

UNIVERZITET U BEOGRADU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET

Milica N. Blažić

OCENA GENOTIPOVA PŠENICE NA OSNOVU
OSOBINA KORENA I STABLA KLIJANACA KAO
POTENCIJAL ZA OPLEMENJIVANJE

DOKTORSKA DISERTACIJA

Beograd, 2022

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF AGRICULTURE

Milica N. Blažić

EVALUATION OF WHEAT GENOTYPES
BASED ON THE ROOT AND SHOOT
SEEDLINGS TRAITS AS A POTENTIAL FOR
BREEDING

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2022

Prvi mentor: dr Tomislav Živanović, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet

Drugi mentor: dr Dejan Dodig, naučni savetnik
Institut za kukuruz „Zemun Polje”,

Članovi komisije: dr Slaven Prodanović, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet

dr Vesna Kandić, naučni saradnik
Institut za kukuruz „Zemun Polje”

dr Gordana Branković, vanredni profesor
Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet

DATUM ODBRANE:

ZAHVALNICA

Zahvaljujem se Banci biljnih gena Direkcije za nacionalne referentne laboratorije pri Ministarstvu poljoprivrede, šumarstva i vodoprivrede što mi je omogućila izradu ove doktorske disertacije.

Veliku zahvalnost dugujem Institutu za kukuruz "Zemun polje" koji mi je omogućio deo izrade ove doktorske disertacije.

Zahvaljujem se svom mentor prof. dr Tomislavu Živanoviću na korisnim savetima i usmeravanjima tokom izrade ovog rada.

Veliko hvala dr Dejanu Dodigu, mom mentor u Institutu za kukuruz "Zemun Polje", koji me je uveo u svet nauke, nesebično delio sa mnom svoje dragoceno iskustvo i bez čije pomoći ovaj rad ne bi bio moguć.

Hvala prof. dr Gordani Branković na inicijativi za poznavstvo sa dr Dejanom Dodigom.

Prof. dr Slavenu Prodanoviću dugujem zahvalnost na pomoći i srdačnosti tokom svih godina doktorskih studija.

Želim da se zahvalim kolegama iz grupe za oplemenjivanje strnih žita Instituta za kukuruz "Zemun Polje", Vesni, Darku, Jeleni i Marku, koji su vrlo često dano-noćno radili zajedno sa mnom, Blagosloveni bili.

Mom suprugu Borisu, hvala na razumevanju i pružanju podrške svih godina unazad.

Najveću zahvalnost dugujem svojim roditeljima, Nenadu i Ljiljani, kao i bratu Milanu, oni su mi bili najveća podrška, bodrili me i uvek verovali.

I na kraju, svu energiju, veru i nadu pružila mi je ljubav mog sina Tadije.

Ovaj rad posvećujem svojoj baki Srebri, ona je uvek verovala i govorila da je ovo pravi način da se postane "veliki čovek".

Autor

OCENA GENOTIPOVA PŠENICE NA OSNOVU OSOBINA KORENA I STABLA KLIJANACA KAO POTENCIJAL ZA OPLEMENJIVANJE

Milica Blažić, dipl. biolog

SAŽETAK

Istraživanje biljaka u ranim fazama porasta postalo je uobičajena praksa jer ima potencijal da se na brži i lakši način identifikuju genotipovi sa poželjnim osobinama korena i stabla, kao i sa boljom tolerancošću na stres. Pokazano je da brži rani porast kod biljke pšenice doprinosi većoj sezonskoj iskoristljivosti vode, što utiče na povećanje ukupne biomase, i na kraju na povećanje prinosa zrna. Cilj ovog istraživanja je bio da se izvrši ocena 101 genotipa hlebne pšenice na osnovu osobina korena i stabla klijanaca u hidroponskoj kulturi u kontrolisanim uslovima fitotrona, kako bi se izdvojili oni sa bržim ranim porastom korena i stabla kao preduslov za kasniju veću tolerantnost na stres. Odabrani genotipovi su zatim međusobno ukrštani i zajedno sa F1 potomstvom testirani na otpornost na veštački izazvan osmotski stres. Rezultati ispitivanja u fazi klijanaca su verifikovani u realnijim uslovima sredine, u zemljišnom supstratu u stakleniku, u fazi bokorenja.

Varijabilnost osobina korena u fazi klijanaca bila je veća u odnosu osobine stabla. Ispitivani genotipovi su se najviše razlikovali u osobinama koje opisuju arhitekturu korenovog sistema – grananje, ugao i broj bočnih korenova. Genotipovi iz Srbije pokazali su niske vrednosti dužine i težine korena i stabla, ali visoke vrednosti osobina arhitekture korenovog sistema. F1 potomstvo je imalo duži primarni koren i širi ugao rasta seminalnih korenova u odnosu na roditelje. Takođe, F1 potomstvo bilo je otpornije na osmotski stres u odnosu na roditelje. U fazi bokorenja kod većeg dela nove germplazme došlo je do povećane preraspodele suve materije u koren u odnosu na stablo. Dve kombinacije ukrštanja koje su se u ovom istraživanju izdvojile kao superiorne u pogledu nadzemnih osobina i osobina korena su Euklid x CHI-4 i WWBMC2 x Ingenio. Iz ovih kombinacija bi se u daljem procesu selekcije moglo očekivati izdvajanje boljih linija od roditeljskih u pogledu ranog porasta, kako u povoljnim tako i u stresnim uslovima sredine. Veliko slaganje rezultata u fazi klijanaca i fazi bokorenja može pružiti prednost oplemenjivačima, s'obzirom da je selekcija u fazi klijanaca lakša, jeftinija i manje zahtevna od selekcije biljaka u kasnijim fazama razvoja na polju.

Ključne reči: varijabilnost, arhitektura korena, rani porast, korelacije, klaster analiza, ukrštanja, osmotski stres, indeksi stresa, heterozis, multivarijaciona analiza

Naučna oblast: BIOTEHNIČKE NAUKE

Uža naučna oblast: RATARSTVO I POVRTARSTVO

EVALUATION OF WHEAT GENOTYPES BASED ON THE ROOT AND SHOOT SEEDLINGS TRAITS AS A POTENTIAL TO IMPROVE BREEDING

Milica Blažić, B.Sc. biologist

ABSTRACT

Research of plants in the early stages of growth has become a common practice because it makes it possible to identify genotypes with desired root and shoot traits and better tolerance to stress in a faster and easier way. It was shown that faster early growth of wheat plants contributes to higher seasonal usability of water which affects the increase of total biomass and eventually the grain yield. The aim of this research was to evaluate 101 genotypes of bread wheat based on root and shoot traits of seedlings in hydroponic culture under controlled phytotron conditions, in order to select those with higher early root and shoot growth as a precondition for later higher tolerance to stress. The selected genotypes were then interbred and together with F1 progeny tested for resistance to artificially induced osmotic stress. Research results in the seedling stage were verified in the more realistic environmental conditions, in the greenhouse soil substrate, in the booting phase.

Variability of root traits in the seedling phase was higher compared to that of shoot traits. The examined genotypes differed mostly in those properties which describe the architecture of the root system – branching, angle and number of seminal roots. Genotypes from Serbia showed low values regarding length and weight of root and shoot, but the values regarding the architecture of the root system were high. F1 progeny had longer primary roots and wider growth angles of seminal roots compared to parents. Also, F1 progeny had higher tolerance to osmotic stress compared to parents. In the booting phase most of the new germplasm had increased redistribution of dry matter into the root compared to the shoot. Two crossbreeding combinations in this research that stood out as superior with regard to aboveground and root properties are Euklid x CHI-4 and WWBMC2 x Ingenio. In terms of early growth in favourable as well as in stressful environmental conditions better lines than parental ones could be expected to stand out in the process of further selection from these combinations. High correlation between results in the seedling phase and the booting phase can give advantage to breeders, as selection in the seedling phase is easier, cheaper and less demanding than the selection of plants in the later development phase in the field.

Key words: variability, root architecture, early vigour, correlations, cluster analysis, crossbreeding, osmotic stress, stress indices, heterosis, multivariate analysis

Scientific field: BIOTECHNICAL SCIENCES

Scientific subfield: FIELD AND VEGETABLE CROPS

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. PREGLED LITERATURE	4
2.1 Ciljevi oplemenjivanja pšenice	4
2.2 Genotipska varijabilnost osobina korena	5
2.3 Osobine korena povezane sa tolerantnošću na sušu	7
2.4 Metode za proučavanje korenovog sistema	8
2.4.1 Metode proučavanja korenovog sistema korišćene u radu	9
2.5 Rani porast	11
2.6 Uzajamno dejstvo osobina korena i izdanaka u povećanju prinosa i održivosti useva u sušnim uslovima	12
3. NAUČNI CILJ ISTRAŽIVANJA	13
3.1 Ciljevi istraživanja	13
3.2 Osnovne hipoteze	14
4. MATERIJAL I METODE RADA	15
4.1 Biljni materijal	15
4.2 Uslovi uzgajanja klijanaca pšenice	16
4.3 Ispitivane osobine korena i stabla klijanaca odabranih genotipova pšenice	17
4.4 Selekcija roditeljskih genotipova i kombinaciona ukrštanja	18
4.5 Paralelno uzgajanje roditelja i F1 generacije u uslovima sa i bez osmotskog stresa	18
4.6 Uzgajanje biljaka u stakleniku	21
4.7 Statistička analiza dobijenih podataka	22
5. REZULTATI I DISKUSIJA	27
5.1 Utvrđivanje fenotipske varijabilnosti za osobine korena i stabla klijanaca i ciljano ukrštanja poželjnih roditelja	27
5.1.1 Osnovni biometrički parametri ispitivanih osobina klijanaca pšenice	27
5.1.2. Jednofaktorijalna analiza varijanse ispitivanih osobina klijanaca pšenice	29
5.1.3 Korelaciona analiza ispitivanih osobina klijanaca pšenice	30
5.1.4 Klaster analiza	32
5.1.5 Kombinaciona ukrštanja	35
5.2 Testiranje roditelja i F1 generacije u uslovima sa i bez osmotskog stresa	36
5.2.1 Srednje vrednosti ispitivanih osobina klijanaca pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa	36
5.2.2 Dvofaktorijalna analiza varijanse i komponente fenotipske varijanse ispitivanih osobina klijanaca pšenice	38

5.2.3 Srednje vrednosti ispitivanih osobina klijanaca pšenice roditelja i F1 generacije u uslovima sa i bez osmotskog stresa	41
5.2.4 Korelaciona analiza ispitivanih osobina klijanaca pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa	45
5.2.5 Indeksi stresa	47
5.2.6 Korelisanost indeksa stresa i ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice.....	49
5.2.7 Heterozis za ispitivane osobine korena i stabla klijanaca pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa.....	53
5.2.8 Multivarijaciona analiza ispitivanih genotipova pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa	59
5.3 Potvrda rezultata klijanaca u fazi bokorenja biljaka pšenice	63
5.3.1 Srednje vrednosti ispitivanih osobina biljaka pšenice roditelja i F1 generacije u fazi bokorenja	63
5.3.2 Jednofaktorijalna analiza varijanse ispitivanih osobina pšenice u fazi bokorenja	66
5.3.3 Korelisanost ispitivanih osobina pšenice u fazi bokorenja.....	67
5.3.4 Heterozis za ispitivane osobine korena, stabla i listova biljaka pšenice u fazi bokorenja.	70
5.3.5 Multivarijaciona analiza ispitivanih genotipova pšenice u fazi bokorenja.....	73
6. ZAKLJUČAK	76
7. PREGLED LITERATURE	79
BIOGRAFIJA AUTORA.....	98
Изјава о ауторству.....	99
Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада.....	100
Изјава о коришћењу.....	101

1.UVOD

Hlebna pšenica (*Triticum aestivum* L.) je jedna od najvažnijih vrsta useva, odgovorna za nastanak i razvoj poljoprivrede, koja je hranila i nastavlja hraniti veliki deo svetske populacije vekovima unazad (Salamini i sar., 2002; Shewry, 2009). Obezbeđuje 55% ugljenih-hidrata, 20% proteina i kalorija za dnevne potrebe 4,5 milijardi ljudi (Lobell i sar., 2012; Shiferaw i sar., 2013). Pored upotrebe u ljudskoj ishrani (70%), oko 20% ukupne potražnje koristi se kao stočna hrana, dok se 2-3% koristi u industrijskoj proizvodnji (Shiferaw i sar., 2013). Prema podacima Organizacije Ujedinjenih nacija za hranu i poljoprivredu – FAO (Food and Agriculture Organization of United Nations) u toku 2020. godine pšenica se u svetu uzgajala na oko 219 miliona ha. Ostvarena proizvodnja pšenice u svetu u 2020. godini iznosila je 760,9 miliona metričkih tona, što je svrstava na drugo mesto na listi najvažnijih žitarica na svetu, odmah posle kukuruza, a svetska trgovina pšenicom, veća je nego kod svih ostalih useva zajedno (Curtis, 2002). Usled konstantnog porasta brojnosti ljudske populacije očekuje se da će se globalna potražnja za pšenicom povećati sa 760 miliona tona u 2020. godini (Rosegrant i sar., 2007) do oko 813 miliona tona do 2030. godine i na više od 900 miliona tona do 2050. godine (FAO, 2006; Rosegrant i sar., 2007). Da bi se dostigla predviđena globalna potražnja u 2030. godini, neophodno bi bilo da se poveća proizvodnja pšenice za 1,5% godišnje (Braun i sar., 2008). To povećanje prinosa se uglavnom očekuje primenom agrotehničkih mera i stvaranjem još prinosnijih sorti otpornih na abiotičke i biotičke stresove, dok je mogućnost povećanja proizvodnje preko povećanja površina pod pšenicom upitna, jer je samo još oko 10% potencijalno obradivog zemljišta, koje nije pod šumama, visoko erodibilno ili predmet pustošenja (Günther i sar., 2000).

Proizvodnja pšenice podeljena je približno jednako između razvijenih zemalja i zemalja u razvoju. Vodeće zemlje po proizvodnji pšenice u svetu su Kina, Indija, Rusija, SAD i Francuska (FAO, 2019). Regioni u razvoju čine oko 53% ukupne površine pod pšenicom i 50% ukupne proizvodnje. Prinosi su za oko 14% veći u razvijenom delu sveta, gde se proizvedena pšenica uglavnom napaja kišnicom, dok se u zemljama u razvoju većina proizvodnje pšenice obavlja u uslovima suvog ratarenja (Curtis, 2002). U Republici Srbiji je zasejana površina pšenicom u 2020. godini prema podacima Republičkog zavoda za statistiku iznosila 549069 ha, a ostvarena proizvodnja je bila 2,97 miliona metričkih tona. U poređenju sa desetogodišnjim prosekom (2010-2019), površine pod pšenicom povećane su za 5%, a proizvodnja za 17,8%. Prosečan prinos u poslednje četiri godine iznosio je 4,5 t ha⁻¹. Godišnja proizvodnja pšenice u Republici Srbiji je, izuzev u dve sušne godine (1996 i 2003), uglavnom iznosila oko ili nešto ispod 2 miliona metričkih tona, što je dovoljno da se zadovolje potrebe zemlje i izvoz (Denčić i sar., 2009).

Pšenica je bez premca kada je u pitanju areal gde se uzgaja; od 67° severne geografske širine u Skandinaviji i Rusiji, do 45° južne geografske širine u Argentini (Feldman, 1995). Takođe, proizvodnja pšenice je tehnički moguća u znatno toplijim ili hladnijim oblastima od navedenih (Saunders i Hettel, 1994), te se može uzgajati i na nadmorskim visinama od preko 4.000 m na Tibetu (Percival, 1921). Uprkos svojoj velikoj fenotipskoj plastičnosti globalna proizvodnja pšenice ugrožena je usled abiotičkih i biotičkih stresnih činioca (Belay i sar., 2021). Prethodna istraživanja pokazala su da su suša, toplota, hladnoća, zaslanjenost tla i toksičnost minerala vodeća ograničenja globalne proizvodnje pšenice (Al-Othman i sar., 2016; Duan i sar., 2017; Abhinandan i sar., 2018; Lamaoui i sar., 2018). Među abiotičkim stresovima, suša je najučestalija (Belay i sar., 2017) i uzrokuje značajne efekte na morfološke, fiziološke, biohemijske i molekularne procese kod biljaka koji se mogu javiti na bilo kom stupnju rasta i razvoja biljke (Rampino i sar., 2006; Sultan i sar., 2012). Projekcije modela klimatskih promena pokazuju da će globalna prosečna temperatura porasti između 0,5 i 3,7°C do kraja 2100. godine (Team i sar., 2014; Wang i sar., 2015). Usled zajedničkog

uticaja povećane temperature i smanjenih padavina očekuje se porast intenziteta i učestalosti suše (Biglari i sar., 2019).

Uticaj suše zavisi od intenziteta i faze razvoja biljke u kojoj se ona javlja. Klijanje semena i rani porast klijanaca su potencijalno najkritičnije faze za uticaj vodnog stresa. Stoga se klijavost semena i snaga (vigor) klijanaca navode kao osnovni preduslovi za uspešno uspostavljanje useva pšenice u uslovima suše (Saha i sar., 2018). Programi oplemenjivanja hlebne pšenice čiji je cilj bio povećanje prinosa u uslovima suvog ratarenja obično su pokušavali da povećaju tolerantnost biljaka na sušu (Hameed i sar., 2010). Ocena genotipova prema tolerantnosti na sušu na terenu je teška i neizvesna usled velikih variranja u intenzitetu suše kako u vremenu tako i u prostoru. Osobine korenovog sistema sve više postaju ključna meta istraživača i oplemenjivača za poboljšanje tolerantnosti na sušu useva pšenice (Watt i sar., 2006). Korenov sistem obezbeđuje vodu i hranljive materije za fotosintezu i rast, pričvršćuje biljku za podlogu i sprečava ulazak toksičnih materija i patogena iz tla u listove i reproduktivne organe (Tracy i sar., 2020). Međutim, uprkos velikom značaju koji ima za biljku, istraživanja na korenu su bila dosta ograničena usled njegove nedostupnosti u zemljištu i velike fenotipske plastičnosti (Manschadi i sar., 2008). Fenotipizacija je od ključne važnosti za otkrivanje poželjnih osobina korena i njihovu ugradnju u nove sorte korišćenjem predoplemenjivanja (Gregory i sar., 2009; Kuijken i sar., 2015). Dužina korena u fazi klijanaca je ključna genetička osobina za povećanje prinosa u sušnim uslovima sredine (Shahbazi i sar., 2012). Brojni su dokazi genotipske varijabilnosti osobina korenovog sistema mnogih vrsta useva. Kod pšenice te osobine uključuju: dubinu ukorenjavanja, stopu izduživanja korena, distribuciju korena u dubinu, prečnik ksilemskih elemenata kao i odnos suve mase stabla i korena (Manschadi i sar., 2008). Takođe, pokazano je da su osobine arhitekture korenovog sistema, poput broja i ugla rasta seminalnih korenova, genetički determinisane i povezane sa otpornošću na sušu (Nakamoto i Oyanagi 1994; Richard i sar., 2015).

