

Александар Туцовић

Драган Караџић

Тања Милијашевић

UDK: 630*165.3

Оригинални научни рад

ЕКОЛОШКО-ГЕНЕТИЧКЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ ОТПОРНОСТИ ГАЈЕНИХ БИЉАКА НА ПАТОГЕНЕ

Извод: У раду су изложене методе, специфичности, резултати изучавања специфичности отпорности гајених биљака. Анализи отпорности највише доприносе експерименталне методе. Отпорност гајених биљака је последица крупних еколошких и генетичких диференцијација у популацијама патогена и гајених биљака.

Кључне речи: гајене биљке, отпорност, имунитет, патогени, методе

ECOLOGICAL-GENETIC SPECIFICITIES OF THE CULTIVATED PLANT RESISTANCE TO PATHOGENS

Abstract: This paper presents the method, specificities and the study results of the specificities of cultivated plant resistance. Experimental methods have the greatest contribution in the analysis of resistance. The cultivated plant resistance is the consequence of major ecological and genetic differentiations in the populations of pathogens and cultivated plants.

Key words: cultivated plants, resistance, immunity, pathogens, method

1. УВОД

Отпорност на биотичке стресове важна је компонента адаптације гајених биљака. О овоме сведоче годишњи губици биљне продукције од 30-40% услед напада биљака болестима, инсектима, нематодама и коровима. При томе, ниво губитака и даље остаје висок, без обзира на све веће размере коришћења фунгицида и пестицида. Услед тога, отпорност гајених биљака на патогене, један је од битних својстава

*др Александар Туцовић, ред. проф., Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
др Драган Караџић, редовни проф., Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
др Тања Милијашевић, доцент, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд*

за остваривање стабилне, продуктивне и економичне биљне производње. Стварање (синтеза) отпорних културних биљака представља, свакако, најуспешнију меру борбе против патогена.

2. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОД РАДА

За објекат истраживања узете су гајене биљке у наменским културама које се битно разликују у својој генетичкој диференцијацији, структури, сложености и спратности од природних, спонтаних популација. У раду су, вишегодишњим осматрањима у разним стационарним састојинама, коришћени: упоредно морфофизиолошка анализа, резултати масовне селекције, индивидуална селекција, рани и средњерочни тестови полусродника и пуних сродника. Квантитативни подаци су биометријски обрађивани. Статистичка оправданост разлика утврђивана је класичним техникама. Обрађене информације сумиране су у прегледним таблицама.

3. РЕЗУЛТАТИ РАДА

3.1. Еколошко-генетичке специфичности отпорности

Интензификација биљне производње прати осетно умањење броја култивисаних врста, умањење сложености гајених популација, а, такође, осетно увећање генетичке једнородности широко култивисаних биљака. Осиромашење генетичке структуре гајених популација и упрошћавање структуре многих културних екосистема утиче на њихову функционалност, стабилност и економичност њиховог гајења. Уочене тенденције неизбежно доводе до еколошке и генетичке осетљивости гајених ценоза, с обзиром да генетички потенцијал и адаптивност патогених врста превазилази генетичку варијабилност гајених биљака.

Табела 1. Основне специфичности отпорности гајених биљака на патогене (модификовано према више аутора)

Table 1. Basic specificities of the cultivated plant resistance to pathogens (modified after several authors)

№	Специфичност Specificity
1.	типови отпорности
2.	системи и механизми отпорности
3.	систем „биљка домаћин - патоген - спољашња средина“
4.	систем „биљка домаћин - патоген“
5.	адаптивност домаћина

Неке од технолошких мера гајења, (недостатак битних макроелемената, високе дозе азотних ђубрива, густа сетва и др.) суштински снижавају физиолошку виталност односно отпорност гајених биљака ка абиотичким и биотичким утицајима. Указане чињенице условиле су наш интерес да рашчланимо еколошко-генетичку природу отпорности гајених биљака ка биотичким стресовима на примеру отпорности на патогене. Сложеност односа између гајених биљака и патогена је очигледна, тако да указујемо само на неколико главних специфичности (табела 1).

