NAUČNI INSTITUT ZA RATARSTVO I POVRTARSTVO
NOVI SAD

"Zbornik radova", Sveska 41, 2005.

UDK 582.28:632.952
Pregledni rad - Review

POJAVA REZISTENTNOSTI GLJIVA PREMA FUNGICIDIMA I ANTIREZISTENTNA STRATEGIJA

Jasnić, S.[1]

IZVOD

U radu je iznet problem pojave rezistentnosti gljiva prema određenim grupama fungicida. Uvođenjem sistemičnih fungicida početkom sedamdesetih godina prošlog veka dovodi do značajne pojave i razvoja rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema ovim fungicidima. Danas je poznato oko 135 aktivnih materija, prema kojima su različite gljive prouzrokovači bolesti rezistentne u većoj ili manjoj meri. Problem rezistentnosti se zapaža u slabijoj efikasnosti primenjenih fungicida i povećavanju gubitaka u prinosu, kao posledica neadekvatne zaštite od bolesti.

U cilju rešavanja problema razvoja rezistentnosti gljiva prema fungicidima preporučuje se uvođenje antirezistentne strategije u zaštiti biljaka od bolesti. Antirezistentna strategija obuhvata agrotehničke mere i mere za pravilnu i razumnu primenu fungicida. Ove mere imaju za cilj smanjenje pritiska populacije gljiva i pritiska fungicida na populaciju patogena. Pravilno primenjena antirezistentna strategija usporava ili odlaže razvoj rezistentnosti gljiva prema fungicidima.

KLJUČNE REČI: fungicidi, rezistentnost, gljive, antirezistentna strategija

Uvod

Uvođenjem sistemičnih fungicida početkom sedamdesetih godina prošlog veka dovodi do značajnog razvoja i pojave rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema ovim preparatima (FRAG-UK, 2001). Razvoj rezistentnosti fitopatogenih gljiva na sistemične fungicide, od kojih se u zaštiti bilja mnogo očekivalo, dostiglo je veoma značajan pa i dramatičan karakter (Šestović et al., 1980). Rezistentnost gljiva prema fungicidima se prvo zapaža u trenutku kada se očekivani nivo zaštite od bolesti u polju ne ostvaruje sa preporučenom dozom fungicida. Rezistentnost fitopatogenih gljiva prema fungicidima može da se razvije brzo i u potpunosti,

1 Prof.dr. Stevan Jasnić, redovni profesor, Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad

tako da njihova zaštita od bolesti u potpunosti prestaje ili se ovaj proces dešava postepeno, rezultirajući u delimičnom gubitku efikasnosti primenjenih fungicida u suzbijanju bolesti (FRAG-UK, 2001). U cilju boljeg razumevanja pojave rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema fungicidima, pokušaćemo u ovom radu da objasnimo, koji činioci utiču na razvoj rezistentnosti gljive prema fungicidima posmatrajući tip fungicida, učestalost primene, način primene i populacije fitopatogenih gljiva za čije se suzbijanje primenjuju određeni fungicidi. Na bazi saznanja o pojavi rezistentnosti i faktorima koji utiču na ovu pojavu kod gljiva, preporučuje se razrada antirezistentne strategije, koja može da spreči ili značajno uspori rezistentnost fitopatogenih gljiva prema određenim grupama fungicida.

Pojava rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema fungicidima

Pojava rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema fungicidima prvi put je zabeležena 1940.godine (cit. po Georghion, Taylor, 1977). Dugo se smatralo da su gljive manje sposobne da razviju rezistentnost u odnosu na insekte i da je ova pojava kod gljiva retka i veoma mala. O pojavi rezistentnosti fitopatogenih gljiva na neke konvencionalne protektivne fungicide govore u svojim radovima pojedini istraživači šezdesetih godina prošlog veka (Ashida, 1965; Georgopopulos, Zaracovitis, 1967). Ovi autori ističu da se rezistentnost prema ovim fungicidima kod gljiva retko sreće, kako u laboratorijskim, tako i u poljskim uslovima i da je niskog stepena i brzo se gubi u odsustvu fungicida. Međutim, postojali su i izuzeci od ovog opšteg pravila, pošto je konstatovana visoka rezistentnost gljiva na aromatične ugljovodonike, kao što je difenil, hlorovane nitrobenzole, dihloran i HCB. Osim ovih fungicida, koji se danas uglavnom ne koriste utvrđeno je da i neki drugi konvencionalni fungicidi izazivaju rezistentnost kod gljiva. Tako gljiva *Venturia inaequalis* razvija rezistentnost prema dodin-u (Jones i Walker, 1976).

Imajući u vidu da se konvencionalni protektivni fungicidi dugo primenjuju a da je u malom broju slučajeva rezistentnost bila problem u suzbijanju fitopatogenih gljiva, smatra se da se pojava rezistentnosti gljiva prema ovim fungicidima izuzetno retko javlja i nema praktičnog značaja u zaštiti bilja. Problem rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema fungicidima postaje očigledan ubrzo nakon registracije i početka široke primene sistemičnih fungicida a posebno preparata Benlate iz grupe benzimidazola (a.m. benomyl) početkom sedamdesetih godina prošlog veka (Damicone, 2003).