Da bi se prevazišle poteškoće u merenju osobina korena, trebalo je razviti metode koje su brze, isplative, pouzdane i sa mogućnošću procene u što ranijoj fazi razvoja biljke. Istraživanja na pšenici pokazala su blisku povezanost između tolerantnosti na sušu u fazi klijanaca i u reproduktivnoj fazi (Moud i Maghsoudi, 2008; Dodig i sar., 2015). Preživljavanje ili snaga klijanaca je jednostavna metoda testiranja germplazme koja omogućava da se oceni tolerantnost na sušu većeg broja genotipova u laboratorijskim uslovima (Singh i sar., 1999). Uspešno je korišćena kao kriterijum za selekciju kod pšenice (Tomar i Kumar 2004). Najšeeše korišćena hemikalija za simulaciju prirodnog stresa izazvanog sušom u *in vitro* metodama skrininga je polietilen-glikol – PEG, (Belay i sar., 2021). PEG-6000 već dugo korišćen kao pouzdan osmotikum u laboratorijskim uslovima za ispitivanje genotipova tolerantnih na sušu i dalje se smatra pouzdanim pristupom (Saha i sar., 2018). Molekuli PEG-a su velike molekulske mase, inertni, ne-jonski i izazivaju osmotski stres bez ulaska u biljne ćelije (Michel i Kaufmann, 1973; Torabi i sar., 2009; Ayalew i sar., 2015; Mwadzingeni i sar., 2016).

Dosadašnja istraživanja ukazuju na značajnost osobine označene kao rani porast (engl. early vigour) ili snaga klijanaca u programima oplemenjivanja strnih žita (Maidup i sar., 2012; Wilson i sar., 2015; Duan i sar., 2016; Zhao i sar., 2019). Rani porast ili snaga klijanaca – veličina listova i stabla proizvedena u ranim fazama razvoja biljke – bitna je osobina useva jer je povezana sa većom iskoristljivošću vode (Botwright i sar., 2002). Brži rani porast smanjuje isparavanje vode direktno ispod sklopa listova biljke, čime se čuva vlaga za kasnije faze razvicia (Gregory i sar., 2000) i većina vegetativnog rasta se odvija pod niskom evapotranspiracijom. Pokazano je da su genotipovi sa bržim ranim porastom proizveli veću biomasu i prinos zrna, kako u optimalnim tako i u sušnim uslovima (Dodig i sar., 2008; Kandić i sar., 2009; Zhao i sar., 2019). Lako merljivi parametri poput dužine i širine listova, kao i specifične površine listova, mogu proceniti rani vigor, a to može biti koristan alat u programima oplemenjivanja pšenice, gde se mora analizirati veliki broj genotipova (Maidup i sar., 2012).

Izborom osobina izdanaka i korena istovremeno i direktno, moguće je brže ostvariti genetski dobitak u celoj biljci nego odabirom samo osobina korena ili samo osobina izdanaka (Tracy i sar., 2020). Usled jakih funkcionalnih veza između nadzemnih i podzemnih delova biljaka, potrebno je fokusirati se i na osobine korena i na osobine stabla tokom ranih faza rasta, u cilju povećanja produktivnosti useva (Liu i sar., 2021). Značaj predstavljenog istraživanja ogleda se upravo u korišćenju i osobina korena i osobina izdanaka kao kriterijuma za selekciju u cilju stvaranja genotipova bržeg ranog porasta i veće otpornosti na sušne uslove sredine. Takvi genotipovi mogli bi da posluže za dalja ukrštanja kao potencijal za oplemenjivanje pšenice.

2. PREGLED LITERATURE

2.1 Ciljevi oplemenjivanja pšenice

Od početka rada na stvaranju novih sorti pšenice, do danas, osnovni cilj je bio povećati potencijal za prinos zrna. Tokom 80-ih i 90-ih godina prošlog veka prinos je i dalje ostao konstantan cilj u stvaranju novih sorti, ali se oplemenjivanje proširilo i na druga svojstva, od kojih su veoma važna, prvenstveno kvalitet i otpornost na abiotičke i biotičke ograničavajuće činioce (Knežević i sar., 2007). Danas, glavne izazove za oplemenjivače pšenice i genetičare predstavljaju visok prinos zrna, otpornost na glavne bolesti pšenice (rđu, garež, glavnicu, fuzarioznu palež klasa), otpornost na abiotičke stresove (mraz, sušu, zaslanjenost zemljišta, toplotu), rano cvetanje i zrelost, odgovor na visoke doze đubriva. Za postizanje ovih ciljeva od ključne je važnosti (i) prepoznavanje problema okruženja koji utiče na rast i razvoj pšenice radi definisanja odgovarajućeg oplemenjivačkog programa i ciljeva, (ii) faza razvoja biljke pšenice u kojoj se određeni problem javlja i (iii) prisustvo genetičke raznovrsnosti u germplazmi (Mourad i sar., 2019).

Glavni ograničavajući faktor spoljašnje sredine koji globalno utiče na smanjenje produktivnosti pšenice jeste suša (Richard i sar., 2015). Podaci istraživanja objavljenih u periodu od 1980-2015. godine, pokazuju da je od 21% do 40% gubitka prinosa na globalnom nivou, kod pšenice i kukuruza, rezultat negativnih uticaja suše (Daryanto i sar., 2016). Suša je posledica klimatskih promena manifestovanih kroz globalno zagrevanje. Trend globalnog povećanja temperature se nastavlja, i očekuje se da će se globalna temperatura povećati za 1,8-4°C do kraja XXI veka (Devasirvatham i sar., 2016). Neke procene ukazuju da je 50% ukupne površine zasejane pšenicom godišnje u svetu, redovno pogođeno sušom (Pffeifer i sar., 2005). Prognoze nisu ohrabrujuće ukoliko se u obzir uzme sve veća učestalost i ozbiljnost posledica suše (Dodig i sar., 2015). Ozbiljna suša koja je pogodila Evropu, pa i Srbiju 2003. godine, sa ekonomskom štetom od 8,7 milijardi evra (EEA, 2010) ukazuje kakve bismo posledice mogli da očekujemo ukoliko bi klimatske promene vodile intenzivnijoj i učestalijoj pojavi suše širom Evrope (Schär i sar., 2004). Stoga je suša jedan od glavnih problema moderne poljoprivrede širom sveta, i jedan od najvažnijih faktora životne sredine koji utiču na rast, razvoj i proizvodnju useva (Hasanuzzaman i sar., 2012).

Tolerantnost na sušu je definisana kao sposobnost biljke da živi, raste i da se razmnožava u uslovima ograničene snabdevenosti vodom ili u uslovima kada se javlja stalni ili povremeni vodni deficit (Turner, 1979). Varijeteti tolerantni na sušu i visoke temperature potreba su današnjice, ako se u obzir uzme da je vode svakim danom sve manje (Hameed i sar., 2010). U Srbiji ne postoji strategija oplemenjivanja pšenice na tolerantnost prema suši, već je rad usmeren ka stvaranju visokoprinosa genotipova u optimalnim uslovima, koji se zatim pokazuju kao pogodni i za gajenje u uslovima suše (Dodig, 2004). Uticaj suše na razvoj biljaka i prinos useva zavisi od intenziteta suše i faze razvoja biljke u kojoj se ona javlja (Bayoumi i sar., 2008). Smatra se da je klijanje i rast klijanaca najkritičnija faza rasta za uspešno uspostavljanje useva naročito u uslovima vodnog stresa (Qayyum i sar., 2011). Tolerantnost na sušu u fazi klijanja veoma je važna jer nedostatak vlage u zemljištu u vreme setve može rezultirati sporim nicanjem klijanaca ili njihovom potpunom propadanjem, što će onda kasnije uticati na prinos (Mwale i sar., 2003). Uz to, pokazano je da je tolerantnost genotipova na sušu u fazi klijanaca u velikoj meri povezana sa tolerantnošću odraslih biljaka na sušu u poljskim uslovima (Khakwani i sar., 2012; Moud i Maghsoudi, 2008; Dodig i sar., 2015). Ocena germplazme pšenice u ranoj fazi razvika, u fazi klijanaca, može biti moćan alat u oplemenjivanju pšenice. Ova studija se upravo bazirala na oceni i selekciji germplazme pšenice u ranim fazama razvoja – od faze klijanaca 10 i 14 dana do faze kada je na biljkama u proseku bilo 10 listova.

Kao treći korak za uspešno oplemenjivanje Mourad i sar. (2019) navode genetičku raznovrsnost. Genetička raznovrsnost je od ključne važnosti naročito u tradicionalnom pristupu oplemenjivanju pšenice, gde se pribegava ukrštanju i naknadnoj selekciji. Izbor roditelja je prvi korak u programima oplemenjivanja biljaka ukrštanjem. Da bi se postigla korist od ukrštanja, da bi se ostvario željeni cilj, neophodna je genetička distanca između roditelja. Što je veća genetička udaljenost između roditelja, to se može očekivati potomstvo sa boljim željenim svojstvima u odnosu na roditelje, odnosno veći heterozis (Khodadadi i sar., 2011). Genetička raznovrsnost je ključ u postizanju napretka u oplemenjivanju sa ciljem povećanja prinosa i otpornosti na abiotičke stresne činioce (Bektas i sar., 2016).

2.2 Genotipska varijabilnost osobina korena

S'obzirom da korenov sistem apsorbuje i sprovodi vodu i hranljive materije iz tla neophodne za biljku, često predstavlja deo biljke od interesa u oplemenjivačkim programima u cilju poboljšanja produktivnosti useva (Stangoulis i Nguyen, 2019). Međutim, uloga koju osobine korena mogu igrati u povećanju prinosa još uvek nije u potpunosti istražena. Usled usmerene selekcije na prinos, u prošlom veku, atributi korena bili su potpuno zanemareni u programima oplemenjivanja (Siddiqui i sar., 2021). Osobine korena zanemarivane su usled poteškoća u selekciji kao i usled nerazumevanja strukture i funkcije korena (Waines i Ehdaie, 2007). Trenutne tehnike oplemenjivanja se uglavnom oslanjaju na selekciju za nadzemne delove biljke. Tačno je da se na taj način indirektno mogu birati i poželjne osobine korena, s'obzirom na njihove brojne i raznovrsne funkcije kao i povezanost sa nadzemnim delovima biljke. Međutim, oplemenjivački ciljevi, poput povećanja produktivnosti useva, mogu se bolje ispuniti ukoliko se direktno cilja na određene osobine korena. Identifikacija osobina korena nudi potencijal da se poveća prinos zrna, ne samo useva koji se uzgajaju pod ograničenim zemljišnim resursima, već i onih koji se uzgajaju u uslovima optimalne količine vode i hranljivih materija (Herrera i sar., 2012). Stoga bi se budući oplemenjivački programi trebali usredsrediti na pronalaženje i jačanje varijabilnosti korenovog sistema u cilju povećanja prinosa i održivosti (Siddiqui i sar., 2021). Primeri osobina korena koje mogu povećati potencijal za prinos prikazani su u Tabeli 1.

Karakteristike korenovog sistema su od suštinskog značaja jer pružaju informacije o zemljištu i resursima koji se nalaze u njemu (Manschadi i sar., 2008). Zbog veoma različitih uslova tla, korenovi sistemi moraju da odgovore na širok spektar fizičkih, hemijskih i bioloških činioaca. Sve to rezultira u prostornim i vremenskim varijacijama korenovih sistema. Kod biljke pšenice razvijaju se dve vrste korenova: seminalni, koji se razvijaju iz semena i adventivni ili nodalni, koji se razvijaju nakon klijanja. Pri klijanju, prvo formirani primarni koren puca kroz koleorizu, pri čemu ga prati nicanje četiri ili pet bočnih seminalnih korenova. Oni mogu narasti i do 2 m u dubinu, pružajući biljci potporu dok se ne pojave adventivni korenovi, koji pomažu pričvršćivanju biljke za tlo. Adventivni korenovi se obično javljaju pri razvoju izdanaka, pri pojavi četvrtog lista, deblji su i niču više ili manje horizontalno (Kirby, 2002). Za definisanje korenovih sistema koriste se morfološke osobine i osobine arhitekture korenovog sistema (engl. The root system architecture – RSA). Morfologija korena odnosi se na osobine glavne korenske ose, uključujući i korenske dlačice, prečnik korena i kortikalno starenje, dok se RSA odnosi na ceo korenov sistem, uključujući ugao rasta korena i topološka svojstva koja opisuju način grananja. Uzimajući u obzir poteškoće u selekciji uobičajenih osobina korena usled njegove nedostupnosti u zemljištu, velike fenotipske plastičnosti osobina korena kao odgovor na različite uslove zemljišta, osobine RSA koje su izražene u ranim fazama razvića i koje determinišu rast i funkcionisanje zrelog korenovog sistema mogu biti mnogo bolji kriterijum za selekciju u programima oplemenjivanja pšenice (Manschadi i sar., 2008).

Tabela 1. Osobine korena koje mogu povećati potencijal za prinos (Palta i sar. 2011; Richards i sar. 2007)

Osobina	Mehanizam	Referenca
Otpornost na aluminijum	Malat ispušten iz vrha korena štiti meristem	Fischer i Scott (1987); Sasaki i sar. (2006)
Otpornost na žitnu cistu nematoda	Zaustavlja infekciju nematodama	Ogbonnaya i sar. (2001)
Otpornost na truljenje korena	Zaustavlja infekciju <i>Rhizoctonia solani</i>	Okubara i sar. (2009)
Bakterijska otpornost	Bakterijske populacije u rizosferi korena različitih genotipova i specifičnih populacija suzbijaju bolesti koje se prenose zemljištem	Neal i sar. (1973); Miller i sar. (1979); Mazzola i sar. (1994)
Dubina korenova	Veća gustina korena u dubokim slojevima zemljišta povećava usvajanje vode	Hurd (1968, 1974); Obrien (1979); Manske i Vlek (2002)
Preraspodela korenova	Veća gustina korena u dubokim slojevima zemljišta nije povezana sa većim sveukupnim usvajanjem iz zemljišta	Reynolds i sar. (2007)
Ugao seminalnih korenova	Usvajanje vode iz dubokih slojeva zemljišta	Nakamoto i Oyanagi (1994)
Veći međucelijski prostor korenskog tkiva	Redukuje se metabolizam korenskog tkiva i čuva energija za ulaganje u zrno	Zhu i sar. (2010)
Manji prečnik ksilemskih elemenata seminalnih korenova	Čuva se voda za fazu cvetanja i nalivanja zrna	Richards i Passioura (1989)
Povećano izduživanje korena	Povećava usvajanje fosfora	Gahoonia i Nielsen (2004)
Slab gravitropizam korena	Plića distribucija korena povećava usvajanje fosfora	Liao i sar. (2004)
Povećana ekspresija gena koji determinišu sintezu alanina	Azot u aminokiselini alalinu postaje biljci dostupan	Garnett i sar. (2009)

Postoje široko rasprostranjeni dokazi o genotipskoj varijabilnosti osobina korenovog sistema mnogih vrsta useva. Genotipska varijabilnost osobina korena uočena je kod hlebne pšenice, tvrde pšenice, ječma i kukuruza (Herrera i sar., 2012). Kod pšenice genotipska varijabilnost podrazumeva razlike između genotipova u sposobnosti da brzo uspostave dubok korenov sistem (Sidiqqe i sar., 1990), u gustini korena (Mian i sar., 1994), u rastu korena nakon cvetanja (Ford i sar., 2006), kao i u ukupnom broju korenova (Box i Johnson, 1987) i broju seminalnih korenova (Robertson i sar.,

1979). Takođe, utvrđeno je da je odnos koren/stablo visoko genetički determinisan (Sadhu i Bhaduri, 1984).

2.3 Osobine korena povezane sa tolerantnošću na sušu

Davne 1969. godine Kramer je utvrdio da su duboki korenovi sistemi, široko distribuirani u tlu i razgranati, presudni za otpornost na sušu. Dubina i način grananja korenovih sistema prepoznati su kao ključne komponente koje omogućavaju biljkama dostupnost vodi u tlu (Blum, 2011; Fenta i sar., 2014). Genotipovi pšenice sa manjim bočnim grananjem i većom dubinom korena mogu pristupiti većoj količini vode uskladištenoj u dubljim slojevima zemljišta (Ludlow i Muchow, 1990; Boyer, 1996) naročito kasno u toku sezone (Manschadi i sar., 2006; Kirkegaard i sar., 2007), čime se može doprineti većim prinosima (Manschadi i sar., 2006; Reynolds i sar., 2007) jer se ova voda prvenstveno koristi za nalivanje zrna, čime se povećava žetveni indeks i prinos (Passioura i Angus, 2010). Takve osobine korena veoma su poželjne u sistemima koji se napajaju kišom, naročito u regionima gde se usevi uglavnom oslanjaju na uskladištenu vlagu u dubini zemljišta, poput onih u Australiji, Indiji, Južnoj Americi i Africi (Richard i sar., 2015). Plitak, a širok korenov sistem omogućava usvajanje vode iz plićih slojeva zemljišta u vreme kada se jave povremene padavine u prolećnom delu vegetacije, poput onih na području jugo-istočne Evrope. Lopes i Reynolds (2010) su pokazali da su razlike u dubini korena koje su postojale između bliskih izogenih linija pšenice zapravo superiorne adaptacije na sušu. Ono što je takođe važno spomenuti, a što su u svom radu Narayanan i sar. (2014) pokazali, jeste da geografsko poreklo genotipa pšenice značajno utiče na dubinu ukorenjavanja. Oni su proučavajući nekoliko uzoraka germplazme jare pšenice utvrdili da je geografsko područje sa kog su sakupljeni genotipovi imalo značajan uticaj na dubinu ukorenjavanja. Proučavani genotipovi pšenice poreklom iz Australije, Mediterana i zapadne Azije imali su veću dubinu ukorenjavanja u poređenju sa genotipovima sakupljenim u južnoj Aziji, Latinskoj Americi, Meksiku i Kanadi. Veća dubina korena pripisuje se adaptivnim osobinama korena uzgajanim u relativno sušnijim oblastima. Profili adaptacija domestikovanih biljaka vrlo dobro odražavaju njihov region porekla (Jones i sar., 2008). Lynch i sar. (2014) ukazuju da duboko ukorenjeni, tanji korenovi sistemi, imaju veći potencijal prilagođavanja suvim zemljištima sa ograničenom količinom vode, u odnosu na deblje ili plitke korenove sisteme. Ugao korena se smatra važnom adaptivnom osobinom koja određuje vertikalnu i horizontalnu distribuciju korena u tlu (Christopher i sar., 2013). Ugao korena je usko povezan sa dubokim ukorenjavanjem kod pšenice (Slack i sar., 2018). Uži uglovi korena mogu da smanje energiju koja se troši tokom prodiranja korena u dublje slojeve tla, radi optimizacije unosa vode u uslovima smanjenih padavina (Wasson i sar., 2012; Meister i sar., 2014). Nakamoto i Oyanagi (1994) su pronašli genotipsku varijabilnost dubine korena i ugla rasta seminalnih korenova kod japanske germplazme pšenice. Utvrdili su da duboko ukorenjeni genotipovi imaju uži ugao rasta seminalnih korenova, dok genotipovi sa plićim korenovim sistemom imaju seminalne korenove koji rastu više u širinu. Uži ugao seminalnih korenova i njihov veći broj kod klijanaca pšenice povezani su sa kompaktnijim korenovim sistemom sa više korenova u dubini. Rich i sar. (2020) u svom radu polaze upravo od pretpostavke da genotipovi klijanaca sa užim uglom rasta i bržim ranim porastom korena rezultiraju dubljim korenovima, bržom penetracijom korena i većom ukupnom dužinom korena, dok klijaneci sa širim uglom rasta i sporijim ranim porastom korena rezultiraju plićim korenovima, sporijom penetracijom kroz zemljište i manjom ukupnom dužinom korena. Uzak ugao seminalnih korenova i njihov veći broj predstavljaju referentne osobine za selekciju u ranim fazama rasta pšenice u oplemenjivačkim programima (Richard i sar., 2015).

