

A BETEGSÉGELLENÁLLÓSÁG GENETIKAI ALAPJAI*

BÁLINT ANDOR

a mezőgazdasági tudományok kandidátusa

Agrártudományi Egyetem, Gödöllő

A rezisztencia-nemesítés élettani alapjai azokról a változatos berendezésekről tájékoztatnak bennünket, amelyekkel a különböző növényfajok, fajták védekeznek az egyes kórokozók támadásai ellen. A nemesítő számára ezeknek a védelmi berendezéseknek az *öröklődési* viszonyai ismerete a fontos, hiszen ez ad tájékoztatást arról, hogy honnan és mit kell beépíteni a kialakítandó fajtákba.

Feladatai megoldását a kórokozók sokfélesége mellett, azok genetikai variabilitása is megnehezíti. Hosszabb-rövidebb idő alatt egy-egy országban is — genetikai okok vagy behurcolás következtében — új rasszok terjednek el, nem szólva arról, hogy új kórokozók és kártevők is bekerülhetnek hozzánk. Éppen ezért már régebben is felmerült és ma is aktuális egyáltalán annak a kérdésnek az ismételt megvizsgálása, hogy a nemesítő számíthat-e a kialakított ellenállóság tartós megmaradására.

A rezisztencia-nemesítés lehetőségének bizonyítékai

Az egyes kórokozókkal, kártevőkkel szemben már hosszú ideje ismerünk ellenálló fajtákat.

Az 1907-ben előállított Éden $\times$ Afrikai kombinációból előállított dinnyefajta ezidő óta ellenáll a különböző hervadásos megbetegedéseknek és ezt a tulajdonságát — mint keresztezési partner — dominánsan örökíti utódaiba is. A *Fusarium oxysporum* f. *vasinfectum*mal szemben ORTON 1909-ben már ellenálló gyapotfajtát állított elő. Ez a betegség az USA délkeleti vidékein nagyon elterjedt, ennek ellenére az előállított fajták több évtizeden át megtartották rezisztenciájukat.

Ugyanezen kórokozó kobakosokat fertőző változatában (f. *conglutinans*) négy rasszt különítettek el. Ezek közül kettő a káposztát, kettő a retket fertőzi. A Wisconsin Hollander nevű ellenálló káposztafajtát 1916-ban állították elő, és ez a fajta ellenállóságát máig is megtartotta. Hasonlóan, amikor a F. o.

* Az előadás elhangzott a Növény-nemesítési Tanácskozáson 1968. április 18-án.

f. lycopersici (Sacc.) elleni monogénikus rezisztenciát több kereskedelmi fajtába beépítették, ez a betegség gyakorlatilag eltűnt. Ez a helyzet csak 1945-ben, új rasszok fellépése után szűnt meg. Az ilyen a természetben elég ritka. A *f. pisi* l-s rassz ellen a monogénikus rezisztenciát az USA-ban minden fontosabb borsófajtába beépítették. Később (1953) egy újabb rassz lépett fel, de ez nem okozott komoly kárt. A rezisztens fajtákban az új rasszok kialakulása rendszerint nem okoz olyan komoly kárt, vagy a kórokozó nem annyira virulens, mint a fogékony alakban.

A napraforgó-szádorral szemben 1912 óta rendelkeznek ellenálló fajtával. Igaz ugyan, hogy ez csak a B rasszal szemben volt ellenálló, de 1927 óta az A rasszal szemben is sikerült ellenálló fajtát előállítani. Az előállított tenyészanyag a mollyal szemben is ellenállónak bizonyult. E kártevővel szemben Oroszországban már 1902 óta rendelkeznek ellenálló és ezt tartósan megőrző fajtákkal (PUSZTOVOJT, 1963).

A Lima bab gyökérnematóda kártevőjével szemben 1932 óta van ellenálló fajta (HOPE), amely az ellenállóságot szilárdan örökíti.