Kao primer izuzetno brzog razvijanja rezistentnosti na sistemične fungicide, kao što je dimetirimol iz grupe pirimidina, Bent i sar. (1971) pominju gljivu *Sphaerotheca fuliginea* prouzrokovača pepelnice krastavaca, koja je posle godinu do godinu i po razvila veoma visoku rezistentnost prema ovoj grupi fungicida u staklenicima Holandije. Uvođenjem sistemičnih fungicida na bazi benomila (Benlate) i metil-tiofanata (Enovit) povećana je značajno efikasnost suzbijanja *Cercospora beticola*, prouzrokovača lisne pegavosti šećerne repe. Sa relativno malim količinama preparata od 300-400 g/ha ostvarena je vrlo efikasna zaštita šeć. repe od ove bolesti u mnogim zemljama. Međutim, već posle njihove dvogodišnje primene u suzbijanju *C.beticola* pojavila se masovna pojava rezistentnosti ove gljive prema ovim fungicidima u Grčkoj (Georgopoulos, Dovas, 1973). Otpornost parazitne gljive se povećavala i narednih godina i pri alternativnoj primeni

benzimidazola i fentin acetata (Brestan). Ova osobina se nije menjala ni posle prestanka primene ovih preparata (Benlate) što je ukazivalo na genetičke promene kod gljive (Dovas, 1976). Pojava tolerantnosti gljive *C.beticola* prema benomilu zapažena je 1975.god. i u Vojvodini (Marić et al., 1976). Do znatnog povećanja rezistentnosti gljive *C.beticola* prema Benlate, iako primenjivan u kombinaciji sa Brestanom došlo je u narednim godinama tako da je Benlate morao da se zameni kod nas drugim preparatima na bazi drugih aktivnih materija (Marić et al., 1984).

Razvoj rezistentnosti kod fitopatogenih gljiva prema fungicidima

Rezistentnost gljiva je genetski regulisana i manifestuje se redukovanom osetljivošću prema fungicidima. Redukovana osetljivost prema fungicidima predstavlja rezultat genetskih mutacija kod gljiva, koje se javljaju u veoma niskim frekvencijama (jedna individua u milion ili čak i manje) ili su pak rezultat genetskih promena, kada dolazi do stvaranja u prirodi sub-populacija gljiva sastavljenih od rezistentnih individua prema fungicidima

Individue u populaciji gljiva sastoje se od micelije, koja predstavlja telo gljive, organa za konzervaciju kao što su napr. sklerocie ili hlamidospore i spora - malih reproduktivnih struktura ili od jedra u pojedinim ćelijama, čija je uloga razmnožavanje i širenje gljiva. Rezistentnost gljiva može biti uzrokovana mutacijom samo jednog gena ili više gena. Rezistentnost gljive izazvana mutacijom jednog gena javlja se prema fungicidima koji specifično deluju na jedno specifično mesto, i utiču na samo jedan biohemijski proces kod patogena. Rezistentnost prouzrokovana mutacijom više gena javlja se kod fungicida, koji inhibiraju više od jednog fiziološkog procesa kod gljiva. Iako se pojava ova dva tipa rezistentnosti može razviti istovremeno, verovatno je da se rezistentnost izazvana mutacijom jednog gena javlja češće i brže. Frekvencija distribucije osetljivih individua u populaciji gljiva zavisi od čitavog niza faktora.

Faktori koji utiču na razvoj rezistentnosti gljiva prema fungicidima

Više faktora utiče na pojavu rezistentnosti gljiva prema fungicidima i njen razvoj u polju. Usled toga postoji teškoća predviđanja rizika od pojave rezistentnosti za novo uvedene fungicide. Uprkos, problemima sa pojavom rezistentnosti, koja se javlja kod gljiva, mogu se navesti i suprotni primeri gde je kod uvođenja nekih novih fungicida, i pored njihove dugotrajne primene u praksi oni su i dalje ostali efikasni u suzbijanju bolesti biljaka, ali uz njihovu pravilnu primenu. Faktori koji se moraju uzeti u obzir prilikom određivanja, odnosno procene rizika pojave rezistentnosti gljiva prema fungicidima su sledeći:

- osobine fungicida (hemijska grupa i način delovanja)
- biologija fitopatogenih gljiva
- agrotehničke mere u proizvodnji određenih biljnih vrsta gde se primenjuju fungicidi u zaštiti

Grupe fungicida i načini delovanja

Fungicidi su obično svrstani po sličnosti u hemijske grupe ali i po načinu delovanja na fitopatogene gljive (Tab.1).

Tab.1. Način delovanja, karakteristike fungicidnih grupa i relativni rizici za razvoj rezistentnih gljiva

Tab.1. Mode of action, characteristics of fungicide groups and relative risks for developing resistance of fungi

Fungicidne grupe po načinu delovanja	Hemijsko ime	Ime aktivne materije	Delovanje	Primena	Rizik od rezisten-tnosti	Ukrštena rezisten-tnost
Višestruko delovanje	Aromatični hidrokarbonati	hlorineb	P[1]	S[3], ST[4]	mala	da
		dihloran	P	S, ST, PH	srednja	da
		etridiazol	P	S	mala	da
		PCNB	P	S, ST	mala	da
	Ditiokarbamati	maneb	P	F[5]	nepostoji	ne
		cineb	P	F, ST	nepostoji	ne
		mankoceb	P	F, S, ST	nepostoji	ne
		tiram	P	S, ST	nepostoji	ne
		metiram	P	F	nepostoji	ne
	Dikarboksimidi	iprodion	P	F, S	srednja	da
		vinklozolin	P	F, S	srednaj	da
	Bakar	bakar-hidroksid	P	F	nepostoji	ne
		bakar sulfid	P	F	nepostoji	ne
		bakaroksid	P	F	nepostoji	ne
	Sumpor	sumpor	P	F	nepostoji	ne
	Ftalonitrili	hlorotalonil	P	F, S	nepostoji	-
	Ftalimidi	kaptan	P	F, ST	nepostoji	-
	Organotin	fentin hidroksid	P	F	slaba	-
MBC	Benzimidazoli	benomil	S[2]	F, S, PH	visoka	da
		tiabendazol	S	F, S	visoka	da
		tiofanat-metil	S	F, S, ST	visoka	da
	Karboksimidi	karboksin	S	ST	mala	ne
		flutolanil	S	S	mala	ne
EBI/SBI	Triazoli	ciprokonazol	S	F, S	srednja	da
		difenkonazol	S	ST	mala	da
		fenarimol	S	FS	srednja	da
		fenbukonazol	S	F	srednja	da
		imazalil	S	ST	mala	da
		miklobutanil	S	F	srednja	da
		propikonazol	S	F, S	srednja	da
		tebukonazol	S	F, S	srednja	da
		triadimefon	S	F	srednja	da
		triadimenol	S	ST	mala	da
		triforin	S	F	srednja	da
	Imidazoli	prohloraz	S	F, ST	mala	da
	Morfolini	dodemorf	S	S, F	mala	da
		fenpropimorf	S	S, F	mala	da
		tridemorf	S	S, F	mala	da
Fenilamidi	Acilalanini	metalaksil	S	F, S, ST	visoka	da
		metalaksil-M	S	F, S, ST	visoka	da
	Oksazolidini	oksadiksil	S	F	mala	da
Qol	Strobilurini	azoksistrobin	S	F	visoka	da
		krezoksistrobin	S	F	visoka	da
		trifoksistrobin	S	F	visoka	da