U istraživanjima na polju utvrđeno je da je većina genotipova tolerantnih na sušu imala veću gustinu korena u odnosu na genotipove osetljive na sušu (Manske i Vlek, 2002). Veća masa i gustina korena poboljšavaju komponente prinosa povećanjem brzine unosa vode kada podzemni slojevi imaju ograničenu količinu vode (Fang i sar., 2017). Ukupna dužina korena je takođe osobina koja je povezana sa tolerantnošću na sušu jer utiče na raspodelu korenova u zemljištu i količinu usvojene vode (Manschadi i sar., 2006). Dakle, usevi koji imaju veće izduživanje primarnog korena, manje bočno grananje, odnosno uži ugao i veliki broj korenskih dlačica mogu lakše da pristupe vodi iz dubokih slojeva zemljišta u uslovima nedostatka vode (Wasson i sar., 2012; Akman i Topal, 2014; Lynch i sar., 2014). Osobina koja takođe doprinosi većoj tolerantnosti na sušu jeste površina korena, koja predstavlja ukupnu površinu korenovog sistema koja je u kontaktu sa zemljištem (Wasson i sar., 2012). Još jedan od načina da se smanji odavanje vode je da se genetski produži trajanje vegetativnog perioda uz zadržavanje perioda cvetanja usled mraza, a onda i suše, kasnije u toku sezone (Richards i sar., 2007). Ono što usevima žitarica pomaže u prevazilaženju stresnih uslova usled suše, jeste velika fenotipska plastičnost osobina korena (Kadam i sar. 2017). U uslovima suše, plastičnost različitih osobina korena, kao što su gustina korena i ukupna dužina korena doprineli su većoj biomasi izdanaka, većem usvajanju vode kao i efikasnijoj fotosintezi (Kano-Nakata i sar., 2011, 2013).

Ayalew i sar. (2015) ukazuju da poboljšanje tolerantnosti na sušu u fazi klijanaca može imati dvostruku korist. Prva i direktna korist je uspostavljanje useva kroz tolerisanje rane sezonske suše, koja se javlja ubrzo nakon uspešnog klijanja. Druga prednost je ta što tolerantnost na stres izazvan nedostatkom vode u ranoj fazi razvića može biti pokazatelj tolerantnosti u kasnijim fazama rasta. Međutim, mnogi istraživači ukazuju da treba biti oprezan u ekstrapolaciji rezultata u ranoj fazi rasta na kasnije stadijume, ukoliko se oni ne testiraju i dokažu na terenu.

2.4 Metode za proučavanje korenovog sistema

Iako je pokazano da postoje genotipske razlike u osobinama korena, do danas su se te razlike retko koristile u programima oplemenjivanja. Gregori i sar. (2009) su to pripisali poteškoći merenja osobina korena kao i velikom broju biljaka koje su potrebne za takav poduhvat. Korenove sisteme je suštinski teško proučavati usled njihovog podzemnog položaja, složenosti njihove interakcije sa okolinom i raznovrsnosti njihove funkcije. I pored toga, postoji čitav niz razvijenih metodologija za proučavanje osobina korena, kako na polju tako i laboratorijskih. Neumman i sar. (2009) navode sledeće moguće metode za proučavanje osobina korenovih sistema, svaka sa svojim prednostima i nedostacima: monoliti, zemljišna jezgra, mrežaste vreće, dvodimenzionalni (2D) rizotroni, metoda rovova, optički skeneri, minirizotroni, metoda električne kapacitivnosti, prodirujući radar, tomografija x-zracima, γ -zracima, toplotno neutronska tomografija i tomografija magnetnom rezonancom. Merenje osobina korena kod velikog broja genotipova je otežano jer obično zahteva proučavanje velikog broja biljaka. Do danas je većina pokušaja sprovedena na mladim biljakama uzgajanim na homogenim veštačkim supstratima (Herrera i sar., 2012). Proučavanje broja korenova i osobina kao što su prisustvo korenskih dlačica, kod velikog broja genotipova, moguće je njihovim uzgajanjem u hidroponskim sistemima (Chen i sar., 2011), na navlaženim filter papirima (Hund i sar., 2009), u Petri kutijama (Bengough i sar., 2004) ili u 2D rizotronima malih veličina u kombinaciji sa tehnikama obrade fotografija (Devienne-Barret i sar., 2006). Herrera i sar. (2012) navode da su zemljišna jezgra i minirizotroni metode koje se najčešće koriste za ispitivanja na polju. Međutim, ocena osobina zrelih korenovih sistema u dubini na polju je moguća, ali je ograničena vremenom potrebnim pšenici da sazri i snažnim uticajem fizičko-hemijskih uslova tla na

fenotip zrelog korena (Manschadi i sar., 2006; Wasson i sar., 2012). Takođe, pristupačne i tačne direktne i indirektno metode merenja osobina korena na polju su još uvek u razvoju (Slack i sar., 2018, Preprint; Li i sar., 2019). Metode koje se oslanjaju na hidroponiku, navlažene filter papire i Petri kutije uglavnom su korišćene za merenje osobina korena u kontrolisanim uslovima (Herrera i sar., 2012). Ove metode daju dragocene informacije o osobinama kao što su broj seminalnih korenova i ugao rasta korena. Za osobine sa većom fenotipskom plastičnošću poput dužine korena, metode koje koriste veštačke podloge možda neće adekvatno prikazati rast korena u zemljištu ili isti redosled rangiranja genotipova. Ispitivanja korena koje se izvode u laboratoriji su lakša za izvođenje i zahtevaju manje vremena u odnosu na metode u polju. Takođe, merenje korena ima tendenciju da bude preciznije i ponovljivije jer se biljke gaje u homogenijem okruženju u poređenju sa uslovima na polju (Richard i sar., 2015).

Razvoj metoda za ocenu osobina korenova u fazi klijanaca u kontrolisanim uslovima pruža priliku da se bar delimično prevaziđe nedostatak metodologije na terenu (Richards i sar., 2010; Wasson i sar., 2012; Watt i sar., 2013). Takođe, korenovi sistemi nakon faza klijanaca i mladih biljaka su preveliki za većinu laboratorijskih posuda i stakleničkih objekata (Rich i sar., 2020). Neke od predloženih metoda kao dobre kriterijume za selekciju u fazi klijanaca ubrajale su: relativnu količinu vode u listovima, rani vigor klijanaca, dužinu korena i stabla (Hameed i sar., 2010). Selekcija genotipova pšenice na bazi osobina klijanaca je lakša, jeftinija i manje zahtevna od selekcije u kasnijim fazama razvoja biljke. Da bismo adekvatno analizirali korenove sisteme, fenotipovi klijanaca trebalo bi da budu povezani sa arhitekturom korena u kasnijim fazama razvoja i pokazateljima na terenu, uprkos svim uticajima spoljašnje sredine. Brojne studije ukazuju na povezanost osobina rasta korena klijanaca pšenice izmerenih u kontrolisanim uslovima i prinosa i drugih agronomskih pokazatelja učinka na terenu. Neke od osobina korena iz kontrolisanog okruženja se direktno povezuju sa osobinama korena zrelih biljaka na terenu, naročito one koje se odnose na usvajanje vode (Rich i sar., 2020). Watt i sar. (2013) su merili osobine primarnog korena klijanaca u urolanim papirima za naklijavanje i upoređivali ih sa dubinom korenovog sistema u polju kada su biljke imale dva ili pet listova na glavnom stablu, plus u fazi cvetanja. Pronađene su značajne pozitivne korelacije između osobina klijanaca i korenova na polju u ranijim fazama rasta. Međutim, nije postojala pozitivna korelacija između klijanaca u polju i zrelih biljaka u polju, što pokazuje da je starost biljke važan faktor u odnosima kontrolisani uslovi - polje. Oyanagi i sar. (1993) su proučavali vezu između ugla rasta primarnog korena u fazi klijanaca starosti sedam dana, gajenih u mrežastim vrećama u saksijama, i dubine korena u polju u fazi izduživanja stabla. Otkrili su značajnu pozitivnu korelaciju: klijaneci koji su imali uži ugao rasta primarnog korena, imali su dublji korenov sistem u polju, dok su klijaneci sa širim uglom rasta imali plići korenov sistem.

2.4.1 Metode proučavanja korenovog sistema korišćene u radu

Predložene su različite metode za ocenu genotipova pšenice u fazi kljanaca u cilju stvaranja sorti otpornih na sušu kao što su: metoda urolanih, navlaženih filter papira (Watt i sar., 2013), metoda saksija i rizotrona napunjenih zemljom, ili metode koje ne koriste zemlju već veštačke supstrate poput hidroponike, aeroponike i agar gel sistema (Chen i sar., 2015). Hidroponika je metoda uzgajanja biljaka u vodenom rastvoru mineralnih hranljivih sastojaka, bez zemljišta (Bhattarai i sar., 2008; Sardare i Admane, 2013). U hidroponima su sve osnovne hranljive materije neophodne za normalan rast i razvoj biljaka obezbeđene u obliku rastvora. Rastvor se dovodi u direktan kontakt sa korenovima biljaka. Kod većine biljaka 20-50% ukupne težine čine korenovi. U nekim slučajevima kada su biljke izložene stresu usled nedostatka vode, čak 90% biljne biomase je u korenu. Sa druge strane, kod biljaka koje se gaje u hidroponima sa odgovarajućom količinom

vode i azota, samo 3-5% biljne biomase čine korenovi. Tako u programima ukrštanja roditeljskih linija, ovakav metod uzgajanja može imati prednosti u odnosu na metod uzgajanja biljaka u tlu (Pandey i sar., 2018).

Hidroponsko uzgajanje biljaka je široko korišćena metoda u istraživanjima klijanaca usled niza pogodnosti. Jeftin, visokopropusni hidroponski sistem koji štedi prostor nudi prednost uzgajanja velikog broja biljaka pod ujednačenim uslovima sredine. Ovaj sistem gajenja prevazilazi dugogodišnji nerešeni problem fenotipizacije velikog broja genotipova za osobine korena u polju (Chen i sar., 2015). Merenje osobina klijanaca u hidroponskoj kulturi eliminiše mogućnost kontaminacije zemljišta kao i gubitak delova korena tokom pranja biljaka gajenih u zemljištu (Chen i sar., 2011). Chen i sar. (2011) navode da hidroponska kultura ima potencijal za proučavanje odgovora korena i fenotipske plastičnosti u morfološkim i fiziološkim reakcijama na različite količine vode i hranljivih sastojaka koje se mogu lako menjati. Takođe nudi mogućnost izlaganja biljaka abiotičkim stresovima (kiselost, zaslanjenost, suša, deficit hranljivih materija, toksičnost elemenata, itd.) čija je procena uticaja u polju obično prilično teška zbog promenljivosti okoline koja utiče na intenzitet stresa. Liu i sar. (2017) su u svom radu kao prednost hidroponskog uzgajanja naveli da je ustanovljena veća fenotipska varijabilnost osobina korena, naročito osobina RSA, u odnosu na druge metode uzgajanja u kontrolisanim uslovima poput urolanih filter papira. U odnosu na laboratorijsku metodu koja se takođe koristi za brzu i jednostavnu fenotipizaciju osobina korena, a koja koristi agar gel za uzgajanje umesto hranljivog rastvora, hidroponski sistem prevazilazi nedostatke navedene metode: biljke u agaru nailaze na otpor koji agar pruža, sličan onom u zemljištu, te je korenovim sistemima potrebna odgovarajuća strukturna podrška; drugo, agar, iako čvrst poput tla, nema pore poput onih u tlu, što može usporiti rast korena. U hranljivom rastvoru korenovi biljaka slobodno rastu bez otpora sredine i imaju više prostora za rast (McGrail i sar., 2020).

Selekcija genotipova pšenice za otpornost na sušu u fazi klijanaca može se izvršiti upotrebom hemijskog jedinjenja – polietilen-glikola (PEG 6000). Polietilen-glikol ($\text{HO-CH}_2\text{-(CH}_2\text{-O-CH}_2\text{)}_n\text{-CH}_2\text{-OH}$), je polietarsko jedinjenje koje se dobija polimerizacijom etilen oksida sa vodom, monoetilen-glikolom ili dietilen-glikolom uz alkalnu katalizu. Najznačajnije svojstvo PEG-a je rastvorljivost u vodi, što ga čini prikladnim za bezbroj različitih upotreba (Špoljarević i sar., 2014). Molekuli PEG-6000 imaju veliku molekulsku masu, $M_r \geq 6000$; inertni su, ne-jonski i praktično nepropusni lanci koji se često koriste za uzrokovanje vodnog stresa bez izazivanja direktnih fizioloških oštećenja (Lu i Neuman, 1998; Kulkarni i Deshpande, 2007). Lagerwerff i sar. (1961) su pokazali da se PEG može koristiti za modifikovanje osmotskog potencijala hranljivog rastvora i da se na taj način indukuje vodni deficit biljke, na relativno kontrolisan način. Molekuli PEG-a su dovoljno mali da utiču na osmotski potencijal rastvora ali dovoljno veliki da ih biljka ne apsorbuje i da ne prodiru brzo u netaknuta biljna tkiva (Carpita i sar., 1979). Pošto PEG smanjuje potencijal vode u medijumu, odnosno povećava osmotski potencijal, voda izlazi iz ćelije (Bayoumi i sar., 2008). Na taj način PEG imitira suvo tlo i to mnogo više nego rastvori manje molekulske mase koji prodiru u ćelijski zid sa rastvorenim supstancama (Veslues i sar., 1998). Primena PEG-a u hidroponskom rastvoru izaziva osmotski stres, što rezultira promenama vodnog statusa tkiva i smanjenjem rasta biljaka i proizvodnje biomase (Kicheva i sar., 1994; Grzesiak i sar., 2003). Osmotski stres dovodi do fiziološke disfunkcije uzrokovane iznenadnom promenom koncentracije rastvorene supstance oko ćelija, utičući tako na morfološke osobine kao što su dužina korena, suva masa korena i odnos koren-stablo (Rauf i sar., 2007). Pokazano je da su se u uslovima osmotskog stresa smanjili rast korena i veličina apikalnog meristema korena, uz prevremenu diferencijaciju ćelija, bez uticaja na morfologiju matičnih ćelija (Cajero-Sanchez i sar., 2019). U istraživanju Dhanda i sar. (2004) navodi se da osmotski stres smanjuje procenat klijavosti, indeks vigora semena, dužinu koleoptila, dužinu korena i izdanka i stabilnost osmotske membrane, te na taj način sprečava rast biljke. Robin i sar. (2015) ukazuju da osmotski stres dovodi i do smanjenja dužine, gustine i prečnika korenskih dlačica, čime se smanjuje apsorpciona površina korena.

2.5 Rani porast

Ranija istraživanja ukazala su na značaj rane bujnosti ili ranog porasta (eng. early vigour), osobine koja je definisana kao snažni porast izdanaka i korenova u ranim fazama razvoja biljke (Liao i sar., 2004; An i sar., 2006). Međutim, procena rane bujnosti uglavnom se zasnivala na osobinama izdanaka, a ne korenova (Richards i Lukacs, 2002). Korišćenje genotipske varijabilnosti osobina korena se predlaže kao perspektivan pristup poboljšanju usvajanja i korišćenja hranljivih materija i vode, kao i osobina tolerantnosti na sušu i na nedostatak hranljivih materija (Bishopp i Lynch, 2015). Jače razvijen korenov sistem omogućuje kasnije u toku sezone pri pojavi suše usvajanje vode iz dubljih, vlažnijih slojeva zemljišta. Istraživanja na pšenici, kukuruzu i pasulju istakla su značajnost veze između rasta izdanaka i osobina korena, naročito u uslovima nedostatka vode i hranljivih materija (Figuroa-Bustos i sar., 2018; Chen i sar., 2020; Gao i Lynch, 2016; Zhan i Lynch, 2015). Biljke sa bolje razvijenim korenovim sistemom uglavnom su imale i bolji nadzemni porast, što predstavlja prednost jer se odabiranjem biljaka sa boljim nadzemnim porastom mogu indirektno birati i favorizovati atributi korenovog sistema. Usled jakih funkcionalnih veza između nadzemnih i podzemnih delova biljaka, potrebno je fokusirati se i na osobine korena i na osobine stabla tokom ranih faza rasta (Liu i sar., 2021), u cilju povećanja produktivnosti useva.

Brojni morfološki faktori umerene do visoke nasledljivosti doprinose povećanju rane bujnosti pšenice (Rebetzke i sar., 2008). Fenotipske razlike u ranoj bujnosti pšenice uglavnom su povezane sa razlikama u veličini zrna (embriona), brzini nicanja klijanaca, dimenzijama lista (širina lista, dužina lista, specifična površina lista), dužini koleoptila kao i u stvaranju koleoptila izdanaka (Richards i Lukacs, 2002). Rani porast kod pšenice može se poboljšati odabirom veće veličine zrna, ali se mnogo češće biraju osobine listova, poput maksimalne širine raširenog trećeg lista, osobine za koju je pokazano da je u korelaciji sa ukupnom površinom listova klijanaca (Zhang i sar., 2015). Širina lista je važna komponenta rasta lisne površine koja se zbog svoje visoke genetičke determinisanosti može koristiti kao kriterijum za selekciju u oplemenjivanju sa ciljem veće rane bujnosti pšenice (Rebetzke i Richards, 1999; Rebetzke i sar., 2004). Povećanjem širine listova, povećava se i površina listova (López-Castañeda i sar., 1996). Brži razvoj listova i veća lisna površina omogućuje zaklapanje sklopa listova čime se: smanjuje isparavanje vode iz zemljišta direktno ispod sklopa listova biljaka i čuva vlaga za kasnije faze razvića (Botwright i sar., 2002); omogućuje hlađenje biljke što rezultira većom efikasnošću transpiracije. Kada se ove dve prednosti posmatraju zajedno, brži rani porast i razvoj lisne površine, može da poveća sezonsku iskoristljivost vode za čak 25%, što će uticati na povećanje ukupne biomase useva i prinos zrna (Rebetzke i Richards, 1999). Brži rani porast smanjuje dostupnost svetlosti na površini tla i suzbija rast korova (Duan i sar., 2016), a samim tim može se smanjiti upotreba herbicida (Coleman i sar., 2001).