A hesseni léggyel szemben, — amelynek 4 rasszát különítették el — 1918 óta rendelkeznek ellenálló búza fajtával (PAINTER, 1931) az USA-ban. Az USA déli államaiban a csemegekukorica-termesztést azóta lehet folytatni (1945), amióta a *Heliothis armigera* (Hbn)-val szemben ellenálló fajtát állítottak elő (WALKER, 1967).

A sikerek mellett természetesen arról sem lehet megfeledkezni, hogy a több éven át folytatott nemesítő munka nem járt minden esetben sikerrel. Ez főleg a kártevők vonalán jelentkezik. A burgonyabogár ellen már a 30-as évek óta próbálnak ellenálló fajtákat előállítani. Ennek ellenére a világirodalom még napjainkban sem tud ilyenről beszámolni.

Az ellenállóság öröklődési formái

A fajták ellenállóságában meglevő különbségek megfigyelése hosszú időre nyúlik vissza. Először a kártevők és az okozott kár közötti kapcsolatot állapították meg és csak kb. 100 éve DE BARY (1861, 1865, 1866) felfedezései óta vált világossá, hogy a feketeterosdát és a fitoftorát gombák idézik elő, és hogy más betegségek bakteriális eredetűek.

Amerikában rövidesen a függetlenségi háború (1775–1783) után a hesseni légy kártételét tanulmányozva, az egyes fajták fogékonyságában különbségeket állapítottak meg. Európában és Amerikában az 1840-es burgonyavész-járvány után — megismerve a kórokozót — DARWIN a magán nemesítőket arra biztatta, hogy a kártétel leküzdésére ellenálló fajtákat állítsanak elő. Ausztráliában 1890-ben kezdtek szárrozsdarezisztens búzafajtákat előállítani és COBB (1891) megkezdte az ellenállóság alapjainak tanulmányozását is.

Ehhez Mendel munkásságának újra felfedezése és általában a genetika kibontakozó fejlődése hasznos segítséget adott. Angliában a búza rozsdabetegségei közül a sárgarozsda volt a legveszedelmesebb. BIFFEN (1905, 1912) a különböző fajták között fogékonyság tekintetében nagy különbségeket talált. A rezisztens Rivet fajtát keresztezte a fogékony Michigan Bronze és Red King fajtákkal. Az F_2 -ben $\frac{3}{4}$ rész fogékony és $\frac{1}{4}$ rész rezisztens növényt talált. Ebből arra következtetett, hogy az ellenállóság egyszerű monogénesen determinált tulajdonság.

POLE—EVANS (1911) Dél-Afrikában a rezisztens Bob's Rust Proof és a fogékony Wal Koren fajtákat keresztezte egymással. Az F_1 -ben a fogékonyság dominált, de a fertőződés mértéke erősebb volt a hibridben, mint a fogékony szülőben. A hibridről vett rozsdaspórával fertőzve a rezisztens szülőt, az fertőződött, ha a fogékony szülőről vett spóraanyagot, akkor rezisztens maradt. Ezt azzal magyarázta, hogy a hibrid, mint „hídverő” gazdanövény hat a rezisztens és fogékony szülő között. E megfigyelés alapján értelmetlennek nyilvánította a nemesítők munkáját, mivel feltételezte, hogy az új hibridek ellenállósága olyan ütemben csökken, ahogyan előállítják.

BIFFEN (1912) ezzel szemben azt tapasztalta, hogy az ellenálló fajták, mint pl. a Rivet is, rezisztenciájukat évtizedeken át megőrizték. Az említett, és egyéb egymásnak ellentmondó megfigyelések oka akkor vált ismertté, amikor STAKMAN és PIEMEISEL 1917-ben felfedezték a kórokozó fajok variabilitását, a *Puccinia graminis tritici* rasszait. Ezzel megteremtették az egzakst alapot az ellenállóság genetikájának tanulmányozásához.