P[1] = protektivno delovanje; S[2] = sistemično delovanje; S[3] = tretiranje gljiva u zemljištu; ST[4] = tretiranje semena; PH[5] = tretiranje posle žetve; F[6] = folijarno tretiranje

Fungicidi koji deluju specifično na samo jedan proces kod gljiva

Rezistentnost kontrolisana jednim genom

Ovi fungicidi remete, prekidaju i inhibiraju samo jedan metabolički proces ili strukturalno mesto kod određene ciljne gljive. U ove procese spadaju: proces deoba ćelija, sinteza sterola ili nukleinskih kiselina gljiva. Aktivnost odnosno delovanje ovih fungicida može biti redukovano mutacijom samo jednog ili više gena.

Rezistentnost gljiva prema fungicidima iz hemijskih grupa MBC (skraćenica metili, benzimidazoli, karbamati) sa aktivnim materijama karbendazim, benomyl i metiltiofanat i felilamida sa aktivnim materijama acilalalanin i acetanid je prouzrokovana promenom samo jednog gena. MBC fungicidi utiču na suštinski proces kod gljiva a to je deoba ćelija i porast. Fungicidi iz hemijske grupe fenilamida inhibiraju sintezu ribonukleinske kiseline gljiva.

Kod ovih grupa fungicida postoji veliki rizik od pojave rezistentnosti. Promena odnosno mutacija samo jednog gena u populaciji patogena je potrebna da se razvije rezistentnost prema ovoj grupi fungicida i da dođe do potpune pojave rezistentnosti gljive i nemogućnosti suzbijanja određenih bolesti prouzrokovanih ovim gljivama. Povećanjem količina i broja tretiranja ne dolazi do povećanja efikasnosti ovih fungicida u suzbijanju rezistentne populacije gljiva, a osetljivost patogena prema fungicidu ne uspostavlja se ponovo ni nakon dugog vremena od prestanka njegove primene. Razvoj rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema ovim grupama fungicida je veoma brz. Ovaj tip rezistentnosti je nazvan *kvalitativna rezistentnost* (Gallian et al., 2004). Benzamidazoli su primer pojave kvalitativne rezistentnosti i predstavljaju primer početka najozbiljnijih slučajeva rezistentnosti gljiva prema fungicidima krajem šestdesetih i početkom sedamdesetih godina prošlog veka. Pojava rezistentnosti prema prouzrokovaču pepelnice krastavca u staklenicima SAD pojavila se već nakon godine dana od primene benzamidazola. Prvi slučajevi pojave rezistentnosti prema benzamidazolima zabeleženi su kod gljive *C.beticola* sedamdesetih godina prošlog veka. U Grčkoj (Georgopoulos, Dovas,1973). Ista pojava zapažena je i prema metiltiofanatu u SAD (Weiland, Hallvin, 2001). Preparati na bazi benzimidazola samo posle tri godine korišćenja u SAD prestali da efikasno suzbijaju lisnu pegavost šećerne repe (Gallian, 1998). Slična pojava je uočena i kod preparata na bazi fenilamida (tip acilalanina). Kod ovih fungicida postoji visok rizik pojave rezistentnosti, pošto je rezistentnost kod gljiva prema ovim fungicidima kontrolisana samo jednim genom. Fenilamidi inhibiraju rast gljiva ometajući sintezu ribonukleinske kiseline gljiva. Problemi sa pojavom rezistentnosti gljiva prema fenilamidima, a posebno metalaksilu bili su primećeni ubrzo posle njihovog uvođenja u praksu sedamdesetih godina prošlog veka, u cilju suzbijanja prouzrokovača plamenjače, a posebno u slučajevima kada su ovi preparati korišćeni sami, bez kombinacije sa protektivnim fungicidima i gde je pritisak populacije parazita bio visok. Pojava rezistentnosti prema metalaksilu je bila veoma brza. U mnogim evropskim zemljama rezistentnost je primećena već nakon jedne godine od njegove primene. Tako je napr. kod prouzrokovača plamenjače suncokreta *Plasmopara halstedii* utvrđena pojava rezistentnosti prema metalaksilu i metalaksilu M. U zemljama gde se ovi fungicidi dugo koriste primećena je

rezistentnost određenih rasa, odnosno izolata *P. halstedii* prema preparatima na bazi metalaksila. Tako je utvrđena rezistentnost prema metalaksilu u SAD (Gulya, 2002), u Španiji (Molinero Ruiz et al., 2000) i Francuskoj (Labronche et al., 2000). U našoj zemlji gde su prisutne rase 100, 700 i 730 *P. halstedii* nije još primećena rezistentnost prema preparatima na bazi metalaksila (Maširević, 2003).