Rani porast je genetski složena osobina (Moore and Rebetzke, 2015). Uprkos umerenoj nasledljivosti, na sve navedene osobine utiču jake kovarijante sredine kroz materinski efekat kao i potencijalno značajna interakcija genotip x spoljašnja sredina (G x E), (Rebetzke, 2008). Eksperimentalni pristupi koji za cilj imaju razumevanje interakcije genotip x spoljašnja sredina kao i upravljanja procesima u životnoj sredini, skupi su i dugotrajni usled vremena koje je potrebno za proučavanje dugoročnih klimatskih faktora. Postoje mogućnosti za istraživanje efekta rane bujnosti kroz procesno modeliranje useva koje integriše fiziologiju useva, klimu i uslove tla i njihov uticaj na rast i prinos useva. Takvi pristupi omogućavaju brzu procenu značaja rane bujnosti u različitim klimatskim, edafskim i agrotehničkim uslovima (Zhao i sar., 2019).

2.6 Uzajamno dejstvo osobina korena i izdanaka u povećanju prinosa i održivosti useva u sušnim uslovima

Koren i stablo su dve osnovne ose kojima se biljka razvija. Iako se korenovi sistemi i izdanci razvijaju i rastu na različitim pozicijama, ispod i iznad tla, postoji aktivna veza između ova dva organa koja određuju specifičnu biljnu arhitekturu (Siddiqui i sar., 2021). Na biomasu izdanaka u velikoj meri utiču faktori spoljašnje sredine, poput fotoperioda, kiše, temperature. Takođe, korenovi pokazuju veliku fenotipsku plastičnost u odgovorima na raspoloživu vlagu i hranljive materije u zemljištu, kao i u njihovoj interakciji sa biotom u rizosferi (Zhu i sar., 2011; Chen i sar., 2019). Koren, stablo, i faktori spoljašnje sredine, zajedno utiču na stvaranje adaptivnog odgovora biljke usled stresnih činioca spoljašnje sredine, uključujući i stres izazvan sušom (Jia i Zhang, 2008). Zanimljivo je da se rast izdanaka smanjuje u uslovima suše, ali se rast korena nastavlja kroz preraspodelu osnovnih zaliha iz izdanaka, putem hemijskog i hidrauličnog prenosa signala na velike daljine (Davies i sar., 2002; Schachtman i Goodger, 2008).

Istraživanja na pšenici pokazala su značajnu pozitivnu korelaciju između osobina korena i stabla. Odnos suve mase korena i suve mase stabla, kao i biomase korena i biomase stabla u ovim istraživanjima bio je visoko pozitivno korelisan (Narayanan i sar., 2014; Bektas i sar., 2016; Chen i sar., 2020). U radu Figueroa-Bustos i sar. (2018) većina genotipova sa bolje razvijenim korenovim sistemom imala je i bolji nadzemni porast. Oni ukazuju da su genotipovi sa bolje razvijenim korenovim sistemom (veća dužina korena, biomasa korena, grananje korena i deblji korenovi) proizveli za 25% veću lisnu površinu i biomasu listova, u odnosu na genotipove sa slabije razvijenim korenovim sistemom. Ovo je verovatno posledica većeg nivoa fotosinteze, kako bi se obezbedila potreba korenovog sistema za fotosintetskim asimilatima. Veličina korenovog sistema pšenice je verovatno povezana sa količinom fotosintetskih asimilata koji dospevaju u koren. Narayanan i sar. (2014) takođe navode da je povećan unos resursa postignut bolje razvijenim korenovim sistemom mogao doprineti povećanju mase stabla. Za uzvrat, veća količina fotosintetskih asimilata kao rezultat povećanog rasta stabla dospeva do korena koji onda povećavaju svoju masu. Tako je odabiranjem biljaka sa boljim nadzemnim porastom moguće predvideti i bolji razvoj korenovog sistema.

Bolji nadzemni porast je bitan za razvoj i primarnog i bočnih korenova. Bočni korenovi su veoma značajni u usvajanju vode iz tla, jer čine da veća količina usvojene vode dospeva do izdanaka, što onda rezultira boljim nadzemnim porastom. Jedno od istraživanja (Knipfer i Fricke, 2011) rađenih na ječmu (*Hordeum vulgare* L.), pokazalo je da su bočni korenovi doprinosili sa 92% ukupnom usvajanju vode. Razvoj svakog izdanaka posledično povećava broj nodalnih korenova pod zemljom, usled njihovog položaja blizu površine tla. Razvoj nodalnih korenova zauzvrat poboljšava unos vode i hranljivih sastojaka, kao i povoljnu razmenu gasova, što olakšava razvoj novih izdanaka i njihov rast (Naz i sar., 2014). Još uvek je u velikoj meri nepoznato da li izdanci olakšavaju razvoj novih nodalnih korenova, ili povećanje ukorenjavanja pozitivno utiče na pojavu izdanaka i dodatnih pozitivnih osobina. Odgovor na ovo pitanje je od suštinske važnosti u razumevanju uzajamnog delovanja osobina korena i stabla, kako bi se razvile poželjne biljne arhitekture žitarica i iskoristila potencijalna pozitivna genetska povezanost kao i interakcija sa spoljašnjom sredinom u cilju povećanja prinosa i održivosti (Siddiqui i sar., 2021).

3. NAUČNI CILJ ISTRAŽIVANJA

3.1 Ciljevi istraživanja

1. Odabir “najboljih” genotipova za osobine korena i stabla klijanaca hlebne pšenice radi daljeg ukrštanja u cilju dobijanja potomstva sa poželjnim karakteristikama korena i stabla.
2. Ocena nivoa tolerantnosti izabranih roditeljskih genotipova i njihovog F1 potomstva na simulirani osmotski stres u ranoj fazi razvića, u fazi klijanaca.
3. Potvrda rezultata dobijenih u fazi klijanaca u hidroponskim uslovima, gajenjem biljaka u realnijim uslovima sredine za koren (zemljište) do faze 10 listova, kada se obično vrši ocena ranog porasta biljaka.
4. Utvrđivanje kombinacija genotipova koje daju najbolje heterotično potomstvo – sa boljim ranim porastom korena i stabla i sa tolerantnošću na sušu u cilju njihovog uključivanja u dalji proces selekcije i eventualnog razvoja komercijalnih linija.

3.2 Osnovne hipoteze

Osnovne hipoteze od kojih se polazi u cilju ostvarivanja postavljenih ciljeva su da:

1. Kod ispitivanih genotipova hlebne pšenice iz različitih delova sveta i/ili različitih oplemenjivačkih programa postoji značajna genetička varijabilnost ispitivanih osobina korena i stabla.

2. Osobine korena i stabla su pozitivno korelisane, te će se odabirom biljaka sa bolje razvijenim nadzemnim delom birati i genotipovi sa bolje razvijenim korenovim sistemom.

3. Genotipovi sa bolje razvijenim korenovim sistemom tolerantniji su na sušu u početnim fazama razvoja – oni sa dužim korenom, više distribuiranim u zemljištu, veće gustine i površine.

4. Duži korenovi sistemi sa užim uglom rasta bočnih korenova omogućavaju usvajanje nakupljene vode iz dubljih slojeva zemljišta, izbegavajući sušni period kasnije u toku sezone. Sa druge strane, kraći, a širi korenovi sistemi su više prilagođeni usvajanju vode iz plićih slojeva zemljišta i omogućavaju usvajanje samo kada se jave povremene padavine u toku sezone.

5. Ukrštanjem roditeljskih genotipova sa različitim osobinama korena i stabla može se očekivati heterotično potomstvo.

4. MATERIJAL I METODE RADA

4.1 Biljni materijal

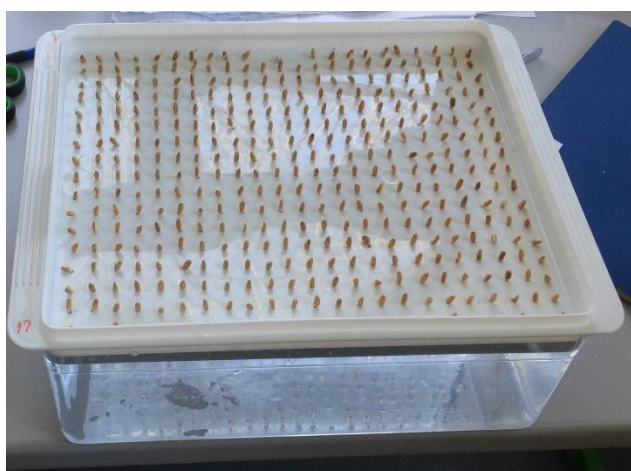
Za istraživanje je odabran 101 genotip hlebne pšenice (*Triticum aestivum* L.) iz kolekcije Instituta za kukuruz "Zemun polje". Ispitivani genotipovi su poreklom iz Srbije, regiona i različitih delova sveta. Naziv/oznaka genotipova korišćenih u istraživanju i zemlja porekla prikazani su u Tabeli 2.

Tabela 2. Naziv/oznaka i zemlja (oznaka prema www.fao.org/countryprofiles) porekla genotipova korišćenih u istraživanju

Aleksandra – SRB	Kite – AUS	Triple dirk S – AUS
Alinea – FRA	L 1 – HUN	U-1 – HRV
Andino – FRA	L. Inia – CHL	UPI 301 – IND
Apache – FRA	L1/91 – SRB	Vesna – SRB
Aurelia – SRB	Lepoklasa – SRB	Viktorija – SRB
Avalon – GBR	Levante – ITA	Vireo "S" – MEX
Benni multifloret - USA	Liangxing 66 – CHN	WWBMC2 – USA
Bezostaja – RUS	Liangxing 77 – CHN	Yamhill – USA
BG Carica – SRB	LM 30 – CHN	Yannong 15 – CHN
BG Merkur – SRB	LM 31 – CHN	Yannong 24 – CHN
BG Vitka – SRB	LM 33 – CHN	Yecora – MEX
Brigant – GBR	LM 35 – CHN	Z. Rosa – SRB
Cajeme – MEX	LM 36 – CHN	ZGKT 159/82 – HRV
CHI-4 – CHN	LM 37 – CHN	ZP AU 11 – MKD
Ching Chng 6 - CHN	Lt 6/1 – SVN	ZP AU 12 – MKD
Chris – USA	Lumai 23 – CHN	ZP AU 13 – MKD
CT 62 – SVN	Mexico 3 – MEX	ZP AU 19 – MKD
Ct 87 – SVN	Mironovska 808 – RUS	ZP AU 20 (Balkania) – MKD
Dika – SRB	MV-Ilona – HUN	ZP Belija – SRB
Donska semi-dwarf – RUS	NS 40S – SRB	ZP Oka – SRB
Esperia – ITA	NS 46/90 – SRB	ZP Xt 810.11 – SVN
Euklid – FRA	NS 74/95 – SRB	ZP Xt 85.1 – SVN
Eurofit – AUT	Oasis – MEX	ZP Xt 86.1/21 – SVN
Evropa 90 – SRB	Peking 11 – CHN	ZP Xt 88.5/2 – SVN
Florida – USA	Phoenix – USA	ZP Xt 88.86 – SVN
Graindor – FRA	PKB Arena – SRB	ZP Xt 9.23 – SVN
Highbury – GBR	PKB Mlinarka – SRB	ZP Xt 9.24 – SVN
Ingenio – FRA	PKB Ratarica – SRB	ZP Xt 9.26 – SVN
Inia – MEX	PKB Talas – SRB	ZP Xt 9.27 – SVN
Jimai 22 – CHN	PKB Vizeljka – SRB	ZP Xt 9.28 – SVN
Kazahstan 19 - KAZ	Pobeda – SRB	ZP Zlatna – SRB
Kazahstan 20 - KAZ	Renesansa – SRB	Zvezdana – SRB
Kenong 199 – CHN	Shannong 22 – CHN	3-hairy – SRB
KG-100 – SRB	Tainong 18 – CHN	

4.2 Uslovi uzgajanja klijanaca pšenice

Istraživanje je sprovedeno u Banci biljnih gena Direkcije za nacionalne referentne laboratorije pri Ministarstvu poljoprivrede, šumarstva i vodoprivrede i u Institutu za kukuruz "Zemun Polje". Semena odabranih genotipova za istraživanje naklijavana su na filter papiru natopljenom destilovanom vodom u trajanju od 3 dana na temperaturi od 20°C. Nakon toga, po 15 ujednačenih proklijalih semena uzimano je od svakog genotipa i postavljeno na perforirani poklopac plastične kutije – rizokutije, dimenzija 38 x 29 x 11 cm (Slika 1). U rizokutiji se nalazio modifikovani Knopov rastvor sledećeg sastava i koncentracije: 14,4 g l⁻¹ Ca(NO₃)₂ x 4H₂O; 2,5 g l⁻¹ KNO₃; 9,5 g l⁻¹ (NH₄)₂ SO₄; 1,2 g l⁻¹ KCL; 2,5 g l⁻¹ KH₂PO₄; 4,7 g l⁻¹ MgSO₄ x 6H₂O, 5,07 g l⁻¹ MgSO₄ x 7H₂O. pH vrednost rastvora je bila između 5,6 i 5,8. Pre postavljanja klijanaca na perforirani poklopac, markerom je obeležen primarni koren. Klijanca su postavljeni tako da je kompletan korenov sistem bio potopljen u vodenoj kulturi.



Slika 1. Izgled rizokutije pre postavljanja u fitotron

Rizokutija je sa svih strana bila obložena tamnim krep papirom i povezana sa pumpicom za kiseonik, nakon čega je postavljena u komoru za kontrolisani rast biljaka – fitotron, model KBW 720, Binder GmbH, sa mogućnošću podešavanja temperature, vlažnosti i osvetljenosti. Rast klijanaca u fitotronu prikazan je na Slici 2.



Slika 2. Rast klijanaca u fitotronu

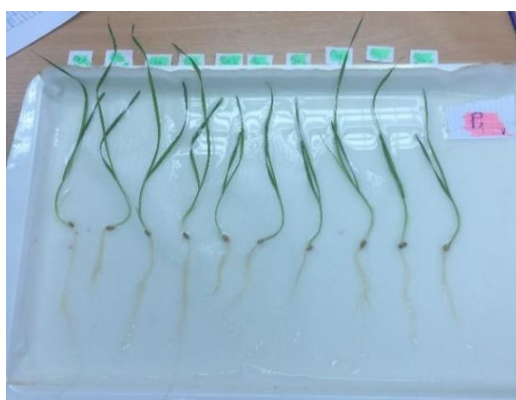
Režim rada fitotrona je bio sledeći: prvih 11h u fitotronu je bilo svetlosti na temperaturi od 20°C; sledeći sat temperatura se u mraku spuštala sa 20°C na 16°C; narednih 11h u komori je bio mrak na temperaturi od 16°C, nakon čega se sledeći sat temperatura u svetlosti povećavala sa 16°C na 20°C. Relativna vlažnost vazduha bila je 75%. Postavljeni režim rada fitotrona simulirao je promenu spoljašnjih uslova sredine u toku dana i noći. Nakon završena 24h, ciklus se ponavljao. Klijanci su gajeni u fitotronu sedam dana nakon čega su biljke izvađene iz fitotrona. Izgled klijanaca starosti 10 dana nakon uzgajanja u fitotronu prikazan je na Slici 3. Istraživanje se zbog velikog broja ispitivanih genotipova kao i dostupnosti ljudskih resursa odvijalo u vremenskim serijama. U prvoj seriji ispitani su genotipovi obeleženi rednim brojem od 1 do 20, u drugoj od 21 do 40, u trećoj od 41 do 60, u četvrtoj od 61 do 70, u petoj od 71 do 80, u šestoj od 81 do 94 i u poslednjoj, sedmoj od 95 do 101. Za svaku seriju korišćen je isti kontrolni genotip (NS 40S).



Slika 3. Klijanci starosti 10 dana nakon uzgajanja u fitotronu

4.3 Ispitivane osobine korena i stabla klijanaca odabranih genotipova pšenice

Na klijancima starosti 10 dana merene su morfološke osobine korena i stabla. Za svaki ispitivani genotip odabrano je 10 reprezentativnih klijanaca za merenje, skeniranje i sušenje (Slika 4).



Slika 4. Klijanci starosti 10 dana obeleženi i spremni za merenje, skeniranje i sušenje

Analizirano je sledećih 9 osobina:

- 1) dužina primarnog korena
- 2) distanca do prve grane na primarnom korenu
- 3) broj bočnih (seminalnih) korenova
- 4) ukupna dužina bočnih korenova
- 5) ugao seminalnih korenova
- 6) dužina stabla
- 7) suva masa korena
- 8) suva masa stabla
- 9) odnos suve mase korena i suve mase stabla

Kod svakog klijanca je nakon vađenja iz rizokutije prvo pažljivo odvajano stablo od korena. Najduži list klijanca je meren lenjirom i vrednost je zabeležena kao dužina stabla. Zatim je koren svakog klijanca skeniran nakon čega je vršena obrada fotografija i merenje osobina korenovog sistema u kompjuterski adaptiranom programu – ImageJ (Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2018). Osobine korenovog sistema koje su merene u ovom programu su: dužina primarnog korena, distanca do prve grane na primarnom korenu, broj bočnih (seminalnih) korenova, dužina svakog bočnog (seminalnog) korena i ugao koji zaklapaju spoljašnji seminalni korenovi. Nakon skeniranja korena i merenja dužine stabla biljni materijal je stavljen u papirne kesice i sušen u termostatu 24h na temperaturi od 80°C, nakon čega je izmerena suva masa korena i suva masa stabla na analitičkoj vagi.