AAMODT (1924) volt az első, aki a *P. g. tritici*-vel szembeni ellenállóságot meghatározott rasszokkal történő fertőzés alapján tanulmányozta. Megállapította azt, hogy el kell különíteni a csíranövény- és kifejlettkori rezisztenciát. Az első kialakító kevés rasszal szemben egyetlen domináns gén kielégítő védelmet nyújt. A kifejlettkori rezisztenciának többféle rassz ellen kell védekezést biztosítani. Emellett a növénynek fiatal korban is rezisztensnek kell lennie. Ezért ezekben a formákban rendszerint több rezisztencia gént kell felhalmozni (WALKER, 1967).

A nemesítő számára azok a legegyszerűbb esetek, amikor az ellenállóságot egyetlen domináns gén alakítja ki. A már említett fusariumos betegségeken kívül az uborka baktériumos hervadása, az uborka mozaikvírusa elleni ellenállóságot egy-egy domináns gén határozza meg. Ez visszakeresztezéssel könnyen átvihető különböző fajtákba. Előnyös, ha a nemesítő ilyen rezisztenciával bíró alapanyagot talál kísérleteihez.

Ha a rezisztenciát két vagy három gén határozza meg, akkor is elő lehet állítani ellenálló fajtákat. A közönséges bab mozaikvírussal szemben az ellenállóságnak két típusát különítették el. A *a* és *s* recesszív géneket tartalmazó típus sok, de nem minden vírusrasszal szemben mutat ellenállóságot. A Sanilac, Michelite stb. fajtákra ez az ellenállósági típus a jellemző.

A másik — legtöbb zöldbabra jellemző — típus egy domináns *I* gént tartalmaz, amely elnyomja az *A* és *S* fogékonyági géneket. Ez a típus az összes rasszokkal szemben ellenállóságot mutat.

A *multigenikus* rezisztencia azokra az esetekre jellemző, amikor monogénikus öröklődés nem található, vagy nem elégséges. Ezekben az esetekben a különböző kórokozó rasszokkal szemben más-más gének alakítják ki a rezisztenciát. A különböző fajtákban ezek száma eltérő lehet, és más-más kromoszómában lokalizálódhatnak (I. táblázat).

I. táblázat

A szárrozsa rezisztencia gének elhelyezkedése az egyes kromoszómákban különböző búzafajtákban és törzsekben (Unrau, 1958).

Fajta vagy törzs	A rezisztencia gén(e)k hordozó kromoszómák									Szerző
	III	VI	VIII	X	XIII	XVI	XVII	XIX	XX	
Timstein	—	—	—	2	—	—	—	—	—	Sears and Rodenhiser (1948)
Hope	—	—	1	—	—	—	1	—	—	Sears et al. (1957)
Thatcher	1	—	—	—	1	—	—	1	—	Sears et al. (1957)
McMurachy	—	—	—	—	—	—	—	—	1	McGinnis*
Red Egyptian	—	1	—	—	1	—	—	—	1	Sears et al.
Redman	1	—	1	—	1	—	—	—	—	McGinnis*
Kenya Farmer	—	—	1	—	1	1	—	—	—	Knott*
Cl 12633	—	—	—	—	2	—	—	—	—	Nyquist (1957)
Kentana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Wiggin (1955)
Synth, Thatcher*	1	—	—	2	1	—	—	1	1	Kuspira and Unrau**
Synth. Lamhi*	—	—	—	2	—	—	—	—	1	Kuspira and Unrau**

Ezekben a törzsekben a X. és XX. kromoszómákat a Timstein és a McMurachy kromoszómájával helyettesítették.

* = személyes közlés

** = nem publikált adat

A rezisztencia öröklődési viszonyainak megállapítása nagy körültekintést igényel. A provokációs kísérleteket úgy kell beállítani, hogy a fertőzés feltételei és fokozata jellegzetes legyen az adott kórokozón. Ha a fertőzés nem elég erős, fogékony növények is megmenekülnek a fertőzéstől; ha nagyon erős, a szántóföldön egyébként rezisztens növények is elpusztulhatnak.