Rezistentnost kontrolisana sa više gena

U drugu grupu fungicida spadaju oni koji takođe deluju samo na jedan specifičan metabolički proces kod gljiva. Međutim, rezistentnost gljiva, prema ovoj grupi fungicida je multigena, tj. ona je kontrolisana sa više gena. Mutacijom, odnosno modifikacijom većeg broja gena kod fitopatogenih gljiva dolazi do postepene i sporije pojave rezistentnosti u toku dužeg vremenskog perioda prema ovoj grupi fungicida. Povećavajući broj tretiranja i količine fungicida povećava se i pospešuje pojava rezistentnosti gljiva, a kontinuirana primena ovih preparata rezultira u potpunom gubljenju efikasnosti istih u suzbijanju određenih parazita prouzrokovača bolesti biljaka. Ovaj tip rezistentnosti je nazvan ***kvantitativna rezistentnost*** (Gallian et al., 2004). Ovakav tip rezistentnosti poseduju fungicidi inhibitori biosinteze sterola (SBI) odnosno inhibitori biosinteze ergosterola (EBI). Najveći broj fungicida iz ovih grupa inhibira proces demetilacije C14 atoma koji utiče na biohemijski proces proizvodnje ergosterola kod gljiva (DMI-fungicidi). Jedan broj fungicida, koji pripada grupi SBI inhibira proces stvaranja enzima reduktaze i izomeraze kod gljiva. U DMI fungicide spadaju hemijske grupe triazola, imidazola, piperazina,pirimidina i piridina a u grupu inhibitora reduktaza i izomeraza spadaju hemijske grupe fungicida morfolini, piperidini i spiroketalamini.

Primer pojave kvantitativne rezistentnosti prema fungicidima iz grupe DMI fungicida je uočena kod mnogih fitopatogenih gljiva. Poznato je da se DMI fungicidi iz grupe triazola u Grčkoj koriste od 1979.godine za suzbijanje lisne pegavosti šećerne repe (*C. beticola*). Triazoli se primenjuju uvek u kombinovanoj mešavini sa protektivnim fungicidima na bazi maneba ili hlorotalonila. Međutim i pored toga posle 1990.godine primećena je slabija efikasnost ovih fungicida u suzbijanju lisne pegavosti šećerne repe u polju u severnoj Grčkoj. Programom pregleda populacije gljive *C. beticola* uočeno je da je ispitana populacija ove gljive ispoljila smanjenu osetljivost prema ovim fungicidima (Karaoglandis et al., 2000; Karaoglandis et al., 2003) u SAD je takođe utvrđena pojava rezistentnosti *C. beticola* prema fungicidima na bazi tetrakonazola iz grupe triazola (Larson, 2004). Utvrđen je različit stepen rezistentnosti i mnogih drugih gljiva prema triazolima. Tako npr. prema podacima Brown-a (1996) je uočena pojava rezistentnosti populacije *Erysiphe graminis hordei*. prouzrokovača pepelnice ječma prema triazolima.

Prema prohlorazu, koji takođe pripada grupi DMI fungicida je utvrđena pojava rezistentnosti kod nekih izolata gljive *Tapesia yallundi* (*Pseudocercosporella herpotrichoides*), prouzrokovaču sočivaste pegavosti i poleganja žita u Francuskoj (Dubournet et al., 2000; Gindrat et al., 2002) kao i kod *Verticillium dahliae* prouzrokovaču uvenuća pamuka u Turskoj (Kurt et al., 2003) i *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) prouzrokovaču sive truleži grožđa u Francuskoj (Leroux et al., 1999). Treba spomenuti tzv. Qoi inhibitor fungicide sa

aktivnim materijama strobilurin, oksazolidinedion i famoksadon, koji inhibiraju mitohondrijalno disanje gljiva, ometanjem funkcije bc_1 kompleksa citohroma na Qo mestu. Pojava rezistentnosti prema Qoi fungicidima, koji imaju široki spektar delovanja utvrđena je kod mnogih vrsta gljiva prouzrokovača rđa, pepelnica i plamenjača (FRAC, 2003). Fungicidi iz ove grupe razvijaju kvantitativnu rezistentnost koja se javlja veoma brzo kod gljiva. Kao primer brze pojave rezistentnosti navodi se rezistentnost prouzrokovača pepelnice lubenice i krastavaca u Japanu, Tajvanu, Južnoj Španiji i Francuskoj, 1999.godine prema strobilurinima, samo nakon dve godine od početka njihovog komercijalnog korišćenja ovih za suzbijanje pepelnice (Gallion et al., 2004). Redukovana osetljivost gljive *C.beticola* prema strobilurinima (azoksistrobin) je zabeležena nedavno u SAD (Larson, 2004). Problem rezistentnosti kod gljiva je takođe zapažen i kod hemijske grupe dikarbosimida sa aktivnim materijama iprodion i vinklozin. Fungicidi na bazi dikarboksimida su protektivni fungicidi, kod kojih se rezistentnost retko javlja i razvija za razliku od sistemičnih fungicida, gde je rezistentnost gljiva česta pojava. Međutim, opšte je poznato da je gljiva *Botrytis cinerea* prouzrokovač truleži plodova i sive truleži mnogih biljaka postala rezistentna prema fungicidima iz grupe dikarboksimida (FRAG-UK, 2001).

