS, L. H. M. (1989): Race-specific aspects of partial resistance in wheat to wheat leaf rust, *Puccinia recondita* f. sp. tritici. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 273-282.



- BROWDER, L. E. (1985): Parasite: host: environment specificity in the cereal rusts. *Ann. Rev. Phytopathology*, No 23: 201—222.
- CALDWELL, R. M., SHAFER, J. F., COMPTON, L. E., PATERSON, F. L. (1957): A mature-plant type of wheat leaf rust resistance of composite origin. *Phytopathology*, No 47: 690—692.
- CALDWELL, R. M. (1968): Breeding for general and/or specific plant disease resistance. *Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp. Aust. Acad. Sci., Canberra*, pp. 263—272.
- JACOBS, Th., BROERS, L. H. M. (1989): The inheritance of host plant effect on latency period of wheat leaf rust in spring wheat. I: Estimation of gene action and number of effective factors in F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> and backcross generations. *Euphytica* Vol. 41, No. 3: 197—206.
- JACOBS, Th. (1990): Abortion of infection structures of wheat leaf rust in susceptible and partially resistant wheat genotypes. *Euphytica*, Vol. 45, No. 1: 81—86.
- JERKOVIĆ, Z. (1988): Identifikacija efikasnih gena za otpornost prema *Puccinia recondita tritici*. *Magistarski rad. Poljoprivredni fakultet, Novi Sad*.
- JERKOVIĆ, Z., JEVTIĆ, R. (1989): Mogućnosti selekcije pšenice na otpornost osetljivog tipa reakcije prema *Puccinia recondita tritici* i *Erysiphe graminis tritici*, XXIII Seminar agronoma, Kupari, 1989., Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad, Zbornik referata, 259—265.
- JERKOVIĆ, Z., MOMČILOVIĆ VOJISLAVA (1992): Nasleđivanje karaktera nekompletne otpornosti pšenice prema *Puccinia recondita tritici*. *Zbornik referata, SMIS 92*, str. 51, Zemun.
- JERKOVIĆ, Z., JEVTIĆ, R., PRIBAKOVIĆ, M. (1992): Utvrđivanje stepena rizika od napada *Puccinia recondita tritici* kod sorti pšenice. IX jugoslovenski simpozijum o zaštiti bilja, zbornik referata, str.
- JERKOVIĆ, Z. (1992): Nasleđivanje nekompletne otpornosti pšenice prema *Puccinia recondita tritici*. *Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad*, str. 78.
- KAPPOR, A. S., JOSHI, L. M. (1981): Studeis on slow rusting of wheat. *Indian Phytopath.*, Vol. 34, No 2: 169—172.
- KNOTT, E. A., MUNDT, C. C. (1991): Latent period and infection efficiency of *Puccinia recondita f. sp. tritici* populations isolated from different wheat cultivars. *Phytopathology*, Vol. 81, No. 4: 435—439.
- KRAMER, C. L., EVERSMEYER, M. G. (1989): Effect of temperature on the latent period of *Puccinia recondita f. sp. tritici* on adult wheat plants. *Memoirs on the New York Botanical Garden*, 49, 62—65.
- KUHN, R. C., OHM, H. W., SHANER, G. E. (1978): Slow leaf rust severity in wheat against twenty two isolates of *Puccinia recondita*. *Phytopathology*, Vol. 68, 651—656.
- LEE, T. S., SHANER, G. (1985): Transgressive segregation of length of latent period in crosses between slow leaf-rusting wheat cultivars. *Phytopathology*, Vol. 75, No 4: 643—647.
- LOEGERING, W. Q. (1978): Current concepts in interorganismal genetics. *Ann. Rev. Phytopathology*, No 16: 309—320.
- LOEGERING, W. Q. (1984): Genetics of the patogen-host association. In *The Cereal Rusts*, ed. W. R. Bushnel, A. P. Roelfs, pp. 165—192. *New York/London: Academic*.
- LUKE, H. H., BARNETT, R. D., PFAHLER, P. L. (1975): Inheritance of horizontal resistance to crown rust in oats. *Phytopathology*, Vol. 65, No 5: 621—632.