A *F. oxysporum* f. *conglutinans* (WR) (káposzta sárgulásának és hervadásának kórokozója) tesztelését csíranövény állapotban végzik. Homokkultúrában 24°C-on a fertőzött fogékony és multigenikusan rezisztens növények elpusztulnak, a monogénikus rezisztenciával rendelkező homo- és heterozigóta növények életben maradnak. 24°C felett a monogénikus rezisztenciával bíró növények pusztulnak el, 24°C alatt a multigenikusan rezisztens növények maradnak életben.

Megállapíthatjuk, hogy az ellenállóság öröklődési viszonyainak tisztázása *nagyon körültekintő munkát igényel*, hiszen három variáns: a kórokozó, a gazdaszövény és a környezet interakcióinak elemzése szükséges meghatározásához.

Ismerete azonban feltétlenül *tervszerűbbé és eredményesebbé* teszi a nemesítő munkáját, megóv a váratlan csalódásoktól.

Rezisztens alapanyag előállítása

A nemesítési alapanyag előállításánál két alapvető ténnyel kell az esetek nagyobb részénél számolnunk; főleg a kórokozók esetében *egy-egy faj több rasszával szemben* kell ellenálló fajtát előállítani, a legtöbb gazdasági növényben egyidejűleg *különböző kórokozó és kártevő fajokkal szemben* kell az ellenállóságot kialakítani.

Az irodalomban mindkét helyzetre vonatkozóan találkozunk a *csoportrezisztencia* iránti igény megjelölésével. Úgy gondolom, hogy e fogalmat helyesebb volna a második csoport számára fenntartani, az elsőt esetleg rasszcsoportrezisztenciának nevezni.

Egy-egy kórokozó különböző rasszaival, vagy egy rasszával szemben — ha monogén az ellenállóság — a rezisztens forma megtalálása rendszerint nem okoz nagyobb nehézséget. Az ellenállóság a fogékony fajtába visszakeresztezéssel jól átvihető (I. F 293-s őszi búzafajta előállítása). Monoszóm és nulliszóm alakok segítségével a donor fajtából rezisztencia gént hordozó kromoszómák is behelyettesíthetők. Ezt különösen a búzán a Chinese spring fajta nulliszóm és monoszóm sorozatának felhasználásával több esetben bizonyították.

Az ellenállóság rendszerint azért *multigén*, mert a különböző rasszokkal szemben az ellenállóság más-más kromoszómában, vagy egy-egy kromoszóma más-más pontján lokalizált (I. táblázat). Multigén az ellenállóság sokszor azért is, mert külön öröklődik a csíranövény- és kifejlettkori rezisztencia.

Kombinációs úton előfordul, hogy néha csak egy-egy rasszal szemben kell ellenálló fajtát előállítani. Ilyen eset volt az 50-es évek elején a 15B szározsdá rasszal szemben ellenálló fajták kinemesítése. Ez a rassz az összes ellenálló amerikai tavaszibúza-fajtákat megtámadta. Rezisztencia forrásként a kenyai búzákat lehetett hasznosítani.

Az eset arra is figyelmeztet, hogy a meglevő tesztszortimentumok nem mindig alkalmasak minden meglevő rassz elkülönítésére.

Általában azonban rasszcsoportokkal szemben kell ellenálló fajtákat kialakítani. Jó példája FLOR (1947) munkája, aki a Bison lenfajtába különböző rezisztens alakokból bevitte a L, M és N rezisztencia géneket és ily módon az összes észak-amerikai lenrozsdá rasszokkal szemben sikertelenül ellenálló fajtát kapni.