Fungicidi sa mnogostrukim delovanjem

Ova grupa fungicida ometa i inhibira veći broj metaboličkih procesa gljiva. Najčešće su to protektivni i kontaktni fungicidi. Oni sprečavaju i inhibiraju klijavost spora gljive i moraju preventivno da se koriste pre pojave bolesti. Ovi fungicidi formiraju hemijsku barijeru između biljke i gljive. Rizik pojave rezistentnosti gljive prema njima je veoma mali (Damicone, 2003). U ovu grupu fungicida spadaju hemijska jedinjenja kao što su ditiokarbamati (mankoceb, maneb, tiram i cineb), Ftalonitril (hlorotalonil), Ftalimid (kaptan), preparati na bazi bakra, sumpora i dr. Kod većine gore pomenutih aktivnih materija, iako se primenjuju kao fungicidi i preko 50 godina nije utvrđena i uočena pojava i razvoj rezistentnosti gljive prema ovim preparatima. Nerazvijanje rezistentnosti se tumači višestrukim dejstvom ovih fungicida na fitopatogene gljive, pošto oni inhibiraju veći broj metabolitskih procesa.

Ukrštena rezistentnost kod gljiva

Ukrštena rezistentnost gljiva javlja se prema fungicidima, koji pripadaju različitim hemijskim jedinjenjima ali imaju isti način delovanja, tj. utiču na istovetne metaboličke procese ili biohemijske procese kod gljiva. Kao primer ukrštene rezistentnosti može se navesti gljiva *Erysiphae graminis tritici*, koja je ispoljila otpornost prema četiri aktivne materije iz grupe triazola: ciprokonazolu, epoksikonazolu, propikonazolu i tebukonazolu (Brown, 1996). Slična pojava primećena je kod gljive *Uncinula necator*, prouzrokovača pepelnice vinove loze, koja je ispoljila znatnu otpornost prema flukvikonazolu, dok je u različitom stepenu utvrđena i rezistentnost ovog parazita prema flusilazolu i triadimefonu, pripadnicima grupe triazola (Hellean, Holz, 2000).

Biologija fitopatogenih gljiva

Na razvoj rezistentnosti gljiva prema fungicidima ima veliki uticaj i njihova biologija. Fitopatogene gljive koje se brzo razmnožavaju i imaju veći broj generacija tokom vegetacije su u najvećem stepenu sklone razvoju rezistentnosti prema fungicidima. Gljive koje stvaraju veliki broj spora - organa za reprodukciju parazita, formirajući veliki broj individua u jednoj populaciji izložene su selekcionom pritisku fungicida. U okviru ovako brojne populacije postoji veća verovatnoća mutacije pojedinih individua, koja dovodi do razvoja redukovane osetljivosti prema fungicidima. U okviru populacije kod gljiva prouzrokovača bolesti lista obično dolazi do formiranja ogromnog broja spora. Tako napr. gljiva *C. beticola* ima veliki potencijal razmnožavanja. U povoljnim uslovima za njen razvoj na jednom zaraženom listu šećerne repe, ova gljiva fromira preko 250 miliona konidija (Marić, 1992). Pored toga, gljive prouzrokovači bolesti lista obično imaju nekoliko ciklusa razvoja, tj. više generacija tokom vegetacije. Pod selekcionim pritiskom fungicida, rezistentne individue kod kojih je došlo do mutacije gena mogu brzo da se uvećavaju i da postanu dominantne posle nekoliko ciklusa infekcije, umnožavanja i stvaranja više generacija tokom jedne vegetacije. Utvrđen je veći broj fitopatogenih vrsta gljiva, parazita nadzemnih delova biljaka, a posebno lista kod kojih je uočena rezistentnost prema određenim grupama fungicida (Tab.2).

Tab.2. Primeri pojave rezistentnosti kod gljiva parazita različitih useva
Tab.2. Examples of occurence of fungi resistance, parasite of different crops

Usev	Patogen	Bolest	Fungicid ili ime grupe
Pšenica	*Tapesia yalundae* (*Cercosporella herpotrichoides*)	sočivasta pegavost	MBC
	Septoria tritici	pegavost lista	MBC
	Erysiphe graminis	pepelnica	DMI, strobilurin
	Fusarium nivale	snežna plesan	MBC
Ječam	*Tapesia yalundae*	sočivasta pegavost	MBC
	Rhynchosporium secalis	pegavost lišća	DMI, MBC
	Erysiphe graminis	pepelnica	DMI, strobilurin
	Ustilago nuda	otkrivena gar	karboksin
Krompir	*Phytophtora infestans*	plamenjača	fenilamid
Pradajz	*Phytophtora infestans*	plamenjača	fenilamid
	Verticillium spp.	uvenuće	MBC
	Botrytis cinerea	siva trulež	MBC, dikarboksimidi
Šećerna repa	*Cercospora beticola*	pegavost lista	TIN, MBC
Pasulj	*Botrytis cinerea*	siva trulež	MBC, dikarboksimidi
Krastavac	*Sphaerotheca fuliginea*	pepelnica	MBC, fenarimol (DMI)
	Didimela brioniae	crna trulež stabla	MBC, dikarboksimidi
Salata	*Bremia lactucae*	plamenjača	fenilamid
	Rhisoctonia solani	mrka trulež	dikarboksimidi
Jabuka	*Venturia inequalis*	čađava pegavost	DMI, MBC, dodin, strobilurin
	Botrytis cinerea	siva trulež ploda	MBC, dikarboksimidi
Kruška	*Botrytis cinerea*	siva trulež ploda	MBC, dikarboksimidi
Jagoda	*Botrytis cinerea*	siva trulež ploda	MBC, dikarboksimidi

Kod gljiva, koje formiraju manji broj spora i obično se jednim ciklusom razvoja, odnosno jednom generacijom tokom vegetacije, rezistentnost prema fungicidima se znatno sporije i ređe javlja ili se uopšte ne razvija. To se odnosi na gljive koje žive u zemljištu i napadaju seme i podzemne delove biljaka. Ove gljive formiraju znatno manje reproduktivnih organa, odnosno trajnih spora i organa za konzervaciju. Tako napr. neke gljive, koje obrazuju sklerocije - organe za konzervaciju i održavanje gljiva u zemljištu, stvaraju manje od sto sklerocija po biljci. Iz tih razloga u okviru jedne populacije gljiva obrazuje se manji broj individua, te je i manja mogućnost razvijanja rezistentnosti ovih gljiva pod selekcionim pritiskom fungicida.