3.1.1 Типови отпорности биљака на патогене

Разликујемо висок степен отпорности, тј. специфичну отпорност (имунитет), неспецифичну отпорност (општу, генерализовану) и прелазне типове отпорности. Неспецифична или пасивна отпорност постоји у биљци и пре него што дође до заразе од патогена. Она је више мање статичке природе. Разликује се пасивна отпорност према продирању паразита (периферна заштита биљака) и пасивна отпорност према ширењу паразита у биљци. Овде спадају састав епидермиса (дебљина кутикуле, длакавост, воштане превлаке на лишћу), величина и облик стома, присуство заштитног слоја са антибиотичким садржајем, хистолошка и хемијска својства биљних ткива.

Табела 2. Компаративни подаци о прирасту хибридних и контролних биљака ариша; хибриди *Larix europaea* x *L. leptolepis* поред генетичке отпорности на рак ариша поседују и уочљив хетерозис на прираст (Тусовић, Исајевић, 1996)

Table 2. Comparative data on the increment of hybrid and control larch trees; hybrids *Larix europaea* x *L. leptolepis* in addition to the genetic resistance to larch cancer also have a marked heterosis of increment (Tucović, Isajević, 1996)

Комбинација врста Species combination	Висина биљака у cm Plant height in cm							
	2. год. 2-year		5. год. 5-year		9. год. 9-year		13. год. 13-year	
	cm	%	cm	%	cm	%	cm	%
<i>L. europaea</i> × <i>L. europaea</i>	43	65	124	78	388	87	643	93
<i>L. europaea</i> × <i>L. leptolepis</i>	80	121	233	146	525	136	909	132
<i>L. leptolepis</i> × <i>L. leptolepis</i>	66	100	159	100	387	100	690	100

Специфична или активна отпорност означава се као одбрамбена отпорност и настаје као резултат одбрамбених реакција (имунитетне реакције). Имунитетне реакције, према G ä u m a n n -у (1936), могу се сврстати у две категорије: антиинфекцијске и антитоксичне. Механизми одбрамбених реакција ступају у акцију тек после остварене инфекције. При високој отпорности евидентна је диференцијална разлика између гајених биљака (култивара) и раса патогена; један исти култивар може да испољава имунитет према једним расама патогена, а пријемчивост према другим. Имунитет може бити моноген и олигоген. Овај тип отпорности хибридног ариша

испољен је доминантно у F_1 генерацији, а који истовремено испољава и ефекат хетерозиса у односу на стабла и састојине обе родитељске врсте (табела 2).

Код неспецифичне отпорности диференцијална реакција између гајених биљака (генотипова, култивара) и сојева патогена одсуствује, а степен отпорности се утврђује статистички (Van der Plank, 1968). Неспецифична отпорност условљена је полигено, тј. са више обичних гена. Овај тип се по правилу испољава интермедијално у F_1 генерацији уз касније трансгресивну сегрегацију. Неспецифична отпорност, услед тога, губи се постепено и само у ретким случајевима - потпуно. За оплемењиваче биљака велики интерес представљају интеракције ова два типа отпорности, с обзиром да између њих постоји много прелазних форми, које тек треба експериментално изучавати (тзв. „систем отпорности“). Специфична отпорност, по правилу, задржава почетак епифитоција, а неспецифична отпорност их само успорава.

3.1.2 Генетичка природа отпорности биљака на патогене

Биљке поседују разне системе (генетичке, биохемијске, физиолошке, анатомске, морфолошке) и механизме који обезбеђују њихову активну или пасивну отпорност према патогенима (Van der Plank, 1963, Zhuchenko, 1988 и др.). Неки од тих фактора делују пре а други, после инфекције. Механизми заштите после инфекције довољно широко су заступљени, али још недовољно експериментално изучени и остају више или мање нејасни. Степен заразе домаћина често зависи, не само од густине популације патогена или физиолошке виталности домаћина, већ и од услова спољашње средине који детерминишу интеракцију између домаћина и патогена. Цео спектар наслеђивања отпорности биљака према патогенима може се поделити на олигогенско (менделевско), полигенско и екстрахромозомско.