Több rezisztens törzset, fajtát állítottak elő mutációs úton. Ehhez spontán mutánsok is felhasználhatók. WHEELER és LUKE (1955) 45 millió fogékony zab csíranövény közül a *Helmintosporium victoriae*-val szemben 1000-t találtak rezisztensnek. A gyakorlatban ennél kedvezőtlenebb arányokkal is találkozunk. Ezért indukált mutánsok előállításával segítik az ilyen jellegű feladatok megoldását. Az így előállított fajták közé tartoznak a lisztharmattal szemben ellenálló Vienna árpa (Ausztria 1959), a koronarozs-dával szemben ellenálló rövidszalmájú, termőképesebb Florad zab (USA, 1961), a gombabetegségekkel szemben ellenálló koránérő Sanilac bab (USA, 1956), babmozaikkal szemben ellenálló koránérő Seaway bab (USA 1960), a mozaikkal és antraknozissal szemben ellenálló korai Gratitot bab (USA 1963), betegségekkel szemben ellenálló, a gépi betakarítást jól tűrő Nc4x földimogyoró (USA 1959), a hazánkban előállított lisztharmat-, és porüszögrezisztens tavaszi árpatorzsek (POLLHAMER, 1967). FAVRET (1965) 3 árpafajta és 4 mutánsban a 6 különböző lisztharmat rasszal szemben az ellenállóságot és ennek lokalizációját vizsgálta. Az ilyen elemzések a fajták és mutánsok megfelelő kombinálása alapján rezisztensebb fajták előállítását segíthetik elő.

A rekombinációs és mutációs technika felhasználásának legszebb példája SEARS (1956) kísérlete, aki a Kínai tavaszi búzába az Emmer x *Aegilops umbellulata* amfidiploid hibridből csak az *Aegilops* egyik kromoszómaszegmentjében levő rezisztencia géneket vitte át. Hasonló módszerrel a közönséges dohányba a *N. glutinosa* és *N. plumbaginiflora* fajokból sikerült a mozaik és a szártőfeketedés elleni rezisztenciát átvinni.

Indukált rezisztenciát hordozó mutáns kromoszómaszegmentek transzlokációs átviteléről búzán FAVRET (1965) is beszámol. A mutációs technika legnagyobb — és eddig kellően ki nem használt — lehetőségét abban látom, hogy a) egy egyébként gazdasági szempontból kitűnő fajtában elősegíti a szükséges rezisztencia tulajdonságok kialakítását, b) másrészt genetikailag többféle eredetű rezisztens formát hoz létre, amely formák kombinálása rasszesoportrezisztencia kialakulását segíti elő.

Az eddigi kísérletek nagyobb részének az a hiányossága említhető meg, hogy a rezisztens formák reagálását rendszerint nem több, hanem csak egy biotípusra állapítják meg, ami a típusok elkülönítését és céltudatos felhasználását nehezíti. A rezisztencia-nemesítés során — irodalmi adatok szerint — sok előrehaladást a poliploid formák előállításától nem várhatunk. KISS (1955) lucernával végzett kísérleteiben a poliploidok sokkal fogékonyabbaknak bizonyultak, mint a diploidok.

SEDLMAYR (1945) répánál tetraploidokban a rezisztencia megmaradását, illetve fokozódását figyelte meg. LEVAN (1948) vörösherén, fehérherén a lucernához hasonlókat tapasztalt.

A kórokozók és kártevők egész csoportjával szemben rezisztens formák előállítása még nehezebb feladat, hiszen a különböző kórokozók és kártevők mellett az egyes fajok rasszösszetételére is figyelemmel kell lenni.

Az ez irányú nemesítő munka viteléhez fontos adatokat szolgáltatnak VAVILOV (1935, 1940) és munkatársainak kutatásai, akik a vadon élő búza- és egyéb növényfajok és változataik egész rezisztencia spektrumát feltérképezték. VAVILOV egyik beszámolója (1940) pl. a búzanemzetség 125 fajára és változatára 3 rozsda, 3 üszög, lisztharmat és 3 légy kártevőre vonatkozóan állapította meg a rezisztenciaviszonyokat. Ezek felhasználása nem egy esetben nehéz, de sok esetben jó alapot szolgáltat a különböző kórokozók és kártevőkkel szemben rezisztens fajták előállítására. Megkönnyíti a nemesítők munkáját az, ha ezek segítségével előállított rezisztens formákat használhatják fel a nemesítésben. Ilyen példa búzánál a Timstein (T. timopheevi x Steinvedel), a burgogonyánál a különböző gomba- vagy vírusbetegségekkel szemben rezisztens fajták előállítása.