- MARTIN, T. J., ELLINGBOE, A. H. (1976): Differences between compatible parasite/host genotypes involving the Pm 4 locus of wheat and corresponding genes in *Erysiphe graminis f. sp. tritici*. *Phytopathology*, Vol. 66, 1435—1438.
- MILUS, E. A., LINE, R. F. (1980): Characterization of resistance to leaf rust in Pacific Northwest wheats. *Phytopathology*, No 70: 167—172.
- MILUS, E. A., LINE, R. F. (1986): Numbers of genes controlling high-temperature resistance to stripe rust in wheat. *Phytopathology*, Vol. 76, No 1: 93—996.
- MODAWI, R. S., BROWDER, L. E., HEYNE, E. G. (1985): Reduced receptivity to infection associated with wheat gene Lr 2c for low reaction to *Puccinia recondita*. *Phytopathology*, Vol. 75, No 5: 573—576.
- MOMČILOVIĆ, V. (1968): Studies of sources of resistance with aim donor selection for the program of breeding for resistance to *Puccinia recondita f. sp. tritici*. *Savremena poljoprivreda*, Vol. 15, No 11: 57—67.
- MOMČILOVIĆ, V. (1969): Inheritance of resistance to *Puccinia recondita f. sp. tritici* Rob. ex Desm. and its transfer into new wheat varieties. *Savremena poljoprivreda*. Vol. 17, No 1: 27—47.
- MOMČILOVIĆ, V., JERKOVIĆ Z. (1985): Nasleđivanje otpornosti prema *Puccinia recondita f. sp. tritici* od četiri izvora otpornosti. *Zaštita bilja*, Vol. 36, br. 171: 13—17.
- NAS, H. A., PEDERSON, W. L., MAC KENZIE, D. R., NELSON, R. R. (1981): The residual effects of some «defeated» powdery mildew resistance genes in isolines of winter wheat. *Phytopathology*, No 71: 1315—1318.
- NELSON, R. R. (1978): Genetics of horizontal resistance to plant diseases. *Ann. Rev. Phytopathology*, No 16: 359—378.
- NIKS, R. E. (1981): Aposorium formation of *Puccinia hordei* on partially resistant barley and two non-host species. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 87: 201—207.
- NIKS, R. E. (1982): Early abortion of colonies of leaf rust, *Puccinia hordei*, in partially resistant barley seedlings. *Canadian Journal of Botany*, 60: 714—723.
- NIKS, R. E. (1982): Studies on the histology of partial resistance in barley to leafrust, *Puccinia hordei*. *Doctoral thesis, Wageningen, Department of plant breeding*, pp. 72.
- ODINTSOVA, I. G., MIKHAILOVA, L. A. (1988): Horizontal resistance fo wheat to brown rust, associated with intefective genes for vertical resistance. I. Resistance of monogenic wheat lines to the Thatcher series. *Genetika, USSR*, Vol. 24, No 6: 1041—1047.
- PARLEVLIET, J. E. (1975): Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. I. Effect of cultivar and development stage on latent period. *Euphytica*, 24: 21—27.
- PARLEVLIET, J. E. (1976): Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. III. the inheritance of the host plant effect on latent period of cultivars. *Euphytica*, 25: 241—248.
- PARLEVLIET, J. E., KUIPER, H. J. (1977): Partial resistance of barley to leaf rust. *Puccinia hordei*. IV. Effect of cultivar and development stage infection frequency. *Euphytica*, No 26: 249—255.
- PARLEVLIET, J. E. (1978): Further evidence of polygenic inheritance of partial resistance in barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. *Euphytica*, No 27: 369—379.
- PARLEVLIET, J. E. (1988): Strategies for the Utilization of Partial Resistance for the Control fo Cereal Rusts. *Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. D. F. CIMMYT, Mexico.
- PARLEVLIET, J. E., NIKS, R. E. (1988): Breeding for resistance against diseases and pests. *International Agricultural Centre, Wageningen, The Netherlands*, pp. 51.