Agrotehničke mere u biljnoj proizvodnji, koje utiču na razvoj rezistentnosti gljive prema fungicidima

Agrotehničke mere koje se primenjuju u proizvodnji određenih biljnih vrsta mogu u znatnoj meri da utiči na razvoj i pojavu rezistentnosti fitopatogenih gljiva prema fungicidima.. Na neke od njih ćemo ukazati.

Gajenje osetljivih sorti prema fitopatogenim gljivama podpomaže razvoju rezistentnosti gljiva, uvećavajući broj individua izloženih selekcionom pritisku fungicida. Poznato je da se patogeni brže razmnožavaju na osetljivim sortama biljaka u poređenju sa otpornijim sortama. Jedna od mera je gajenje otpornijih sorti. Kod ovih sorti razmnožavanje patogena je sporije a broj stvorenih individua manji u okviru populacije gljiva a selekcioni pritisak fungicida slabiji, a broj tretiranja potrebnih za efikasnu zaštitu ovih sorti od bolesti manji. Sve ovo doprinosi usporavanju ili čak onemogućavanju razvoja rezistentnosti gljiva prema fungicidima. Neadekvatno ili prekomerno đubrenje biljaka, a posebno azotom, može prouzrokovati povećanje intenziteta pojave bolesti i potrebu za većim brojem tretmana, što pospešuje mogućnost stvaranja rezistentnosti kod gljiva.

Prekomerno ili često navodnjavanje sa malim količinama vode povećava pojavu mnogih bolesti, podpomaže širenju fitopatogenih gljiva i stvara optimalne uslove za njihov razvoj vlaženjem lisne površine i zemljišta, kao i povećanjem relativne vlažnosti vazduha. Ne poštovanje plodoreda i neadekvatne mere suzbijanja doprinose ranoj i intenzivnoj pojavi bolesti i razvoju velikog broja individua u populaciji gljiva, što uslovljava veću mogućnost razvoja rezistentnosti gljiva. Gajenje biljaka u zatvorenom prostoru kao što su staklenici i plastenici, pospešuje razvoj rezistentnosti gljiva prema fungicidima. Naime, biljke koje se gaje u zatvorenom prostoru obično u gustom sklopu i uslovima temperature i vlage, povoljnim za razvoj parazita izložene su većem selekcionom pritisku fungicida, zbog intenzivnijeg razvoja bolesti, bržem širenju i razvoju fitoptogenih gljiva. U ovako povoljnim uslovima sredine, jedan od uzroka pojave rezistentnosti gljive prema fungicidima može biti slaba i neadekvatna zaštita biljaka i način primene preparata. Slaba i neadekvatna zaštita biljaka i nestručna primena preparata kao što je delimična pokrivenost tretirane površine, povećane količine neadekvatne kapi i slično, pospešuje razvoj patogena i uvećava intenzitet obolenja. Sve ovo zahteva razradu programa za veći broj tretmana, tako da je broj individua populacije gljiva izložen selekcionom pritisku i mogućnosti razvoja rezistentnosti. Korišćenjem propisanih količina preparata, primena adekvatnog načina aplikacije i pravo-

vremeno tretiranje omogućava dobru zaštitu biljaka od bolesti, reducirajući populaciju parazita, intenzitet bolesti i selekcioni pritisak fungicida.

Antirezistentna strategija pri primeni fungicida u suzbijanju bolesti biljaka

Antirezistentne strategija ima za cilj da uspori ili spreči pojavu rezistentnosti gljiva prema fungicidima. Iz tih razloga mere antirezistentne strategije trebalo bi da se sprovedu i primene pre nego što rezistentnost određenih gljiva, prouzrokovača bolesti postanu problem. Jedini način da se potpuno spreči pojava rezistentnosti gljiva je ne korišćenje rizičnih fungicida. Međutim, ovo nije praktično rešenje problema rezistentnosti, pošto mnogi moderni i savremeni fungicidi, sa rizikom stvaranja rezistentnosti kod gljiva su visoko efikasni u suzbijanju velikog broja fitopatogenih gljiva, prouzrokovača ekonomski značajnih bolesti biljaka. Usporavanje razvoja rezistentnosti i držanje njenog nivoa pod kontrolom, može se sprečiti da rezistentnost gljiva prema ovim fungicidima ne postane ekonomski značajan problem. Specifične antirezistentne strategije mogu se razlikovati u zavisnosti od grupe fungicida (način delovanja), fitopatogene gljive, koja se suzbija i od useva koji se štiti. Međutim, postoje opšta pravila koja su efikasna u antirezistentnoj strategiji. Ova pravila izneta su u Tab.3.

Tab.3. Agrotehničke mere i primena fungicida, kojima se redukuje pritisak parazita i selekcioni pritisak fungicida na populaciju gljive

Tab.3. Cultural practices and fungicide use patterns that reduce disease pressure and selective for fungicide resistance

Strategija	Rezultat
Agrotehničke mere	
Korišćenje otpornih sorti	manja pojava bolesti i intenziteta javljanja
Pravilno i odgovarajuće đubrenje	redukovana pojava bolesti
Izbegavanje mesta sa visokim infekcionim pritiskom parazita prouzrokovača bolesti	izbegavanje visoke selekcije populacije gljive na rezistentnost prema fungicidima
Plodored	redukcija početne populacije gljive (inokulum)
Dobre i odgovarajuće mere zaštite	redukcija početne populacije gljive
Primena fungicida	
Koristi samo kada je opravdano	izbegavanje nepotrebne selekcije populacije patogena na rezistentnost prema fungicidima
Protektivna primena	smanjenje populacije gljive
Dobra primena pokrivenost tretirane površine	redukcija populacije izložene selekciji
Korišćenje mešavine (tank-mix) sa protektantima	redukcija populacije izložene selekciji
Smenjivanje fungicida iz različitih grupa	redukcija vremena za selekciju populacije
Smanjenje broja tretiranja u toku vegetacije	izbegavanje nepotrebne selekcije populacije
Primena odgovarajućih količine	izbegavanje nepotrebne selekcije populacije