A csoportrezisztencia kialakításának egyik kitűnő formája a *konvergens* nemesítés. Módszerét RICHEY (1927) dolgozta ki kukoricából előállított beltenyészített törzsek javítására.

A konvergens nemesítés példájaként a kőüszög-, szárrozsdá- és hesseni légy rezisztens Big Club fajta előállítása (SCHEIBE, 1951) említhető meg.

A Big Club (A) x Martin (B) hatszoros visszakeresztezéséből kapták a kőüszögrezisztens Big Clubot (I). Párhuzamosan ezzel a Big Club (A) x Dawson (C) háromszoros visszakeresztezésével kőüszögrezisztens Big Clubot (II) hoztak létre. A Big Club I. és Big Club II. keresztezéséből kétszeres visszakeresztezés eredményeként a két szülő tulajdonságait egyesítő kőüszög- és hesseni légy rezisztens Big Club III-t sikerült előállítani. A Big Club I. és a Baart 38 (D) kétszeri visszakeresztezésével és a hibrid Big Club III-mal történő keresztezésével történt meg a kőüszög-, szárrozsdá- és hesseni légy rezisztens Big Club kialakítása.

E módszert a hazai nemesítésben ott látom célszerűnek alkalmazni, ahol *visszakeresztezéses anyag már rendelkezésre áll*, vagy pedig a különböző nemesítési intézmények anyagát lehetne koordinált program keretében ily módon felhasználni.

Az említett módszereken túl a tenyészanyagtól, a nemesítés céljától függően természetesen egyéb lehetőségek is vannak e feladatok megoldására. A közeli években egyre több esetben kell számolnunk mint *követelménnyel a csoportrezisztencia kialakításával*.

Egyéb megoldások

1952-ben JENSEN rasszcsoportrezisztens formák előállítása érdekében olyan *összetett* (composite) fajták előállítását javasolta, amelyek érésidő, növénymagasság, termőképesség tekintetében egymáshoz hasonló, de különböző rezisztencia géneket tartalmazó törzsekből állanak. E módszer alapján előállí-

tott fajtákat később Borlaug (1954) *többvonalas fajtának* (multi-line variety) nevezte el. A módszer elméleti alapjai a következők:

Tájfajtákon, amelyek genetikailag heterogén elemekből állnak, figyelték meg, hogy azokban a járványok kisebb kárt okoznak, mint az egy törzsből nemesített búzában. Amikor fogékony és ellenálló törzsekből keveréket állítottak össze, a fertőződés az érzékeny növényeken vagy lassabban, vagy egyáltalán nem következett be. Ezért BORLAUG (1958), SUNESON (1960) és GIBLER (1962/63) az ellenálló fajták nemesítésének a következő módszerét dolgozták ki: sárga-, barnarozsda, lisztharmat (búza) betegségekkel (illetve azok egy vagy több rasszával) szemben ellenálló fajtákat (donor) gyűjtenek össze. Ezeket egyetlen apafajtával (rekurrens szülő) visszakeresztelve (3–4-szer), több száz rezisztens vonalat állítanak elő. BORLAUG pl. a Yaki 1960 „composite variety = összetett fajtát” 100 rezisztens vonalból kiválogatott legjobb 12 vonal mechanikai keverékéből állította elő. E vonalak a közös rekurrens szülő miatt morfológiailag, minőség tekintetében annyira kiegyenlítettek, hogy kereskedelmi szempontból kifogástalan árut adnak. GIBLER (1964) a már elismert Miramar 63-as fajta előállításánál a Frocor rekurrens szülővel előállított 500 vonalból 80-at választott ki, amelyek levél- vagy szárrozsdára rezisztensek voltak. Több évi vizsgálat után az ezekből kiválasztott legjobb 10 törzs keveréke adta a fajtát.