4.4 Selekcija roditeljskih genotipova i kombinaciona ukrštanja

Na osnovu dobijenih podataka o varijabilnosti osobina korena i stabla klijanaca ispitivanih genotipova hlebne pšenice izvršeno je 16 ukrštanja (Tabela 3). U ukrštanjima za roditeljske komponente je odabrano ukupno 18 genotipova. Ukrštanja su izvršena sa biljkama koje su gajene u saksijama u kontrolisanim uslovima staklenika. Svaki genotip je posejan u tri roka setve sa periodom od tri dana između rokova, kako bi se neutralisala eventualna razlika u dužini vegetacije genotipova prilikom ukrštanja. Za majčinske i očinske komponente birani su genotipovi koji su imali jednu ili više poželjnih osobina: veća dužina stabla, duži primarni koren, veliki broj bočnih korenova, velika masa korena i stabla, početak grananja korena na što većoj udaljenosti od početka korena. Za osobinu ugao seminalnih korenova birani su kontrastni genotipovi koji su imali što širi ili što uži ugao između krajnjih seminalnih korenova. Pošto nisu sva ukrštanja dala dovoljan broj hibridnog (F1) semena, za dalje istraživanje u ovoj doktorskoj tezi odabrano je 8 od 16 kombinacija ukrštanja koja su imala dovoljan broj kvalitetnih zrna da bi se uradila sva predviđenja istraživanja. U dobijanju odabranih osam ukrštanja za dalje istraživanje učestvovalo je ukupno 11 genotipova.

4.5 Paralelno uzgajanje roditelja i F1 generacije u uslovima sa i bez osmotskog stresa

F1 potomstvo – ukupno 8 od 16 kombinacija ukrštanja je odabrano za dalja ispitivanja na osnovu količine i kvaliteta semena, i njihovi roditelji – ukupno 11 od 18 izabranih roditeljskih genotipova – su istovremeno gajeni u hidroponskim uslovima sa i bez osmotskog stresa. Semena odabranih genotipova, roditeljske i F1 generacije, su prvo naklijavana na filter papiru natopljenom destilovanom vodom u trajanju od 4 dana na temperaturi od 20°C. Nakon toga su klijanci prebačeni u rizokutiju kao i u prvoj fazi istraživanja, s'tim što je sada rizokutija bila pregrađena na polovini plastičnom pregradom (Slika 5). U jednoj polovini kutije (levoj) nalazila se vodena hranljiva kultura

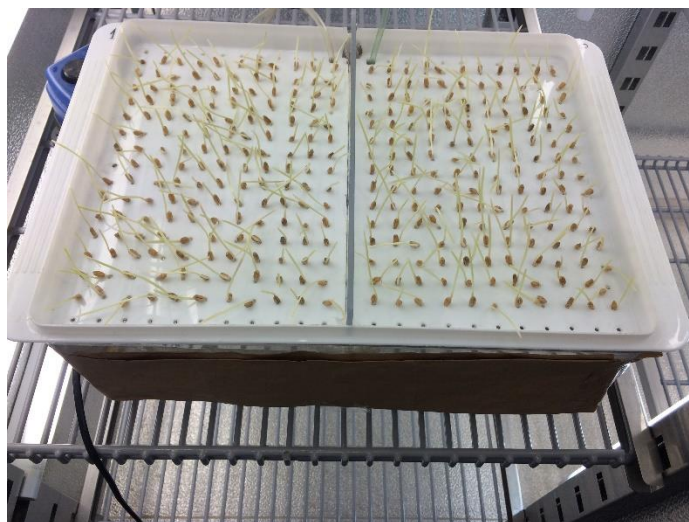
koja je podrazumevala kontrolu – u toj polovini klijanci su gajeni u odsustvu stresa do kraja eksperimenta. U drugoj polovini kutije (desnoj) genotipovi su prvo gajeni samo u hranljivoj kulturi tri dana od postavljanja ogleda, a onda je nakon isteka ta tri dana (odnosno, sedmog dana od početka naklijavanja) dodat PEG 6000 u količini koja izaziva umereni stres usled isušivanja, a prema metodi koju su opisali Michel i Kaufmann 1973, što rezultira osmotskim potencijalom rastvora od -0,4 MPa. Klijanci su gajeni u fitotronu 10 dana (ukupno 14 dana sa naklijavanjem) pri potpuno istom režimu uzgajanja kao i u prvoj fazi istraživanja. Rast klijanaca u fitotronu bez i sa osmotskim stresom prikazan je na Slici 6.

Tabela 3. Kombinaciona ukrštanja i kriterijum za odabir roditeljskih komponenti

Oznaka	Majčinska komponenta	Kriterijum za izbor	Očinska komponenta	Kriterijum za izbor
1/I	WWBMC2	UDBK (8); BBK (4); USK-u	Kenong 199	BBK (1); BBK (3) ; UDBK
2/I	Euklid	DPK (7) ; SMK/SMS (9)	CHI 4	DPG ; USK-u
3/I	Dika	UDBK (8) ; DPG	Ingenio	SMK (4) ; UDBK (6) ; SMK/SMS (6)
4/I	Pobeda	DPG	Donska s.d	SMS (5)
5/I	Z. rosa	SMK (1); SMK/SMS (2)	Xt 9.26	SMK (8); DPG
6/I	Phoenix	DS (4)	NS 40	DPK (7) ; USK-u
7/I	Brigant	SMS (6); USK-š	L-1	BBK (9); DPG; USK-š
8/I	Triple dirk S	SMS (1)	Kazakstan 20	SMS (3); USK-š
9/I	UPI 301	SMK/SMS (1); BBK (8); USK-u	Kazakstan 20	SMS (3); USK-š
10/I	LM 30	DS (8); USK-š	Phoenix	DS (4)
11/I	Pobeda	DPG (5)	Brigant	SMS (6) ; USK-š
12/I	Dika	UDBK (8)	Donska s.d.	SMS (5)
13/I	Z. rosa	SMK (1) ; SMK/SMS (2)	Ingenio	SMK (4) ; UDBK (6) ; SMK/SMS (6)
14/I	WWBMC2	UDBK (4) ; BBK (8) ; USK-u	Ingenio	SMK (4) ; UDBK (6) ; SMK/SMS (6)
15/I	Xt 9.26	SMK (8); DPG	Ingenio	SMK (4); UDBK (6); SMK/SMS (6)
16/I	L-1	BBK (9); DPG; USK-š	Dika	UDBK (8); DPG

*boldirane kombinacije ukrštanja su odabrane za dalji rad; u = uzak ugao seminalnih korenova; š = širok ugao seminalnih korenova; DPK – dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Nakon isteka 10-og dana rizokutija je izvađena iz fitotrona. Izgled klijanaca starosti 14 dana izvađenih iz rizokutije prikazani su na Slici 7. Koren svakog klijanca koji je gajen u uslovima osmotskog stresa je pre skeniranja prvo dobro opran pod mlazom vode kako bi se skinuli lepljivi molekuli PEG 6000-a i kako se ne bi uticalo na rezultate merenja – težinu korena. Nakon toga su merene iste morfološke osobine stabla i korena po istom postupku kao i u prvoj fazi istraživanja, sa tom razlikom da je biljni materijal nakon skeniranja sušen u termostatu 96h na 60°C. Ogljed se takođe odvijao u vremenskim serijama, a u svakoj je ispitano po 3 kombinacije F1 potomstva i njihovih roditelja u svakom tretmanu. Za sve serije korišćena su dva ista kontrolna genotipa (NS 40S i Z.Rosa).



Slika 5. Izgled pregrađene rizokutije sa postavljenim semenima pre postavljana u fitotron



Slika 6. Rast klijanaca u fitotronu (leva polovina kutije – kontrola; desna polovina – tretman PEG 6000-om)



Slika 7. Klijanci starosti 14 dana obeleženi i spremni za merenje, skeniranje i sušenje (levo – kontrola, desno – tretman PEG 6000-om)

4.6 Uzgajanje biljaka u stakleniku

Kako bi se dobijeni rezultati na klijancima u laboratorijskim uslovima (supstrat – vodena kultura) potvrdili u realnijim uslovima uzgajanja (supstrat – zemljište) i u kasnijim fazama rasta, odabrani genotipovi (11 roditeljskih i 8 F1 potomstva) su posejani u saksijama, a saksije postavljene u staklenik. Biljke su gajene do faze kada je u proseku bilo deset-ak listova, kada se obično i vrši ocena ranog porasta (vigora) biljaka od strane selekcionera. Na 10 reprezentativnih biljaka iz saksija (Slika 8) analizirano je sledećih 12 osobina: broj bočnih korenova, ukupna dužina svih korenova, suva masa korena, broj stabala, dužina primarnog stabla, suva masa stabla, broj listova, lisna površina, suva masa lista, odnos stablo/list i odnos koren/nadzemni deo. Lisna površina je merena na aparatu LI-3100C Area Meter, LI-COR.inc. Koren svake biljke prvo je opran pod mlazom vode da bi se oslobodio od zemljišnih čestica. Dužina korenova i primarnog stabla merene su lenjirom jer zbog veličine biljaka nije bilo moguće skeniranje kao u prethodnoj fazi istraživanja na klijancima. Zatim su kod svake biljke odvojeni stablo, koren i listovi, stavljeni u papirne kesice i sušeni u termostatu 96h na temperaturi od 60°C. Nakon isteka 96h izmerena je suva masa korena, suva masa stabla i suva masa lista na analitičkoj vagi.



Slika 8. Biljka pšenice izvađena iz saksije nakon uzgajanja u stakleniku u fazi bokorenja

4.7 Statistička analiza dobijenih podataka

Za ispitivane osobine korena i stabla klijanaca hlebne pšenice izračunati su osnovni biometrički parametri, srednja vrednost (\bar{x}), standardna greška proseka (SE), standardna devijacija (s), minimalna (Min) i maksimalna vrednost (Max), kao i koeficijent varijacije (CV).

Srednja vrednost za svaku ispitivanu osobinu izračunata je na osnovu obrasca:

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}, \text{ za } i=1,2,3,\dots,n$$

Standardna devijacija, odnosno standardno odstupanje od te srednje vrednosti izračunato je preko obrasca:

$$s = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

A standardna greška kao:

$$SE = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Koeficijent varijacije izračunat je preko formule:

$$cv = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100(\%)$$

Za utvrđivanje statističke značajnosti razlika srednjih vrednosti za analizirane osobine između ispitivanih genotipova pšenice, korišćena je jednofaktorijalna analiza varijanse po potpuno slučajnom planu, sa balansiranim dizajnom. U svim testiranjima korišćen je 5% nivo značajnosti. Za naknadna poređenja korišćen je Tuckey test. Model jednofaktorijalne analize varijanse je zasnovan na sledećoj jednačini:

$$X_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij},$$

gde je X_{ij} vrednost analizirane osobine u i -tom genotipu i j -tom ponavljanju. Parametar modela μ , predstavlja opšti prosek, α_i je efekat i -tog genotipa ($i = \overline{1, \dots, 101}$), a ε_{ij} predstavlja slučajnu grešku koja po pretpostavci ima normalnu raspodelu sa nultim prosekom i varijansom σ_ε^2 . Rezultati jednofaktorijalne analize varijanse su predstavljeni po opštoj tabeli (Tabela 4) za jednofaktorijalnu analizu varijanse:

Tabela 4. Model jednofaktorijalne analize varijanse

Izvor variranja	SS	Stepeni slobode	Sredina kvadrata	F
Genotip	SS_G	$k-1$	$MS_G=SS_G/k-1$	MS_G/MS_E
Greška	SS_E	$n-k$	$MS_E=SS_E/n-k$	
Ukupno	SS_U	$kn-1$		

* k – broj genotipova, n – broj ponavljanja

Iz analize varijanse su prema Falconer (1981) izračunate genetička varijansa i fenotipska varijansa kao:

$$V_G = \frac{MS_G - MS_E}{n},$$

$$V_F = V_G + V_E,$$

gde je $V_E = MS_E$, ocena slučajnog variranja. Heritabilnost u širem smislu izračunata je na sledeći način:

$$h^2 = \frac{V_G}{V_F} \cdot 100(\%).$$

Za ispitivanje uticaja genotipa i sredine na ispitivane osobine korena i stabla, pri čemu je sredina podrazumevala uslove uzgajanja klijanaca pšenice bez i sa osmotskim stresom usled primenjenog tretmana PEG-om, na posmatrane osobine, korišćena je dvofaktorijalna analiza varijanse po potpuno slučajnom planu, sa balansiranim dizajnom:

$$X_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}.$$

X_{ijk} predstavlja vrednost analiziranog svojstva u i -tom genotipu ($i = \overline{1, \dots, 19}$), j -toj sredini ($j = 1, 2$) i k -tom ponavljanju; μ je opšti prosek; α_i je glavni efekat i -tog genotipa; β_j glavni efekat j -te sredine; $(\alpha\beta)_{ij}$ su interakcijski efekti i -tog genotipa i j -te sredine; dok ε_{ijk} predstavlja slučajnu grešku sa istim osobinama kao kod jednofaktorijalne analize varijanse. Rezultati dvofaktorijalne analize varijanse su predstavljeni opštom tabelom (Tabela 5) za dvofaktorijalnu analizu varijanse, dok je model dvofaktorijalne analize varijanse sa očekivanim sredinama kvadrata za računanje komponenti fenotipske varijanse dat u Tabeli 6.

Tabela 5. Model dvofaktorijalne analize varijanse

Izvor variranja	SS	Stepeni slobode	Sredina kvadrata	F
Genotip	SS_G	$k-1$	$MS_G = SS_G / k - 1$	$F_G = MS_G / MS_E$
Sredina	SS_S	$s-1$	$MS_S = SS_S / s - 1$	$F_S = MS_S / MS_E$
Genotip x Sredina	SS_{GS}	$(k-1)(s-1)$	$MS_{GS} = SS_{GS} / (k-1)(s-1)$	$F_{GS} = MS_{GS} / MS_E$
Greška	SS_E	$ks(n-1)$	$MS_E = SS_E / ks(n-1)$	
Ukupno	SS_U	$kn-1$		

* k – broj genotipova, s – broj sredina, n – broj ponavljanja

Tabela 6. Model dvofaktorijalne analize varijanse sa očekivanim sredinama kvadrata za računanje komponenti fenotipske varijanse

Izvor variranja	Očekivana sredina kvadrata - MS
Ponavljanje (r)	MS_1 -
Sredina (s)	MS_2 -
Genotip (g)	MS_3 $\sigma_{greške}^2 + r \cdot \sigma_{g \times s}^2 + rs \cdot \sigma_g^2$
Genotip x sredina (g x s)	MS_4 $\sigma_{greške}^2 + r \cdot \sigma_{g \times s}^2$
Greška	MS_5 $\sigma_{greške}^2$

Iz navedenog modela prikazanog u Tabeli 6 mogu se dobiti komponente varijanse na sledeći način po Falconer (1981):

$$V_G = \frac{MS_3 - MS_4}{r \cdot s} \text{ (genetička varijansa)}$$

$$V_{G \times S} = \frac{MS_4 - MS_5}{r} \text{ (varijansa interakcije } G \times S)$$

$$V_E = \frac{V_{G \times S}}{s} + \frac{V_{\text{greške}}}{r \cdot s} \text{ (ekološka varijansa),}$$

U ovom slučaju se komponenta varijanse interakcije ($V_{G \times S}$) i varijanse greške ($V_{\text{greške}}$) dele vrednostima s (broj sredina) i $r \cdot s$ (broj ponavljanja \cdot broj sredina), tako da se dobija “čista” ekološka varijansa. Ovo je neophodno zbog računjanja fenotipske varijanse (V_F), koja po definiciji predstavlja zbir genetičke i ekološke varijanse:

$$V_F = V_G + V_E = V_G + \frac{V_{G \times S}}{s} + \frac{V_{\text{greške}}}{r \cdot s} \text{ (fenotipska varijansa)}$$

Heritabilnost u širem smislu izračunata je kao udeo genetičke varijanse u fenotipskoj varijansi:

$$h^2 = \frac{V_G}{V_F} \cdot 100(\%), \text{ dok su koeficijenti genetičke i fenotipske varijacije izračunati kao: } CV_G = \frac{\sqrt{V_G}}{\bar{x}} \cdot$$

100(%) i $CV_F = \frac{\sqrt{V_F}}{\bar{x}} \cdot 100(\%)$, gde su V_G – genetička varijansa, V_F – fenotipska varijansa a \bar{x} srednja vrednost za posmatranu osobinu.

Za ispitivanje stepena linearne zavisnosti ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice, korišćen je Pirsonov koeficijent korelacije:

$$r_{XY} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{(\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2)} \sqrt{(\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2)}}$$

Ovaj koeficijent uzima vrednosti iz intervala od -1 do +1, i što je po apsolutnoj vrednosti bliži 1, to su ispitivane osobine u većem stepenu korelisane.

Za grupisanje ispitivanih genotipova klijanaca pšenice po sličnosti u pogledu analiziranih osobina korišćena je klaster analiza. Početni podaci su standardizovani kako bi se uporedile ispitivane osobine bez obzira na njihove izvorne distribucije i merne jedinice. Kao mera sličnosti pojedinih genotipova korišćena je Euklidska distanca, dok je sličnost pojedinih osobina dobijena oduzimanjem koeficijenta korelacije od jedinice. Kao metoda povezivanja korišćen je Wardov metod.

Indeks osetljivosti na sušu (SSI), (Fischer i Maurer, 1978) za ispitivane genotipove pšenice uzgajane pri osmotskom stresu izračunat je kao:

$$SSI = 1 - \frac{Y_S}{Y_P} \cdot \frac{Y_P}{SI}$$

gde su Y_S i Y_P vrednosti ukupne biomase za dati genotip u u uslovima sa i bez osmotskog stresa, a $SI = 1 - \frac{\hat{Y}_S}{\hat{Y}_P}$ intenzitet suše, gde su \hat{Y}_S i \hat{Y}_P srednje vrednosti ukupne biomase za sve genotipove u uslovima osmotskog stresa i bez stresa. Indeks tolerantnosti na sušu (STI), (Fernandez, 1992) izračunat je kao:

$$STI = \frac{Y_P Y_S}{(\hat{Y}_P)^2}$$

Da bi se odredila zavisnost između ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice i izračunatih indeksa stresa (SSI i STI) kao i međuzavisnost ispitivanih osobina biljaka u fazi bokorenja primenjena je faktorska analiza (Factor analysis – FA). Faktorska analiza predstavlja jednu od multivarijacionih metoda koja za cilj ima utvrđivanje međusobne zavisnosti velikog broja varijabli istovremeno. Posmatrane varijable se modeliraju kao linearne kombinacije manjeg broja latentnih faktora:

$$\begin{aligned} X_1 - \mu_1 &= \beta_{11}F_1 + \beta_{12}F_2 + \dots + \beta_{1m}F_m + \varepsilon_1 \\ X_2 - \mu_2 &= \beta_{21}F_1 + \beta_{22}F_2 + \dots + \beta_{2m}F_m + \varepsilon_2 \\ &\vdots \\ X_p - \mu_p &= \beta_{p1}F_1 + \beta_{p2}F_2 + \dots + \beta_{pm}F_m + \varepsilon_p, \end{aligned}$$

gde je p broj posmatranih varijabli; m broj latentnih faktora ($m \ll p$); β_{ij} faktorsko opterećenje i -te (X_i) varijable j -tim faktorom (F_j); a ε_j su specifični faktori. U ovako definisanom modelu faktorske analize, svi faktori i latentni i specifični su međusobno nezavisni. U faktorskoj analizi, faktori se formiraju da maksimiziraju objašnjenje čitavog seta varijabli, a ne da bi predvideli zavisnu varijablu.