Antirezistentna strategija mora da obuhvati agrotehničke mere i hemijske mere koje podrazumevaju optimalno korišćenje fungicida. Željeni rezultat, je da primenom ove strategije, svedemo na minimum selekcioni pritisak fungicida redukcijom vremena izlaganja patogena ili redukcijom izlaganja populacije gljiva rizičnom fungicidu prema kojem parazit može da razvvije rezistentnost. Verovcatno jedan od najznačajnijih aspekata u antirezistentnoj strategiji je optimalno korišćenje i primena fungicida. U zaštiti bilja ovo podrazumeva primenu mešavine (tank mix) i alternativna tretiranja ili tretiranjima u blokovima rizičnih fungicida sa nesličnim (različit način delovanja) fungicidom - partnerom. Smatra se da mešavine različitih fungicida redukuje selekcioni pritisak, samo kada je fungicid partner visoko efikasan i kada je postignuta dobra pokrivenost tretirane površine (zadovoljavajuća primena). Kod alternativne primene fungicida, gde se menjaju fungicidi sa različitim načinom delovanja postiže se redukcija vremena izlaganja populacije i patogena "rizičnim" fungicidima. Obe ove mere su efikasne u praksi. Međutim, one su znatno efikasnije u suzbijanju bolesti biljaka, ako se kombinuju sa agrotehničkim merama, koje redukuju pritisak populacije gljiva, prouzrokovača bolesti. Najznačajnija i najkritičnija mera u antirezistentnoj strategiji je pravi i odgovarajući izbor fungicida - partnera. Uopšte gledajući, dobri fungicidi - parteneri su oni sa mnogostrukim delovanjem, koji inhibiraju veći broj metabolitičkih procesa kod gljiva i imaju mali rizik razvoja rezistentnosti kod gljiva, a visoko su efikasni u njihovom suzbijanju. Tu spadaju najčešće protektivni fungicidi iz grupe ditiokarbamata, hlorotalonila i dr. Međutim, i primena mešavine dva različita po načinu delovanja i hemijskom sastavu fungicida sa visokim rizikom razvoja rezistentnosti gljiva (kod kojih ne postoji opasnost i mogućnost ukrštene rezistentnosti) dala je veoma dobre rezultate u suzbijanju bolesti. Primenom antirezistentne strategije se postiže usporavanje ili izbegavanje pojave rezistentnosti i očuvanje efikasnosti fungicida u suzbijanju fitopatogenih gljiva prouzrokovača bolesti u dužem vremenskom periodu.

ZAKLJUČAK

Rezistentnost populacije fitopatogenih gljiva prema fungicidima je jedan od najznačajnijih problema u hemijskoj zaštiti bilja. Pojava rezistentnosti gljiva prema fungicidima može biti jedan od razloga neefikasne zaštite biljaka od bolesti i uzrok većih ekonomskih šteta usled gubitka prinosa izazvanih neefikasnošću primenjenih fungicida. Poznato je da su mnogi novostvoreni i uvedeni sistemični fungicidi efikasniji i selektivniji u suzbijanju fitopatogenih gljiva, prouzrokovača specifičnih bolesti biljaka. Ovi fungicidi poseduju specifičan način delovanja inhibirajući samo jedan metabolitički proces kod gljiva, što ih čini veoma sklonim razvoju rezistentnosti gljiva prema njima. U cilju održavanja efikasnosti novouvedenih fungicida u zaštiti biljaka od bolesti potrebno je sprovesti antirezistentnu strategiju. Ova strategija produžava aktivan život, tj. efikasnost rizičnih fungicida. Antirezistentna strategija obuhvata veći broj mera, kao što su agrotehničke mere, pravilan program tretiranja (koje pritisak populacije patogena održavaju na niskom nivou. Pod pravilnim programom tretiranja biljaka, radi suzbijanja bolesti podrazumeva se smanjivanje ili korišćenje mešavina fungicida sa različitim

načinom delovanja iz različitih grupa i razumna primena i korišćenje fungicida, kod kojih postoji rizik razvijanja rezistentnosti gljiva prema njima.

LITERATURA

Ashida, J. (1965): Adaptation of fungi to metal toxicants, Phytopathology 3; 153-157

Bent, K. J., Turner, A. M., Woolner, M. (1971): Resistance of cucamber powdery mildew to dimethirimol, Proc. 6th Br. Insect. Fungic. Conf. 1; 274-282

Brown, J. K. M. (1996): Fungicide resistance in barley powdery mildew; From genetics to crop protection. Proc. of the 9th European and Mediteranean Cereal Rust and Powdwry Mildews Conf.; 259-267.