Сматра се, да је висока специфична отпорност већином контролисана доминантним генима и ретко се мења под утицајем спољашњих фактора, при чему се један те исти олигоген може показати доминантним према једном соју патогена, а рецесиван према другом соју исте врсте патогена. Исти ген може бити ефикасан на стадијуму сејанаца, јувенилном или фертилном или етапи старости. За олигогене уочене су серије алела који драстично умнажају варијанте отпорности (Zhuchenko, 1988 и др.). Гени који контролишу високу специфичну отпорност (имунитет) могу истовремено утицати и на друга својства (Nilan, 1974 и др.). Уочене реципрочне разлике у особинама међуврсних хибрида F_1 генерације на патогене потврђују утицај важнијих органела цитоплазме (митохондрија, пластида, рибозома, ендоплазматичног ретикулума и др.) на отпорност биљака. Мада је цитоплазматична контрола отпорности ретка појава, за сада, она постаје непожељна у случају њене специфичности ка патогенима. Ова могућност указује на неопходност контроле не само генетичке, већ и цитоплазматичне варијабилности, нарочито при вегетативном умнажању гајених биљака.

3.1.3 Систем „домаћин - патоген - спољашња средина“

Спољашња средина има важну улогу, како на појаву инфекције, тако и на њен ток. Променама фактора средине долази у већој или мањој мери и до промена у отпорности биљака. Интеракцију „биљка домаћин - патоген - спољашња средина“ Van der Plank (1968) је означио као „троугао болести“, с обзиром да свака компонента из овог односа утиче на природу отпорности биљака домаћина.

Табела 3. Антибиотичка активност фитонцида стабала неких четинарских врста, тест патоген - *Fusarium oxysporum* (Горленко, 1985)

Table 3. Antibiotic activity of phytoncides of some conifer species, test pathogen - *Fusarium oxysporum* (Gorlenko, 1985)

Врста (species) Species (species)	Број клијалих спора Number of germ. spores	Дуж. ници. хифа Germ tube length	Антибиот. активност Antibiotic activity
	% (у односу на контр.) % (compared to control)		%
<i>Chamaecyparis pisifera</i> S.et Z.	78,8	95,2	25,0
<i>Larix decidua</i> Mill.	0	0	100,0
<i>Larix kaemferi</i> (Lamb.) Carr.	0	0	100,0
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>caesia</i> и var. <i>viridis</i>	5,7	36,5	97,9
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i>	4,4	25,8	98,9
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss.	0	0	100,0
<i>Picea excelsa</i> Lindl.	0	0	100,0
<i>Picea pungens</i> cv. <i>glauca</i> Reg.	0	0	100,0
<i>Picea omorika</i> (Pančić) Purkyně	0	0	100,0
<i>Pinus strobus</i> L.	26,7	49,6	86,8
<i>Pinus peuce</i> Gris.	27,6	28,3	92,2
<i>Pinus mugo</i> Turra	33,9	33,1	88,8
<i>Pinus nigra</i> Arn.	88,1	99,3	12,6
<i>Taxus baccata</i> L.	0	0	100,0
<i>Taxus cuspidata</i> S. et Z.	5,2	37,0	96,8
<i>Thuja occidentalis</i> L.	48,1	154,5	25,8

Противречни закључци, бројних аутора, о наслеђивању отпорности биљака условљени су не само сложеним карактером интеракција између генотипа и средине, домаћина и патогена, већ и различитим начинима инфекције патогена, а и неким другим узроцима (Zhuchenko, 1988 и др.). Фактори спољашње средине суштински

утичу и на реакцију биљке домаћина подвргнуте инфекцији, што у знатној мери усложњава селекцију отпорних биљака. Овај утицај отежава оцену селекционисаних биљака у различитим еколошким условима, који преовлађују на стаништима где се биљке узгајају (табела 3).

Због тога, све већи значај у биљној производњи добија коришћење отпорних генотипова (култивара). Отпорност према патогенима је распрострањена у природи, нарочито у аутохтоним популацијама, па ју је, према томе, могуће користити и у практичној селекцији. Брза инфекција и повољни еколошки услови имају одлучујућу улогу у животу патогена, који је најугроженији у периоду клијања репродуктивних органа, пенетрације иницијалних хифа и инфекције биљке домаћина.

Када патоген продре у ткива домаћина, фактори спољашње средине у знатно мањој мери утичу на његово развиће. На пример, на инфекцију патогена чије се споре преносе анемохорно, велики утицај имају температура и влажност, а у неким случајевима и светлост и атмосферски притисак.