Pored klaster analize još jedna od metoda koja je primenjena za grupisanje ispitivanih genotipova po određenim osobinama u fazi klijanaca i u fazi bokorenja biljaka pšenice je Analiza glavnih komponenti (Principal component analysis – PCA). PCA je multivarijaciona metoda koja se koristi u cilju redukcije dimenzionalnosti podataka, kako bi se utvrdile pozadinske (skrivenne) povezanosti između promenljivih. Ovom redukcijom, postiže se uklanjanje suvišnih promenljivih. Na taj način se početna baza podataka zamenjuje sa novom bazom, koja će se sastojati od manjeg broja međusobno nekorelisanih promenljivih. U PCA analizi, glavne komponente se definišu kao linearne kombinacije posmatranih varijabli:

$$\begin{aligned} PC_1 &= \alpha_{11}X_1 + \alpha_{12}X_2 + \dots + \alpha_{1p}X_p \\ PC_2 &= \alpha_{21}X_1 + \alpha_{22}X_2 + \dots + \alpha_{2p}X_p \\ &\vdots \\ PC_p &= \alpha_{p1}X_1 + \alpha_{p2}X_2 + \dots + \alpha_{pp}X_p. \end{aligned}$$

Koeficijenti linearne kombinacije prve glavne komponente (PC_1) se biraju tako da maksimiziraju njenu varijansu. Koeficijenti ostalih glavnih komponenti se biraju tako da maksimiziraju preostali deo varijacije, uz uslov nekorelisanosti sa prethodno ocenjenim glavnim komponentama. U daljoj analizi nije neophodno zadržati sve glavne komponente, već samo prvih nekoliko. Kriterijum za izbor broja glavnih komponenti može biti procenat objašnjene varijabilnosti zadržanim brojem glavnih komponenti, ili tzv. scree plot koji pokazuje zavisnost varijanse glavnih komponenti od rednog broja glavne komponente. Tačka preloma (lakat) na krivoj pokazuje adekvatan broj glavnih komponenti. Geometrijski, u analizi glavnih komponenti se tačke iz p -dimenzionog prostora projektuju u prostor manje dimenzionalnosti, koji je definisan Ajgen vektorima čije su koordinate koeficijenti linearne kombinacije.

Heterozis kod F1 potomstva iz ukrštanja odabranih roditeljskih genotipova za ispitivane osobine klijanaca i biljaka u fazi bokorenja izračunat je kao hibridni vigor po formuli:

$$HV(\%) = \frac{\bar{P}_F - \bar{\bar{P}}_P}{\bar{\bar{P}}_P} \cdot 100(\%),$$

gde je \bar{P}_F srednja vrednost analizirane osobine kod posmatranog F1 potomstva, a $\bar{\bar{P}}_P$ srednja vrednost roditeljske generacije za tu osobinu.

Sve statističke analize urađene su u programu MINITAB (Portable v16.1), osim klaster analize koja je urađena u softverskom paketu MATLAB (R2018a).

5. REZULTATI I DISKUSIJA

5.1 Utvrđivanje fenotipske varijabilnosti za osobine korena i stabla klijanaca i ciljana ukrštanja poželjnih roditelja

5.1.1 Osnovni biometrički parametri ispitivanih osobina klijanaca pšenice

Srednje vrednosti i parametri varijabilnosti devet analiziranih osobina klijanaca pšenice izračunati su i prikazani u Tabeli 7, a prikazane vrednosti se odnose na svih 101 ispitivanih genotipova.

Tabela 7. Srednja vrednost (\bar{x}), standardna greška (SE), standardna devijacija (s), minimum (Min), maksimum (Max) i koeficijent varijacije (CV) analiziranih osobina pšenice

Osobina	\bar{x}	SE	s	Min	Max	CV (%)
DPK (cm)	11,75	0,06	1,83	5,95	16,49	15,59
DPG (cm)	1,25	0,01	0,41	0,29	2,49	32,93
BBK	3,04	0,03	0,82	1,18	5,48	27,04
UDBK (cm)	21,42	0,10	3,24	13,80	31,53	15,12
USK (°)	96,28	0,70	22,41	40,00	153,00	23,27
DS (cm)	18,55	0,07	2,33	11,91	23,98	12,59
SMK (mg)	5,18	0,03	0,97	2,90	8,10	18,65
SMS (mg)	17,39	0,07	2,38	10,64	25,12	13,72
SMK/SMS	0,29	0,001	0,05	0,17	0,45	15,52

DPK – dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Najveći koeficijent varijacije izračunat je za osobinu distanca do prve grane na primarnom korenu (CV=32,93%). Ovo je osobina koja ukazuje na dubinu na kojoj korenov sistem počinje da se grana. Grananje korenovog sistema je veoma važna osobina koja mu omogućuje pričvršćivanje za tlo i pomaže u snabdevanju vode i mineralnim i hranljivim materijama. Važan je element adaptabilnosti korenovog sistema uslovima spoljašnje sredine u kojima se on razvija (Atkinson i sar., 2014). Struktura zemljišta, način obrade i njegova drenaža imaju ključnu ulogu na rast i distribuciju korena u zemljištu. Vrlo visoka varijabilnost osobine grananja mogla bi biti upravo posledica jako različitih uslova zemljišta 18 zemalja porekla ispitivanih genotipova kojima su se

korenovi sistemi adaptirali tokom dugog niza godina. Chen i sar. (2020) navode da varijabilnost usled različitog geografskog porekla odražava potencijalne ekološke i klimatske veze koje zahtevaju dalje istraživanje. I druge dve osobine korenovog sistema koje opisuju njegovu arhitekturu - broj bočnih (seminalnih) korenova i ugao seminalnih korenova, su imale visok koeficijent varijacije, $CV > 20\%$. Interval variranja za navedene osobine u ovom istraživanju je bio: od 1,18 do 5,48 za broj bočnih (seminalnih) korenova i od 40° do 153° za ugao seminalnih korenova. Skenirani korenovi sistemi klijanaca kontrastnih genotipova u pogledu ugla seminalnih korenova prikazani su na Slici 9. Manschadi i sar. (2008) su takođe utvrdili da između klijanaca ispitivanih genotipova pšenice postoje značajne varijacije u uglu rasta i broju seminalnih korenova, s'tim što je kod navedenih autora interval variranja bio dosta manji ($36,2^\circ$ - $56,3^\circ$ za ugao seminalnih korenova i 3-5 za broj bočnih, seminalnih korenova), verovatno kao posledica manjeg broja ispitivanih genotipova (30). Postojanje značajne fenotipske varijabilnosti za posmatrane osobine arhitekture korenovog sistema predstavlja prednost jer omogućava veći izbor za navedene osobine koje značajno utiču na distribuciju korenovog sistema u zemljištu, te na usvajanje vode iz tla i konačno na prinos biljaka.



Slika 9. Skenirani korenovi sistemi klijanaca starosti 10 dana kontrastnih genotipova u pogledu ugla seminalnih korenova (levo – uzak, desno – širok)

Ostale (morfološke i produktivne) osobine korenovog sistema kao i osobine stabla poput: dužine primarnog korena, dužine stabla, ukupne dužine bočnih korenova, suve mase korena, suve mase stabla i odnosa suve mase korena i suve mase stabla imale su koeficijent varijacije između 10% i 20%. Ove osobine su pokazale umerenu varijabilnost u ovom radu, što je niža varijabilnost u odnosu na istraživanje Chen i sar. (2020) koji su analizirajući 184 genotipova hlebne pšenice za većinu ovih osobina utvrdili visok koeficijent varijacije koji je bio veći od 25%, a za neke osobine i preko 30%, čemu je mogao doprineti veći broj ispitivanih genotipova. Najmanji koeficijent varijacije izračunat je za dužinu stabla ($CV=12,59\%$) i suhu masu stabla ($CV=13,72\%$). Uopšteno, u radu, variranje osobina stabla je bilo manje nego variranje osobina korena. Hamada i sar. (2012) su pokazali značajne razlike između ispitivanih sorti hlebne pšenice u većini osobina korena, i to na različitim dubinama i slojevima tla, kao i u različitim fazama rasta. Budući da biljke ne mogu da promene svoju spoljašnju sredinu promenom svoje lokacije, one se umesto toga moraju prilagoditi širokom spektru uslova spoljašnje sredine, naročito zemljišta (Hamada i sar., 2012). Što više variraju faktori spoljašnje sredine to biljke moraju da razviju veći broj adaptacija, što rezultira

većom varijabilnošću njihovih osobina. Moglo bi se reći da je zemljište kao sredina u kojoj se razvija korenov sistem varijabilnije u odnosu na atmosferski vazduh, sredinu u kojoj se razvija nadzemni deo biljke. Zemljište je vrlo dinamičan sistem u kom vladaju mikroklimatski uslovi. Na primer, hranljive materije su među najkritičnijim faktorima koji utiču na rast biljaka. Variranje u njihovom sastavu, količini i pokretljivosti u tlu mnogo više utiče na rast korena i varijacije u osobinama korenovog sistema nego na rast izdanka (Liu i sar., 2021).

5.1.2. Jednofaktorijalna analiza varijanse ispitivanih osobina klijanaca pšenice

Primenom jednofaktorijalne analize varijanse utvrđena je značajnost razlika srednjih vrednosti devet ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca 101 genotipa hlebne pšenice (Tabela 8). Prema rezultatima, razlika između ispitivanih genotipova je bila statistički veoma značajna ($P < 0,01$) za sve osobine, što ukazuje na značajnu genetičku varijabilnost ispitivanih genotipova pšenice. Ovi rezultati u skladu su sa rezultatima Khan i sar. (2010) koji su proučavajući osobine korena i izdanka (dužinu i masu korena i izdanka, odnos korena i izdanka) klijanaca 41 genotipa hlebne pšenice utvrdili značajne razlike među ispitivanim genotipovima za sve osobine. Takođe, Erayman i sar. (2006) i Ahmed i sar. (2019) ukazuju na značajno variranje osobina korena i stabla klijanaca među ispitivanim genotipovima pšenice.

Tabela 8. Jednofaktorijalna analiza varijanse i heritabilnost u širem smislu 9 ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca 101 genotipa hlebne pšenice

Osobina	Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	F-test	$h^2(\%)$																																																																																					
DPK	Genotip	100	3131,7	31,3167	112,10**	91,7																																																																																					
	Greška	909	253,9	0,2794			DPG	Genotip	100	163,279	1,63279	166,89**	94,3	Greška	909	8,893	0,00978	BBK	Genotip	100	423,9	4,2388	14,81**	58,0	Greška	909	260,2	0,2863	UDBK	Genotip	100	9492	94,917	79,38**	88,7	Greška	909	1087	1,196	USK	Genotip	100	492355	4923,55	315,83**	96,9	Greška	909	14170	15,59	DS	Genotip	100	5113,8	51,1377	119,57**	92,2	Greška	909	388,7	0,4277	SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7	Greška	909	62,66	0,06893	SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška
DPG	Genotip	100	163,279	1,63279	166,89**	94,3																																																																																					
	Greška	909	8,893	0,00978			BBK	Genotip	100	423,9	4,2388	14,81**	58,0	Greška	909	260,2	0,2863	UDBK	Genotip	100	9492	94,917	79,38**	88,7	Greška	909	1087	1,196	USK	Genotip	100	492355	4923,55	315,83**	96,9	Greška	909	14170	15,59	DS	Genotip	100	5113,8	51,1377	119,57**	92,2	Greška	909	388,7	0,4277	SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7	Greška	909	62,66	0,06893	SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096								
BBK	Genotip	100	423,9	4,2388	14,81**	58,0																																																																																					
	Greška	909	260,2	0,2863			UDBK	Genotip	100	9492	94,917	79,38**	88,7	Greška	909	1087	1,196	USK	Genotip	100	492355	4923,55	315,83**	96,9	Greška	909	14170	15,59	DS	Genotip	100	5113,8	51,1377	119,57**	92,2	Greška	909	388,7	0,4277	SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7	Greška	909	62,66	0,06893	SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096																			
UDBK	Genotip	100	9492	94,917	79,38**	88,7																																																																																					
	Greška	909	1087	1,196			USK	Genotip	100	492355	4923,55	315,83**	96,9	Greška	909	14170	15,59	DS	Genotip	100	5113,8	51,1377	119,57**	92,2	Greška	909	388,7	0,4277	SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7	Greška	909	62,66	0,06893	SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096																														
USK	Genotip	100	492355	4923,55	315,83**	96,9																																																																																					
	Greška	909	14170	15,59			DS	Genotip	100	5113,8	51,1377	119,57**	92,2	Greška	909	388,7	0,4277	SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7	Greška	909	62,66	0,06893	SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096																																									
DS	Genotip	100	5113,8	51,1377	119,57**	92,2																																																																																					
	Greška	909	388,7	0,4277			SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7	Greška	909	62,66	0,06893	SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096																																																				
SMK	Genotip	100	878,22	8,78217	127,41**	92,7																																																																																					
	Greška	909	62,66	0,06893			SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5	Greška	909	337,0	0,3707	SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096																																																															
SMS	Genotip	100	5409,2	54,0918	145,92**	93,5																																																																																					
	Greška	909	337,0	0,3707			SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4	Greška	909	0,08755	0,000096																																																																										
SMK/SMS	Genotip	100	2,08335	0,020834	216,31**	95,4																																																																																					
	Greška	909	0,08755	0,000096																																																																																							

* statistički značajno na nivou ($P < 0,05$); ** statistički značajno na nivou ($P < 0,01$); DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Postojanje genetičke varijabilnosti je preduslov za uspešan program oplemenjivanja bilo koje vrste useva jer omogućava veći izbor u procesu oplemenjivanja pšenice, a samim tim i mogućnost dobijanja genotipova za ciljane uslove gajenja. Iz analize varijanse izračunate su vrednosti heritabilnosti u širem smislu za devet analiziranih osobina i prikazane su u Tabeli 8. Heritabilnost u širem smislu je bila veoma visoka (preko 90%) za većinu ispitivanih osobina, osim za broj bočnih (seminalnih) korenova (58,0%) i ukupnu dužinu bočnih korenova (88,7%). Genetička determinisanost ispitivanih osobina ili heritabilnost u širem smislu ukazuje na njihov stepen naslednosti. Ovaj parametar je veoma važan u oplemenjivanju jer ukazuje na to u kojoj meri će se data osobina preneti na sledeću generaciju. Poznavanje heritabilnosti pomaže oplemenjivačima da predvide ponašanje naredne generacije i naprave poželjan odabir. Što je veća heritabilnost, jednostavniji će biti proces selekcije i veći će biti odgovor na selekciju (Khan i sar., 2003).

5.1.3 Korelaciona analiza ispitivanih osobina klijanaca pšenice

Fenotipski koeficijenti korelacija za ispitivane osobine korena i stabla klijanaca pšenice prikazani su u Tabeli 9. Najjaču, statistički značajnu pozitivnu zavisnost pokazuju osobine dužina primarnog korena i ukupna dužina bočnih korenova ($r = 0,794^{**}$). Ovakva korelacija je u skladu sa ispitivanjem Zhu i sar. (2019) koji navode da dužina primarnog korena odražava ukupnu dužinu bočnih korenova, te da su ove dve osobine visoko pozitivno korelisane.

Tabela 9. Fenotipski koeficijenti korelacija između ispitivanih osobina klijanaca pšenice

	DPK	DPG	BBK	UDBK	USK	DS	SMK	SMS	SMK/SMS
DPK	1	-0,008	-0,245	0,794 ^{**}	-0,127	0,392 ^{**}	0,642 ^{**}	0,475 ^{**}	0,503 ^{**}
DPG		1	0,197 [*]	0,112	-0,112	-0,359 ^{**}	-0,305 ^{**}	-0,283 ^{**}	-0,171
BBK			1	0,054	0,052	-0,364 ^{**}	-0,298 ^{**}	-0,361 ^{**}	-0,146
UDBK				1	-0,140	0,280 ^{**}	0,579 ^{**}	0,483 ^{**}	0,399 ^{**}
USK					1	0,077	-0,089	0,098	-0,240 [*]
DS						1	0,520 ^{**}	0,726 ^{**}	0,134
SMK							1	0,716 ^{**}	0,789 ^{**}
SMS								1	0,157
SMK/SMS									1

*Korelacija je statistički značajna na nivou 0,05, ** Korelacija je statistički značajna na nivou 0,01; DPK – dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Utvrđena je i sličnost u korelacijama između osobina bočnih korenova (ugao seminalnih korenova je u negativnoj korelaciji sa ukupnom dužinom bočnih korenova, ali pozitivno korelisan sa brojem bočnih (seminalnih) korenova) prikazanih u ovom radu i radu Zhu i sar. (2019). Statistički značajne pozitivne korelacije uočene su i između suve mase korena i odnosa koren/stablo ($r = 0,789^{**}$), dužine stabla i suve mase stabla ($r = 0,726^{**}$), suve mase korena i suve mase stabla ($r = 0,716^{**}$), dužine primarnog korena i suve mase korena ($r = 0,642^{**}$), ukupne dužine bočnih korenova i suve mase korena ($r = 0,579^{**}$), dužine stabla i suve mase korena ($r = 0,520^{**}$), ukupne dužine bočnih korenova i suve mase stabla ($r = 0,483^{**}$), dužine primarnog korena i suve mase stabla ($r = 0,475^{**}$), dužine primarnog korena i dužine stabla ($r = 0,392^{**}$), ukupne dužine bočnih korenova i dužine stabla ($r = 0,280^{**}$) i distance do prve grane na primarnom korenu i broja bočnih (seminalnih) korenova ($r = 0,197^*$). Ovakvi rezultati ukazuju da su ispitivane osobine korena i stabla bile visoko pozitivno korelisane. Najveća pozitivna korelisanost između nekih od ispitivanih osobina korena i stabla uočava se između suve mase korena i suve mase stabla ($r = 0,716^{**}$). Značajnu pozitivnu korelisanost ovih osobina takođe su utvrdili Narayanan i sar. (2014), $r = 0,64$. Oni navode da je povećan unos resursa postignut većom masom korena, mogao doprineti povećanju suve mase stabla. Kao rezultat toga, usled povećanog rasta stabla, veća količina fotosintetskih asimilata dospeva do korenova čime se povećava njihova suva masa. Bektas i sar. (2016) navode visoku pozitivnu korelaciju biomase korena i biomase stabla, $r = 0,78$. Chen i sar. (2020) su u svom istraživanju takođe dobili jaku povezanost mase stabla i mase korena, $r = 0,85$.