Minden vonalból 5–10 tonna anyamagot tartalékolnak. Ha időközben egy törzs fogékonyra válik, kicserélik. A módszer könnyebben teszi lehetővé, hogy egy fajtában *csoportrezisztenciát* (több kórokozó több rasszával szemben) alakítsunk ki és ezt állandóan újabb irányokban fejlesszük tovább a szükségleteknek megfelelően (RUDORF, 1965).

Összefoglalás

1. A meglevő nehézségek, balsikerek mellett a rezisztencia-nemesítés számos *jelentős eredménnyel* rendelkezik.

2. A tervszerű rezisztencia-nemesítés két bázisa: a kórokozók és kártevők rasszainak és a gazdanövények ezekkel szemben ellenálló formáinak, az ellenállóság *genetikai alapjainak* az ismerete. A genetikailag meghatározott ellenállóság morfológiai „eszközei” igen változatosak lehetnek.

3. A feladatok és lehetőségek alapján dönt a nemesítő az alapanyag-előállítás legcélszerűbb formáiról. Az ideális állapot az lenne (sajnos erre nemcsak hazánkban, de külföldön is kevés adat áll rendelkezésre), ha a nemesítő a kórokozók és kártevők rasszait és törzanyagában, fajtagyűjteményében az ezekkel szemben ellenálló formák *genetikai viszonyait* is ismerné.

4. A rasszcsoportokkal szemben rezisztens alakok létrehozásához a *mutációs*, kórokozók és kártevőkkel szemben ellenálló formák előállításához — a munka minden nehézsége ellenére — *vad fajokat* tartom legjobb kiinduló alapnak.

5. A vad fajok hasznosítását megkönnyíti, ha olyan termesztett fajta-
tákat tudunk beszerezni, amelyek több kórokozóval és kártevővel szemben
rezisztensek.

6. A hazai nemesítés minden javasolt témakörben értékes tapasztala-
tokkal rendelkezik.

IRODALOM

- BÁLINT A. (1966): Mezőgazdasági növényeink nemesítése. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- BORLAUG, N. E. (1954): Mexican wheat production and its role in the epidemiology of stem
rust in North America. *Phytopath.* **44**, 398—404.
- FAVRET, E. A. (1956): Induced mutations in breeding for lodging resistance. In: The use of
induced mutations in plant breeding. Pergamon Press. London. New York. Paris.
Frankfurt. 521—536.
- FLOR, H. H. (1953): Epidemiology of flax rust in the North Central states. *Phytopath.* **45**,
624—628.
- JENSEN, N. F. (1952): Intra-varietal diversification in oat breeding. *Agron. Jour.* **44**, 30⁺—34.
- PAINTER, R. (1951): Insect resistance in crop plants. Macmillan. New York. ✓
- SEARS, E. R. (1956): The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat.
In: Genetics in plant breeding. Brookhaven National Laboratory Upton, New York.
1—22.
- UNRAU, I. (1958): Cytogenetics and wheat-breeding. *Proc. X. Int. Cong. Genetics I.* 129—141.
- VAVILOV, N. I. (1935): Naucsnyje osznovi szelekcijszenici. Szelhozgiz. Moszkva—Leningrad.
- VAVILOV, N. I. (1940/1966): Zakoni jesztesztvennovo immuniteta rasztyenyii k infekcionnim
zabolevanijam. In: Genetika i szslekcija. Izd. „Kolosz” Moszkva. 254—319.
- WALKER, I. C. (1967): The role of pest resistance in new varieties. In: Plant Breeding. The
Iowa State University Press, Ames, Iowa. 219—242.