- POTOČANAC, J., ENGELMAN, M., JAVOR, P. (1969): Oplemenjivanje pšenice na rodnost, otpornost na bolesti i kvalitet. *Savremena poljoprivreda*, 11—12: 17—30.
- PRETORIUS, Z. A., RIJKENBERG, F. M., WILCOXON, R. D. (1987): Components of resistance in wheat infected with *Puccinia recondita f. sp. tritici*. *Phytophylactica*, Vol. 19, No 4: 457—460.
- RAJARAM, S., SINGH, R. P., TORRES, E. (1988): Current CIMMYT Approaches in Breeding Wheat for Rust Resistance. *Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. Mexico, D. F. CIMMYT.
- ROWEL, J. B. (1981): The relationship between slow rusting and specific resistance genes for wheat stem rust. *Phytopathology*, Vol. 71, No 11: 1184—1186.
- ROWEL, J. B. (1982): Control of wheat stem rust by low receptivity to infection conditioned by single dominant gene. *Phytopathology*, Vol. 72, No 3: 297—299.
- RUSSEL, G. E. (1978): *Plant Breeding for Pests and Disease Resistance*. *Butherworts, London—Boston*.
- SHANER, G., OHM H. W., FINNEY, R. E. (1978): Response of susceptible and slow leaf-rusting wheats to infection by *Puccinia recondita*. Vol. 60, 3: 471—475.
- SHANER, G. (1983): Growth of uredinia of *Puccinia recondita* in leaves of slow — and fast — rusting wheat cultivars. Vol. 73, 6: 931—935.
- SKOVMAND, B., WILCOXON, R. D., SHEARER, B. L., STUCKER, R. E. (1978): Inheritance of slow rusting to stem rust in wheat. *Euphytica*, No: 95—107.
- STOJANOVIĆ, S., JOKSIMOVIĆ, S., LEATH, S. (1990): Kompleksna otpornost pšenice prema prouzrokovacu pepelnice, lisne i stabljicne rde. *Glasnik zaštite bilja*, 9—10: 316.
- STOJANOVIĆ, S., STOJANOVIĆ, J., JERKOVIĆ, Z., JEVTIĆ, R. (1991): Pregled istraživanja na stvaranju sorata pšenice otpornih prema bolestima. *Savremena poljoprivreda*, Vol., 40., br. 5: 55—60.
- VAN DER PLANK, J. E. (1968): *Disease resistance in plants*. *Academic Press, New York/London*, 206 pp.
- WEERVORT, W. J., PARLEVLIET, J. E. (1978): Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. V. Analysis of the components of partial resistance in eight barley cultivars. *Euphytica*, No 27: 33—39.
- WILCOXON, R. D. (1981): Genetics of Slow Rusting in Cereals. *Phytopathology*, Vol. 71, No 9: 989—992.
- WILSON, J., SHANER, G. (1989): Individual and cumulative effects of long latent period and low infection type reactions to *Puccinia recondita* in triticales. *Phytopathology*, Vol. 79, No 1: 101—108.
- YANG, G. S., DONG, J. H., WU W., WU Y. S. (1987): Mechanism of slow leaf rusting resistance in spring wheat. *Acta Phytophylactica Sinica*, Vol. 14, No 3: 73—80.



# INCOMPLETE RESISTANCE OF WHEAT AND BARLEY TO RUSTS AND BREEDING POSSIBILITIES

by

Z. JERKOVIĆ, R. JEVTIĆ, S. STOJANOVIĆ

## SUMMARY

Results of the investigation connected with incomplete resistance to *Puccinia* spp. in wheat and barley are presented in this paper. There are conditions for efficient breeding on that character. Heritability is high, environmental influence on gene expression in the field can be eliminated with investigations in the controlled conditions. Selection of parents which carry genes for the resistance is possible after only one year of estimation AUDPC (area under disease progress curve) values, latent period length and infection efficiency. Inheritance of the character in our field conditions is mostly partially dominant. That fact makes the selection of genotypes from the progenies with another desirable characters besides incomplete resistance easier.