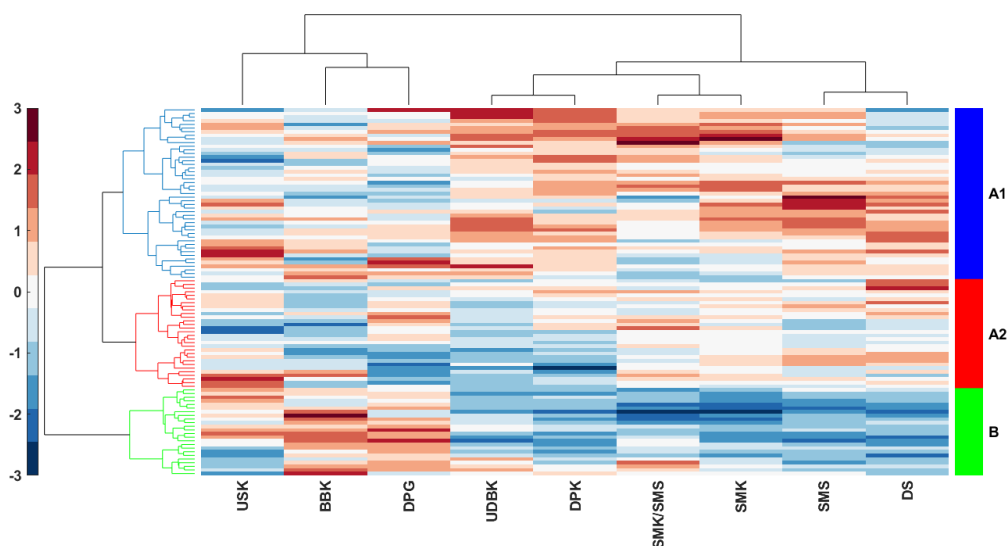
Na povezanost osobina korena i stabla ukazuju i Figueroa-Bustos i sar. (2018). Ovi autori navode da su genotipovi sa bolje razvijenim korenovim sistemom (duži koren, veća biomasa korena, jače grananje korena i deblji koren) proizveli za 25% veću biomasu listova i lisnu površinu u poređenju sa genotipovima sa slabije razvijenim korenovim sistemom. To je verovatno bila posledica većeg nivoa fotosinteze, kako bi se zadovoljile potrebe razvijenog korenovog sistema za fotosintetskim asimilatima. Veličina korenovog sistema pšenice je verovatno povezana sa količinom fotosintetskih asimilata koji dospevaju u koren (Figueroa-Bustos i sar., 2018). Tako je odabirom biljaka sa boljim nadzemnim porastom moguće predvideti i bolji razvoj korenovog sistema. O ovakvom indirektnom odabiru osobina korena putem analiziranih osobina stabla govore u svom istraživanju Liang i sar. (2011). Ovi autori su utvrdili visoke pozitivne korelacije između sedam ispitivanih osobina korena i deset osobina stabla kod pirinča (*Oryza sativa* L.). Sve ispitivane osobine stabla bile su u značajnoj korelaciji sa svim osobinama korena izuzev sa dijametrom korena.

Suva masa korena je u većoj korelisanosti sa suvom masom stabla, u odnosu na korelisanost samo dužine bočnih korenova ili samo dužine primarnog korena sa suvom masom stable. To nam govori da je za bolji nadzemni porast važan razvoj i primarnog i bočnih korenova. Bočni korenovi su veoma važni u usvajanju vode iz zemljišta jer na taj način veća količina usvojene vode dospeva do izdanka, što onda rezultira boljim nadzemnim porastom. Studija Knipfer i Fricke (2011) sprovedena na ječmu (*Hordeum vulgare* L.) pokazala je da su bočni korenovi doprineli sa 92% u ukupnom usvajanju vode. Rezultati ovog istraživanja ukazuju da je ukupna dužina bočnih korenova imala veći značaj za porast stabla nego broj bočnih korenova, jer su genotipovi sa manjim brojem i većom dužinom bočnih korenova imali veće vrednosti dužine i težine stabla. Pored broja bočnih (seminalnih) korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu, koja odražava dubinu grananja, bila je negativno korelisana sa većinom drugih osobina. Genotipovi koji se granaju na većoj dubini imali su kraći primarni koren i manji ugao rasta seminalnih korenova. Genotipovi sa većom dubinom grananja korena bili su sa užim korenom, dok su genotipovi sa plćim korenovim sistemom rasli više u širinu. Ovakvu negativnu korelisanost dobili su i Oyanagi i sar. (1993), Nakamoto i Oyanagi (1994), Araki i Iijima (2001).

5.1.4 Klaster analiza

Grafički prikaz genetičke varijabilnosti 101 ispitivanog genotipa pšenice na osnovu devet analiziranih osobina korena i stabla prikazan je u formi klastergrama (Slika 10). Svaka vrednost iz inicijalne matrice distance na osnovu koje je konstruisan klastergram je predstavljena pravougaonikom različite boje, opisane u kolor-baru sa leve strane klastergrama. Svaka kolona na klastergramu reprezentuje različitu osobinu, a svaki red različite genotipove i pruža informacije o datom genotipu za sve osobine.

Ispitivani genotipovi grupisali su se u dva glavna klastera: A i B. U većem klasteru A grupisalo se 77 genotipova, dok se u manjem klasteru B grupisalo 24 genotipa. Klaster A je podeljen na dva podklastera: veći A1, koji broji 47 genotipova i manji A2, sa 30 genotipova. Pripadnost ispitivanih genotipova navedenim klasterima i podklasterima prikazana je u Tabeli 10. Osobine koje su najviše uticale na podelu genotipova u dva klastera (A i B) su osobine dužine i težine korena i stabla: ukupna dužina bočnih korenova, dužina primarnog korena, odnos koren/stablo, suva masa korena, suva masa stabla i dužina stabla. U klasteru A uglavnom su se našli genotipovi sa vrednostima navedenih osobina iznad i oko proseka, što se na klastergramu uočava pravougaonicima svetlijih i tamnijih nijansi crvene boje; dok su se u klasteru B uglavnom našli genotipovi sa vrednostima ovih osobina ispod proseka, koji su na klastergramu predstavljeni pravougaonicima različitih nijansi plave boje. Osobine koje su najviše uticale na podelu genotipova u dva podklastera (A1 i A2) su: ukupna dužina bočnih korenova, dužina primarnog korena, odnos koren/stablo, suva masa korena i suva masa stabla. U podklasteru A1 nalaze se genotipovi sa nadprosečnim vrednostima ovih osobina, i to uglavnom za osobine ukupna dužina bočnih korenova i dužina primarnog korena, a u podklasteru A2 uglavnom sa prosečnim vrednostima navedenih osobina.



Slika 10. Klastergram za 101 ispitivani genotip pšenice dobijen klaster analizom; DPK – dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Tabela 10. Pripadnost ispitivanih genotipova pšenice klasterima i podklasterima

KLASTER A		KLASTER B
PODKLASTER A1	PODKLASTER A2	
CHI-4	LM 36	PKB Vizeljka
Liangxing 66	CT 62	Lepoklasa
Liangxing 77	Peking 11	Mexico 3
Lumai 23	Apache	ZP AU 11
Shannong 22	Ct 87	Florida
Taino18	Kite	KG 100
Euklid	Chris	ZP Oka
Ingenio	Avalon	ZP AU 12
Z. Rosa	Evropa 90	3-hairy
UPI 301	ZP Belija	PKB Ratarica
Andino	Pobeda	PKB Talas
ZP Xt 88.86	Aurelia	Aleksandra
ZP AU 20 (Balkania)	ZP Xt 9.28	Oasis
Viktorija	ZP Xt 86.1/21	BG Vitka
NS 40S	Bezostaja	ZP AU 13
Lt 6/1	Alinea	PKB Arena
LM 31	Esperia	PKB Mlinarka
ZP Xt 88.5/2	LM 35	BG Merkur
ZP Xt 810.11	NS 74/95	BG Carica
ZP Xt 9.23	Levante	Ching Chang 6
ZP Xt 9.26	Graindor	Vireo S
ZP Xt 9.27	NS 46/90	ZP Zlatna
ZP Xt 85.1	ZGKT 159/82	Zvezdana

Tabela 10 (*nastavak*)

PODKLASTER A1	PODKLASTER A2	KLASTER B
MV-Ilona	Yecora	Kenong 199
Triple dirk S	Cajeme	
Brigant	Yamhill	
Kazahstan 20	L 1	
Donska semi-dwarf	L1/91	
Inia	Highbury	
ZP Xt 9.24	Benni multifloret	
Kazahstan 19		
Vesna		
Jimai 22		
WWBMC2		
Phoenix		
U-1		
L. Inia		
LM 33		
Renesansa		
LM 30		
LM 37		
Yannong 15		
Yannong 24		
Dika		
Euro-fit		
ZP AU 19		
Mironovska 808		

Klasteri i podklasteri su se najviše razlikovali u vrednostima osobina koje opisuju arhitekturu korenovog sistema: ugao seminalnih korenova, broj bočnih (seminalnih) korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu, što se na klastergramu može uočiti najvećom varijabilnošću nijansi pravougaonika u kolonama koje predstavljaju ove osobine (prve tri kolone klastergrama). U klasteru A uglavnom su se nalazili genotipovi sa vrednostima ovih osobina ispod i oko proseka (pravougaonici plavih nijansi), dok su se u klasteru B uglavnom nalazili genotipovi sa nadprosečnim vrednostima ovih osobina (pravougaonici crvenih nijansi). U podklasteru A1 grupisalo se 47 genotipova iz 16 zemalja porekla. Najveći broj genotipova je poreklom iz Kine (13), zatim iz Slovenije (9), dok je broj genotipova poreklom iz Srbije manji (6), iako su procentualno bili najviše zastupljeni. To nam ukazuje da je samo mali broj ispitivanih genotipova (ukupno 6 od 28) sa područja Srbije imao vrednosti dužine i težine korena i stabla iznad ili oko proseka. To su bili genotipovi: Z. Rosa, Viktorija, NS 40S, Vesna, Renesansa i Dika. U podklasteru A2 grupisalo se 30 genotipova poreklom iz 13 zemalja. Najveći broj grupisanih genotipova je poreklom iz Srbije (7), a zatim iz Slovenije (4), dok su ostale zemlje porekla imale do 3 predstavnika. U klasteru B našlo se 24 genotipova iz 5 zemalja porekla. Više od polovine grupisanih genotipova (15) su poreklom iz Srbije.

Najveći broj ispitivanih genotipova sa područja Srbije našao se u okviru klastera B i podklastera A2 (ukupno 22). To nam ukazuje da genotipovi poreklom iz Srbije imaju uglavnom vrednosti dužine i težine korena i stabla ispod proseka, a nadprosečne vrednosti osobina vezanih za arhitekturu korenovog sistema: ugao seminalnih korenova, broj bočnih (seminalnih) korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu. Ispitivani genotipovi imali su kraći primarni i bočne (seminalne) korenove, kraće stablo, manju masu korena i stabla, ali veći ugao rasta bočnih, seminalnih korenova (grananje više u širinu), veću dubinu na kojoj korenov sistem počinje da se grana i veći broj bočnih korenova. Dakle, njihovi korenovi sistemi su kraći, a širi, što bi mogla biti adaptacija na klimatske uslove koji postoje na području jugo-istočne Evrope. Kada se u prolećnom delu vegetacije jave povremene padavine, ovakav, plitak, a širok korenov sistem omogućuje bolje prikupljanje vode iz plićih slojeva zemljišta. To je voda koja brzo otiče u dublje slojeve zemljišta gde se zadržava. Korenovi sistemi sa dužim primarnim i bočnim (seminalnim) korenovima, a užim uglom rasta seminalnih korenova, omogućuje usvajanje vode iz dubljih slojeva zemljišta, nakupljene u toku zimskog perioda ili vlažnijeg dela godine. Ovakvi korenovi sistemi javljaju se u uslovima vrlo male količine padavina u toku vegetacijskog perioda, kada se rast biljaka zasniva na rezervama vlage u dubljim slojevima. Ahmed i sar. (2019) navode da maksimalna moguća dužina korena omogućuje dostupnost vlage iz dubljih slojeva zemljišta, kada izostanu padavine u toku sezone. Dodig i sar. (2008) su konstatovali da genotipovi poreklom iz Srbije i zemalja regiona imaju visoke prinose, ali slabu tolerantnost na sušu. Dužina korena u fazi klijanaca je ključna osobina za povećanje adaptabilnosti u sušnim uslovima sredine (Shahbazi i sar., 2012), te bi gore navedene karakteristike korenovog sistema klijanaca genotipova poreklom iz Srbije mogle biti jedan od razloga njihove slabe tolerantnosti na sušu.

5.1.5 Kombinaciona ukrštanja

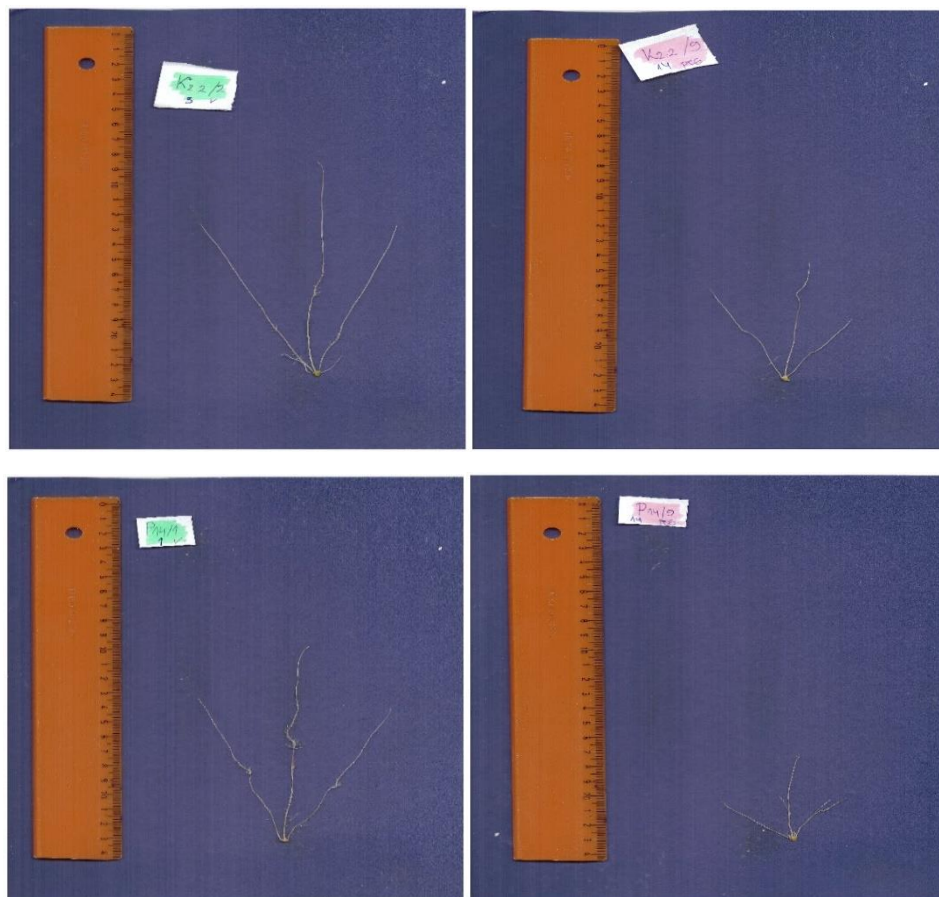
Na osnovu dobijenih rezultata urađeno je ukupno 16 kombinacionih ukrštanja (Tabela 3). Odabrane majčinske i očinske komponente birane su između genotipova koji su imali najveće vrednosti za jednu ili više ispitivanih osobina korena i stabla, izuzev za osobinu ugao seminalnih korenova gde su birani kontrastni genotipovi, tj. oni sa uskim i oni sa širokim uglom rasta seminalnih korenova. Za 16 kombinacionih ukrštanja korišćeno je ukupno 18 genotipova kao roditeljske komponente: Ingenio (A1), Euklid (A1), Donska semi-dwarf (A1), Z. Rosa (A1), Dika (A1), WWBMC2 (A1), Phoenix (A1), CHI-4 (A1), Brigant (A1), NS 40S (A1), Kazakstan 20 (A1), LM 30 (A1), UPI 301 (A1), Triple dirk S (A1), ZP Xt 9.26 (A1), Pobeda (A2), L-1 (A2) i Kenong

199 (B). Pri kombinovanju parova korišćen je princip da se ukrštaju najbolji sa najboljim genotipovima po pojedinim osobinama. Tako je većina roditeljskih genotipova pripadala podklasteru A1, osim genotipova Pobeda (A2) i Kenong 199 (klaster B). Za dalje istraživanje u ovoj doktorskoj tezi korišćena je F1 generacija od osam kombinacionih ukrštanja (Tabela 3) sa dovoljnim brojem kvalitetnih hibridnih zrna za ogleda sa paralelnim ispitivanjem roditelja i F1 generacije u hidroponu i saksijama.

5.2 Testiranje roditelja i F1 generacije u uslovima sa i bez osmotskog stresa

5.2.1 Srednje vrednosti ispitivanih osobina klijanaca pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa

Prikaz skeniranih korenovih sistema klijanaca starosti 14 dana uzgajanih u vodi i pri tretmanu PEG-om dat je na Slici 11, dok su srednje vrednosti ispitivanih osobina klijanaca 19 genotipova pšenice (11 roditeljskih i 8 F1 generacije) uzgajanih u vodi i pri tretmanu PEG-om date u Tabeli 11.