Damicone, J. (2003): Fungicide resistance management OSU (Oklahoma State University) F-7663: 1-6

Dovas, C., Skylakakis, G., Georgopoulos, S. (1976): The adaptability of benomyl Resistant population of *Cercospora beticola* in northren Greece. Phytopathology66; 12; 1452-1456

Dubournet, P., Rusell, P., Gaunjard, C. (2000): Pitin-verse des crales: volution des populations et impact des traitments fungicides, Phytoma N°546: 35-38

FRAC (2003) (Fungicide Resistance Action Committee), sterol Biosynthesis Inhibitor, SBI Working group; Summaries from the 2003 meeting pp 1-10

FRAG-UK (2001): (Fungicide Resistance Action Group-UK); Fungicide Resistance, 2001: 1-8

Gallion, J. J. (1998): Cercospora leaf spot of sugar beet: Identification and control. University of Idaho Twin Falls Research and Extension Centar pp

Gallion, J. J., Nolte, P., Miller, J. S. (2004): Managing fungicide Resistance, pp 1-3 University of Idaho, Twin Falls Research and Extension Centar pp 1-5

Georghion, G. P., Taylor, C. E. (1977): Pesticide resistance as an evolutionary, Congr. of Entomol. Washington, 1976 pp: 759-785

Georgopoulos, S., Dovas, C. (1973): A serious outbreak of strains of Cercospora beticola to benzimidazole fungicides in northren Greece, Plant Dis. Reptr. 57; 321-324

Georgopoulos, S., Zarakovitis, C. (1967): Tolerance of fungi to organic fungicides, Ann. Rev. Phytopath., 5: 109-130

Gindrat, D., Frei, P., Pellet, D. (2002): Pitin-verse du bl d automne sensibilit an prohloraz et an cypronie. Revue Suisse d Agriculturale, Vol 34, N° 5; 239-244

Gulya, T. J. (2002): Efficacy of single and two-way fungicide seed treatments for control metalaxyl resistant strains of *Plasmopara halstedii*, The BCPC Conference; Pests and diseases, Vol 1and 2, Proc. of Inter. Conf., Brighton 2002, pp 575-580

Hellean, F., Holz, G. (2000): Powdwry mildew in grapevines, Wyboer, 2000

Jones, A. C., Walker, R. J. (1976): Tolerance of Venturia inequalis to dodine and benzimidazole fungicides in Michigen, Plen. Dis. Reptr, 60: 40-44

Kakaglandis, G. S., Ioannidis, P. M., Thanassoulopoulos, C. C. (2000): Reduced sensitivity of Cercospora beticola isolates to sterol demethylation inhibiting fungicides, Plant Pathology, vol. 49, N°5: 567-571

Kakaglandis, G. S., Ioannidid, P. M., Ioannidis, P. J. (2003): Sensitivity of *Cercospora beticola* populations to phentinacetate, benomyl and flutriafol in Greece, Crop. Protection N°22: 735-740

Kurt, S., Dervis, S., Sahinler, S. (2003): Sensitivity of Verticillium dahliae to prohloraz and prohloraz managenese complex and control of Verticillium wilt of cotton in field. Crop. Protection vol. 22 N°1; 51-55

Labronche, D. T., de Lafon, S., Walsner, P., Raulic, J. (2000): Une nouvelle race de *Plasmopara halstedii*, agent du mildivu du tournsve, OCL-Olagineux, crops gras Lipidies, 2000, vol 7, N°5: 404-405

Larson, J. B. (2004): Integrated management of Cercospora leaf spot in sugar beet.Magistarska teza pp 1-97, University of Montana, 2004

Leroux, P., Chapeland, F., Desbrosses, D., Gredt, M. (1999): Patterns of crossresistance to fungicides in Botryotinia fucklieana (Botrytis cinerea) isolates from French vineyards, Crop. Protection, vol 18, N° 10: 687-697

Marić, A., Petrov, M., Maširevoć, S. (1976): Pojava tolerantnosti kod *Cercospora beticola* u Jugoslaviji, Zaštita bilja 27: 227-236

Marić, A., Maširević, S., Jerković, Z. (1984): Povećanje rezistentnosti prema benomilu i pojava tolerantnosti gljive prema fentinacetatu u Vojvodini, Zaštita bilja 169: 193-206

Maširević, S. (2003): Paraziti suncokreta, koji se prenose semenom, Biljni lekar br. 6: 577-584

Molinero-Ruiz, M. L., Melero-Vara, J. M., Gulya, T. J., Domingues, J. (2003): First report of resistance to matalaxyil in downy mildew caused by *Plasmopara halstedii* an Spain, Plant Disease, vol 87, N°6: 749

Šestović, M., Perić, I., Kljajić, R. (1980): Rezistentnost kao faktor u hemijskom suzbijanju štetnih organizama, Zaštita biljabr. 151: 83-94

Weiland, J. J., Halloin, J. M. (2001): Benzimidazole resistance in *Cercospore beticola* sampled from sugar beet fields in Michigan USA, Can. Journal of Plant Patology, vol 23, N°1: 78-82

OCCURRENCE OF FUNGI RESISTANCE TO FUNGICIDES AND RESISTANT STRATEGIES

Jasnić, S.

Institute of Field and Vegetable Crops, Novi Sad

SUMMARY

Resistance to fungicides in fungi population is one of the most significant problems in area of chemical disease management. There has been a gradual increase in the occurence of fungicide resistance since the introduction of systemic fungicides in the early 1970s. Such fungicides often fist recognised when expected levels of disease control in the field are no longer achived with the recommended dose of the fungicide. Fungicide resistance can arise rapidly and completely so that disease control is totally lost or it can be a more gradual process re-

sulting in partial loss control. There are many examples of complete failure of control due to resistance in the MBC fungicides and some to phenylamide group. More recetly there have been cases of such resistance to the newest fungicide group, the strobilurius. A more gragual loss of control has been found with triazole group. Resistance to some groups of fungicides has occurred more frequently than others. Likewise some pathogens appear to be more likely than others to become resistant. Factors which affect the development of fungi resistance to fungicides include the type of fungicide mode of action, its frequency of use, whether alone or in programme, the target funges and the ability of the resistent forms to survive.

Antiresistant strategies for managing fungicide resistance are aimed at delayind or prevent its development. Specific strategies for resistance management vary for different fungicide groups, the target pathogen and the crop. Resistance management should integrate cultural practicies and optimum fungicide use pattern.

KEY WORDS: fungicides, resistance, fungi, antiresistant strategy