3.1.4 Еколошко-генетички систем „биљка домаћин - патоген“

Еколошко-генетички прилаз ка систему: „биљка домаћин - паразит“ омогућава анализу узрока многих противречности о пореклу и природи гена отпорности. Позитивне оцене гена отпорности биљака су веродостојније обично за конкретне услове спољашње средине. При томе, селекција и провера - тестирање гена отпорности провенијенција, локалних сорти и генотипова, представља интерес са аспекта уочавања већ готових комбинација блокова гена, који обезбеђују отпорност како према абиотичким, тако и штетним биотичким факторима. Од посебног значаја је могућност идентификовања нових коадаптираних блокова гена на стационарним инфективним жариштима у зонама селекције. Реч је о откривању микроцентра коеволуције домаћина и паразита, који обухвата сав инфекциони фон патогена у условима станишта на коме расту отпорне сорте домаћина. Еволуција патогена, по правилу, одвија се истовремено са еволуцијом домаћина у времену и простору: за дивергенцијом домаћина следи и дивергенција патогена.

3.1.5. Отпорност према патогену са аспекта адаптивности домаћина

Упоредна морфолошко-физиолошка истраживања, директно или посредно, указују да су биљке, добро прилагођене абиотичким факторима спољашње средине, више или мање отпорне и према патогенима. На том плану, знатну предност има коришћење међуврсних хибрида F_1 генерације, а, такође, и међулинијске, мешовите и синтетске сорте (Isaјev *et al.*, 1998). Познато је, да диференцијација врста на различите еко-типове, подврсте може бити веома спора или брза у зависности од система укрштања, селекције и степена хетерозиготности полазне популације (табела 4).

Табела 4. Варијанта педигре метода са дисконтинуираном индивидуалном селекцијом у потомству међуврсних хибрида брестова (Tucović, 1981)

Table 4. Variant of pedigree method with discontinued individual selection in the progeny of interspecific hybrids of elms (Tucović, 1981)

Родитељи Parents	<i>A</i>	×	<i>B</i>
Потомство Progeny			
F_1	↓ хибридне линије		
F_2	↓ индивидуална селекција		
F_3	↓ узгој уз примену негативне селекције		
F_4	↓		
F_5	↓		
F_6	↓		
F_7	индивидуална селекција у најбољим линијама		
F_8	↓ компаративни огледи са најбољим линијама		
F_9	↓		↓ умнажање
F_{10}	↓		↓ микрооглед
F_{11}	↓	елита	↓ производња

Карактеристичним примером (брже или спорије) генетичке диференцијације међуврсне хибридне генерације при интензивној селекцији на отпорност за нова станишта су врсте брестова (Јованчевић, 1975). Значајан практичан интерес представља и регулација процеса адаптације међу компонентама система „биљка - паразит“ на рачун генетичке структуре култура и технике узгоја (допунске исхране). Уношење вишелинијских генотипова или клонова (међулинијских или чак међуврсних), допунске исхране (Baule, Fricker, 1978) у наменске културе - ценозе, омогућују биљкама већи ефекат коришћења станишта. Због тога, еколошко-генетички потенцијал адаптације гајених култура треба разматрати као целину, а не као суму индивидуа које је сачињавају.

4. ЗАКЉУЧЦИ

Отпорност гајених врста дрвећа, жбуња и повијуша, у нас још није довољно експериментално истражена. Рад представља нову етапу у истраживањима типова, система и механизма отпорности, односа „биљка домаћин - патоген - средина“, система „домаћин - патоген“ и отпорности са аспекта адаптивности гајених биљака. Овако анализирани еколошко-генетичке специфичности изнете су сумарно у табелама, а указују на распрострањење отпорности у простору и времену. Овакав прилаз даје кључ за откривање отпорних генотипова, често комплексно отпорних на више патогена. Најновија истраживања указују, да се процес диференцијације патогена одвија брже од генетичког престојавања гајених биљака. Морфолошка једнообразност популације патогена диференцира се на различите физиолошке или биолошке сојеве прилагођене на ниво локалних популација или, чак, појединачних генотипова. Као правило, уколико је ужа специјализација патогена, утолико је лакше унутар гајених биљака откриће имуних генотипова, а одсуство имуних генотипова корелативно је у вези са одсуством специјализација патогена.

Анализе изложене у раду, обезбеђују боље коришћење расположивог генофонда отпорности на патогене као и на унапређење техника оплемењивања гајених врста дрвећа, жбуња и повијуша. Суштина еколошко-генетичких специфичности огледа се у чињеници, да имунитет настаје под утицајем природне селекције, само у условима где већ постоји присуство патогена, с обзиром да је он последица крупних диференцијација у популацијама патогена и гајених биљака.

ЛИТЕРАТУРА

- Baule H., Fricker C. (1978): *Ђубрење шумској дрвећа*, ЈПШЦ, Београд (превод са немачког)
- Van der Plank J. E. (1963): *Plant diseases: Epidemic and control*, New York, London
- Van der Plank J. E. (1968): *Disease resistance in plants*, New York - London
- Gorlanko S.V. (1985): *Устојчивост интродуцентова к биолошким факторима и проблеми заштите растенија у зеленом строитељству*, Оптимизација окупљајућој среди, Наука и техника, Минск (85-103)
- Gäumann E. (1936): *Les facteurs de la susceptibilité et de la résistances des végétaux aux maladies parasitaires*, Rapport présenté au 3e Congrès international de Pathologie comparée, Section de pathologie végétale, Ed. „Flama“, Athènes
- Zhuchenko A.A. (1988): *Adaptive potential of cultivated plants*, Academy of the Moldavian SSR, Kiskinev (283-302)
- Isajev V., Tucović A., Šijačić-Nikolić M. (1998): *The role of hybridization in speciation of hybrid species in the dendroflora of Serbia*, Book of articles, Internat, Scientific Symposium, Skopje (7-15)
- Јованчевић М. (1975): *Мојћносћ и појребa зашћићићe и одржања низијској бресћa селекцијом и узјојем*, посебна издања, ЈАЗУ, Загреб (433-452)
- Nilan R.A. (1974): *Handbook of Genetics*, Vol. 2., New York
- Rode H. (1983): *Устојчивост к биолошким факторима*, Физиологија плодoвих растенија, Kolos, Moskva (406-414)

- Туцовић А. (1981): *Опљемењивање дрвећа и жбуња на отпорности према болестима и инсекцима*, Практикум из генетике са опљемењивањем биљака, Грађевинска књига, Београд (175-187)
- Tucović A., Isajev V. (1996): *Heterosis and the production of forest tree hybrid seeds*, Genetika, Supplementum, IV, (43-57)

Aleksandar Tucović

Dragan Karadžić

Tanja Milijašević

ECOLOGICAL-GENETIC SPECIFICITIES OF THE CULTIVATED PLANT RESISTANCE TO PATHOGENS

Summary

The resistance of cultivated species of trees, shrubs and climbers has not yet been sufficiently investigated in our country. We studied the cultivated plants in the specific purpose plantations and we applied the methods of comparative - morphophysiological analysis, the results of mass selection, individual selection, half-sib tests and full-sib tests. The quantitative data were biometrically processed and presented in the tables, and the statistic justification of differences was calculated by classical methods.

This paper represents a new stage in the study of the types, systems and mechanisms of resistance, the relation "host - pathogen - environment", the system "host - pathogen" and the resistance from the aspect of cultivated plant adaptation. These analyses enable a better utilisation of the available gene pool of the resistance to pathogens and the advancement of cultivated plant improvement methods. The essence of ecological-genetic specificities is reflected in the fact that, in cultivated populations, resistance occurs under the effect of natural selection only in the conditions of the presence of pathogens, as it is the consequence of great differentiations in the populations of pathogens and cultivated plants. The high specific (immunity) regularly prevents the occurrence of epiphytotic, and the nonspecific resistance only slows it down. The plant breeders are most interested in the interactions between these two types - the so called "system of resistance".

According to the ecological-genetic concept, the epiphytotic occurrence is conditioned by the appearance of a new race of pathogens better adapted to the cultivated plants and environmental conditions than the previously existing race of pathogens. A significant practical interest is in the regulation of the process of adaptations between the components "host - pathogen" on the account of the regulation of the genetic structure of cultivated coenoses and the improvement of cultivation methods (density, magnitude, additional mineral nutrition, etc.). In this sense, the advantage is the use of multi-line, synthetic populations and resistant hybrids of F_1 generation (e.g. *Larix* × *eurol-epis*). Interspecific hybrids of F_1 generation are often characterised not only by genetic resistance to pathogens, but also by a higher productivity (heterosis). This approach presents the key to the detection of resistant genotypes, often, complexly resistant to several pathogens.