Slika 11. Skenirani korenovi sistemi klijanaca starosti 14 dana uzgajanih u vodi (levo) i pri tretmanu PEG-om (desno)

Tabela 11. Srednje vrednosti ispitivanih osobina 19 genotipova pšenice u vodi i pri tretmanu PEG-om

Osobina	H2O	PEG	PEG/H2O
DPK (cm)	12,7 ^{NZR}	11,8	0,93
DPG (cm)	1,51 ^{**}	1,14	0,75
BBK	3,00 ^{NZR}	2,8	0,93
UDBK (cm)	23,6 ^{NZR}	22,2	0,94
USK (°)	94,7 ^{NZR}	92,7	0,98
DS (cm)	24,3 ^{**}	20,9	0,86
SMK (mg)	6,40 ^{NZR}	6,00	0,93
SMS (mg)	23,1 ^{**}	20,4	0,88
SMK/SMS	0,28	0,30 ^{NZR}	1,07

NZR – nema značajne razlike; * statistički značajno na nivou ($P < 0,05$); ** statistički značajno na nivou ($P < 0,01$); DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Vrednosti t-testa su pokazale da za šest od devet ispitivanih osobina (dužina primarnog korena, broj bočnih (seminalnih) korenova, ukupna dužina bočnih korenova, ugao seminalnih korenova, suva masa korena i odnos suve mase korena i suve mase stabla) nije bilo značajnih razlika u srednjim vrednostima u vodi i pri tretmanu PEG-om. Statistički veoma značajna razlika između srednjih vrednosti u vodi i pri tretmanu PEG-om pokazala se za osobine: distanca do prve grane na primarnom korenu, dužina stabla i suva masa stabla. Distanca do prve grane na primarnom korenu se smanjila za 25%, dužina stabla za 14%, a suva masa stabla za 12%. Najosetljivijom pokazala se osobina distanca do prve grane na primarnom korenu. Posmatrano od semena do prve grane na primarnom korenu ta distanca je bila kraća pri tretmanu PEG-om u odnosu na vodu. To ukazuje da je PEG odložio početak grananja, odnosno da u uslovima suše korenov sistem počinje kasnije da se grana. Ispitivane osobine korena (osim distance do prve grane na primarnom korenu) bile su otpornije na dejstvo primenjenog tretmana PEG-om (u proseku smanjenje je iznosilo 9%), u odnosu na ispitivane osobine stabla (u proseku smanjenje je iznosilo 13%), koje su pokazale veću osetljivost. Ahmad i sar. (2013) su u svom ispitivanju 40 genotipova pšenice u stadijumu klijanaca pri tri različita tretmana PEG-om pokazali da su na dužinu korena manje uticaja imala sva tri tretmana PEG-om u odnosu na stablo; dužina stabla pokazivala je značajno smanjenje u sva tri tretmana. Ovi autori navode da dužinu korena treba uzimati kao osobinu koja doprinosi tolerantnosti na sušu i ugrađivati je u visokoprinosne sorte pšenice kako bi se dobio visok prinost u uslovima nedostatka vode. I drugi autori (Hameed i sar. 2010; Ahmed i sar. 2019) sugerišu da se dužina korena pokazala kao važna osobina za tolerantnost na sušu.

Sve srednje vrednosti ispitivanih osobina bile su manje pri tretmanu PEG-om u odnosu na vodu, osim odnosa suve mase korena i suve mase stabla. Ovaj odnos je bio veći pri tretmanu PEG-om. Veći odnos ovih osobina u uslovima osmotskog stresa utvrdili su i Dhanda i sar. (2004) i Hameed i sar. (2010). Pokazano je da je ovaj odnos veći u uslovima osmotskog stresa i nedostatka azota, usled manjeg štetnog uticaja na rast korena u odnosu na rast stabla (Zhang i sar., 2009; Ruggiero i Angelino, 2011). U uslovima osmotskog stresa u poljskim uslovima korenovi sistemi rastu više u dubinu, kako bi usvajali uskladištenu vodu iz dubljih slojeva tla, što onda rezultira većom biomasom korena, a samim tim i većim odnosom koren/stablo (Skinner i Comas, 2010).

5.2.2 Dvofaktorijalna analiza varijanse i komponente fenotipske varijanse ispitivanih osobina klijanaca pšenice

Primenom dvofaktorijalne analize varijanse utvrđena je značajnost razlika srednjih vrednosti devet ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca 19 genotipova pšenice uzgajanih u vodi i pri tretmanu PEG-om (Tabela 12).

Tabela 12. Dvofaktorijalna analiza varijanse 19 genotipova pšenice uzgajanih u vodi i pri tretmanu PEG-om

Osobina		Genotip	Sredina	Interakcija
		G	S	G x S
DPK	F-test	124,38**	167,42**	17,31**
	σ^2 (%)	60,97	9,02	18,54
DPG	F-test	97,55**	757,86**	46,39**
	σ^2 (%)	22,95	32,12	36,71
BBK	F-test	6,75**	13,90**	1,16 ^{NZ}
	σ^2 (%)	20,04	4,45	1,11
UDBK	F-test	27,43**	36,91**	1,98*
	σ^2 (%)	49,81	7,18	3,84
USK	F-test	287,79**	19,50**	10,95**
	σ^2 (%)	87,12	0,28	6,26
DS	F-test	53,88**	577,60**	6,97**
	σ^2 (%)	33,77	43,23	8,59
SMK	F-test	53,01**	128,48**	15,00**
	σ^2 (%)	38,48	12,37	28,86
SMS	F-test	17,18**	264,39**	5,48**
	σ^2 (%)	17,26	40,09	13,22
SMK/SMS	F-test	30,93**	28,88**	2,88**
	σ^2 (%)	52,17	4,78	6,96
Prosek	σ^2 (%)	42,51	17,06	13,79

NZ – nema značajnosti; * statistički značajno na nivou ($P < 0,05$); ** statistički značajno na nivou ($P < 0,01$); † ostatak objašnjene varijanse do 100% čini varijansa greške; DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Za većinu ispitivanih osobina utvrđene su statistički veoma značajne vrednosti F-testa za oba faktora (genotip, sredina) kao i za njihovu interakciju (genotip x sredina). Genotip je bio statistički veoma značajan ($P < 0,01$) izvor variranja za sve osobine kao i faktor sredine. Interakcija genotip x sredina je imala statistički veoma značajan efekat na variranje većine osobina osim na osobinu ukupna dužina bočnih korenova gde je uticaj bio statistički značajan ($P < 0,05$) i na broj bočnih (seminalnih) korenova gde nije imala statistički značajan efekat. I drugi autori, Dhanda i sar., 2004; Rauf i sar., 2007 i Bayoumi i sar., 2008, su utvrdili značajan efekat PEG tretmana na osobine klijanaca pšenice kao i značajan diferencijalni odgovor genotipova na primenjeni PEG tretman.

Za sve analizirane osobine, u proseku, faktor genotip je imao najveći uticaj na ukupno variranje ispitivanih osobina, 42,51% (Tabela 12). Faktor sredine je uticao na ukupno variranje ispitivanih osobina sa 17,06%, a interakcija genotipa i sredine sa 13,79%. Faktor genotip je imao najveći uticaj na ugao seminalnih korenova 87,12% i dužinu primarnog korena 60,97%, dok je najmanji uticaj imao na suhu masu stabla, 17,26%. Faktor sredine je najveći uticaj imao na dužinu stabla 43,23% i suhu masu stabla 40,09%, a najmanji na ugao seminalnih korenova 0,28%. U različitim uslovima sredine, sa i bez osmotskog stresa, osobine stabla su reagovale većim variranjem u odnosu na osobine korena, čime se potvrđuju gore navedeni rezultati da su se ispitivane osobine stabla pokazale osetljivijim na dejstvo primenjenog tretmana. Iste rezultate utvrdili su i Jain i sar. (2014). Oni su analizirajući 34 genotipova hlebne pšenice u tri različita vodna režima ustanovili da su različiti uslovi spoljašnje sredine najviše uticali na suhu masu stabla. Uticaj sredine bio je mnogo jači od uticaja genotipa i interakcije genotip x sredina i doprinio je ukupnom variranju osobine sa 85,20%. Takođe, Baloch i sar. (2012) ukazuju na značajnu osetljivost osobina stabla u uslovima osmotskog stresa usled primenjenog tretmana PEG-a. Boudiar i sar. (2020) navode u svom eksperimentu na ječmu da je suša izazvala gotovo duplo veće smanjenje rasta izdanka (smanjenje suve težine izdanka od 43%) nego korena (smanjenje suve težine za 23%).

Uopšteno, efekat genotipa je u proseku bio veći na varijabilnost ispitivanih osobina korena (46,56%), u odnosu na ispitivane osobine stabla (25,52%). To znači da se ispitivane osobine korena mogu uzeti kao pouzdaniji kriterijum za selekciju u odnosu na ispitivane osobine stabla, jer će njihov odgovor na faktore spoljašnje sredine biti stabilniji (manje varijabilan). Baloch i sar. (2012) navode da je razvoj korenovog sistema u uslovima nedostatka vode veoma održiv kriterijum za selekciju za otpornost na osmotski stres. Manschadi i sar. (2008) navode da je za razliku od karakteristika korenovog sistema koji su adaptirani na sušne uslove, manje uspeha imalo korišćenje osobina izdanaka u programima oplemenjivanja pšenice za tolerantnost na sušu.

Efekat genotipa na ukupno variranje ugla seminalnih korenova je bio veoma visok i u jedno (96,90%) i u dvofaktorijalnoj (87,12%) analizi varijanse. Visok udeo genetičke komponente u variranju ove osobine omogućuje da se predvidi selekcija za ovo svojstvo i da se očekuje visoka genetička dobit. Genetička stabilnost određenog genotipa za bilo koju proučavanu osobinu određena je niskim koeficijentom varijacije i visokom naslednošću odgovarajuće osobine (Reddy i sar., 2020). Sanguineti i sar. (2007) i Canè i sar. (2014) navode da ugao rasta korena u fazi klijanaca ima dve poželjne karakteristike koje ga čine veoma pogodnim za genetička istraživanja: prvo, nije potrebno ulaganje velikog napora za njegovo merenje kod velikog broja genotipova, a drugo je upravo njegova visoka naslednost. Osobine RSA koje se odnose na oblik i prostorni raspored korena, poput broja i ugla rasta seminalnih korenova mogu da pruže prednost u rastu i povećanju prinosa u uslovima nedostatka vode (Rogers i Benfey, 2015). Seminalni korenovi su važni za rani porast i uspostavljanje useva u suvim područjima jer doprinose većoj eksploataciji vode i hranljivih materija (Reynolds i sar., 2008). Kako je geometrija korena odraslih biljaka usko povezana sa RSA (Manschadi i sar., 2008), može se pretpostaviti da bi se genotipovi koji se razlikuju po arhitekturi korena u ranim fazama razvoja mogli razlikovati i u polju u kasnijim fazama rasta, kada usvajanje vode i hranljivih materija postaje kritično za učinak prinosa (Canè i sar., 2014). Pored ugla seminalnih korenova, od ostalih ispitivanih osobina korena, dužina primarnog korena je imala značajan udeo varijanse genotipa (60,97%) na variranje ove osobine, što potvrđuje ranija istraživanja da se od selekcije za povećanu dužinu korena može očekivati napredak u oplemenjivanju pšenice na sušu (Dhanda i sar., 2004; Hameed i sar., 2010; Shahbazi i sar., 2012). Visoka naslednost ove osobine ukazuje na mogućnost uspešnog poboljšanja dužine korena korišćenjem različite germplazme (Ayalew i sar., 2018).

Interakcija genotip x sredina (G x S) definisana je kao variranje u relativnom učinku genotipova u različitim sredinama (Cooper i Byth, 1996). U odsustvu interakcije G x S, superiorni genotip u jednoj sredini, može se smatrati superiornim i u svim drugim sredinama, dok prisustvo G x S interakcije potvrđuje da su određeni genotipovi superiorniji u određenim sredinama. Stoga je

poznavanje veličine ove interakcije važno za razumevanje odgovora različitih genotipova na različita okruženja. Ako je interakcija G x S prisutna, oplemenjivači teže identifikaciji stabilnih genotipova sa relativno doslednim učinkom u nizu okruženja. Značajne vrednosti interakcije G x S smanjuju korelaciju između fenotipskih i genotipskih vrednosti, kao i napredak od selekcije (Amare i sar., 2020). Termin G x S se ponekad koristi kao sinonim za plastičnost. Fenotipska plastičnost se definiše kao sposobnost jednog genotipa da proizvede različite fenotipove u različitim uslovima spoljašnje sredine. Sinonimi su fenotipska reakcija, fleksibilnost i osetljivost na stanje spoljašnje sredine (West-Eberhard, 2008). U oplemenjivanju biljaka, varijabilnost osobina uslovljena razlikama između genotipova je od posebnog interesa i u prednosti u odnosu na plastičnost (Heslot i sar., 2014; Elias i sar., 2016). U skladu sa tim, kako je interakcija G x S imala najveći uticaj na distancu do prve grane na primarnom korenu, 36,71%, ovu osobinu odlikuje velika plastičnost, te se ne može smatrati pouzdanim selekcionim kriterijumom. Prisustvo visoke G x S interakcije komplikuje rad na oplemenjivanju jer otežava predviđanje kako će genotipovi procenjeni i odabrani pod određenim skupom uslova delovati u različitim uslovima spoljašnje sredine (Ceccarelli i Grando, 1991).

Komponente fenotipske varijanse i heritabilnost u širem smislu kao i koeficijenti genetičke i fenotipske varijacije za ispitivane osobine korena i stabla klijanaca pšenice prikazani su u Tabeli 13.

Tabela 13. Komponente fenotipske varijanse, heritabilnost u širem smislu i koeficijenti genetičke i fenotipske varijacije za ispitivane osobine 19 genotipova pšenice

Osobina	V_G	$V_{G \times S}$	V_E	V_F	h^2 (%)	CV_g (%)	CV_f (%)
DPK	2,50	0,76	0,40	2,90	86,08	12,90	13,91
DPG	0,05	0,08	0,04	0,09	52,44	16,16	22,32
BBK	0,09	0,005	0,02	0,11	82,86	10,54	11,58
UDBK	5,83	0,45	0,45	6,29	92,78	10,55	10,95
USK	291,41	20,95	11,53	302,94	96,19	18,22	18,58
DS	4,64	1,18	0,69	5,33	87,07	9,53	10,22
SMK	0,28	0,21	0,11	0,39	71,70	8,54	10,09
SMS	1,58	1,21	0,74	2,32	68,10	5,77	7,00
SMK/SMS	0,0012	0,0002	0,0001	0,0013	90,68	11,77	12,36

V_G - genetička varijansa; $V_{G \times S}$ - varijansa interakcije genotip x sredina; V_E - ekološka varijansa; V_F - fenotipska varijansa; h^2 - heritabilnost u širem smislu; CV_g - koeficijent genetičke varijacije; CV_f - koeficijent fenotipske varijacije; DPK - dužina primarnog korena, DPG - distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK - broj bočnih korenova, UDBK - ukupna dužina bočnih korenova, USK - ugao seminalnih korenova, DS - dužina stabla, SMK - suva masa korena, SMS - suva masa stabla, SMK/SMS - odnos suve mase korena i suve mase stabla

Udeo genetičke varijanse u ukupnoj fenotipskoj varijansi predstavlja meru naslednosti ili heritabilnost u širem smislu (h^2). Heritabilnost u širem smislu je bila veoma visoka (preko 90%) za osobine: ugao seminalnih korenova (96,19%), ukupnu dužinu bočnih korenova (92,77%) i odnos suve mase korena i suve mase stabla (92,31%). Visoka heritabilnost (70-90%) uočena je za: dužinu stabla (87,07%), dužinu primarnog korena (86,21%), broj bočnih (seminalnih) korenova (82,42%) i suhu masu korena (71,36%). Umerenu heritabilnost (40-70%) pokazala je suva masa stabla (68,11%) i distanca do prve grane na primarnom korenu (55,55%). Procena heritabilnosti nam pruža uvid u stepen genetičke kontrole izražavanja određene osobine i fenotipske pouzdanosti u predviđanju uspeha selekcije (Ndukauba i sar., 2015). Visoka heritabilnost ukazuje na manji uticaj spoljašnje sredine u uočenom variranju (Eid, 2009). Dobijeni rezultati ukazuju na to da postoji visok stepen naslednosti većine ispitivanih osobina i da se za većinu njih može očekivati

konzistentan učinak genotipa u različitim uslovima spoljašnje sredine, te da selekciju genotipova pšenice za tolerantnost na sušu treba usmeriti na ove osobine. Kako je distanca do prve grane na primarnom korenu pokazala najnižu heritabilnost od ispitivanih osobina ne bi se trebala uzimati kao pouzdan selekcionni kriterijum zbog većeg uticaja spoljašnje sredine na njeno ispoljavanje.

Vrednost koeficijenta genetičke varijacije (CV_G) je bila najniža za suhu masu stabla (5,78%), dok je najveća bila za distancu do prve grane na primarnom korenu (16,88%), Tabela 13. Koeficijent fenotipske (CV_F) varijacije je bio najniži za suhu masu stabla (7,00%), a najviši za distancu do prve grane na primarnom korenu (22,64%). Distanca do prve grane na primarnom korenu je pokazivala najviše vrednosti za oba koeficijenta varijacije što je u skladu sa dobijenim rezultatima da je ova osobina od svih ispitivanih osobina najviše varirala, kako u uslovima bez tako i sa osmotskim stresom. Viši CV_F ove osobine u odnosu na CV_G ukazuje da je ova osobina mnogo više varirala usled faktora spoljašnje sredine, nego usled postojanja razlika u genotipu. Spoljašnja sredina, tj. osmotski stres dao je snažan doprinos variranju ove osobine. Niske vrednosti CV_F i CV_G suve mase stabla ukazuju da možda predstavljena genetička varijabilnost nije dovoljna za značajno poboljšanje ove osobine u stresnim uslovima sredine. Iako su vrednosti za CV_F bile veće od onih za CV_G , bile su veoma slične za većinu osobina, što implicira da je genotip doprineo više nego sredina ekspresiji ovih osobina i da je selekcija zasnovana na fenotipskim vrednostima stoga izvodljiva. Veće razlike između CV_F i CV_G ukazuju na veći stepen uticaja spoljašnje sredine na posmatrane osobine.

5.2.3 Srednje vrednosti ispitivanih osobina kljanaca pšenice roditelja i F1 generacije u uslovima sa i bez osmotskog stresa

Prikaz srednjih vrednosti ispitivanih osobina za 11 roditeljskih i 8 F1 genotipova pšenice uzgajanih u vodi i pri tretmanu PEG-om dat je na Grafiku 1.

Dužina primarnog korena: razlike u srednjim vrednostima roditelja i F1 generacije u vodi nisu bile statistički značajne. Međutim, ove razlike su pri tretmanu PEG-om bile statistički veoma značajne. U uslovima osmotskog stresa, vrednost dužine primarnog korena se kod roditelja u proseku smanjila za 11,58%, dok se kod F1 generacije smanjila za 2,23% (Grafik 1). Dakle, tretman PEG-om je mnogo više uticao na smanjenje ove osobine kod roditelja nego u F1 generaciji, koja je pokazala veću otpornost na primenjeni tretman. Rezultati ovog istraživanja potvrđuju ranije navode da je dužina korena u fazi kljanaca važna osobina koju treba uzeti u obzir prilikom odabira kriterijuma za selekciju za tolerantnost genotipova na sušu (Dhanda i sar., 2004; Hameed i sar., 2010; Shahbazi i sar., 2012; Ahmed i sar., 2019) kao i indikator tolerantnosti na sušu u kasnijim fazama rasta (Comas i sar., 2013). Genotipovi sa sposobnošću dubokog ukorenjavanja (veća dužina korena po dubini) imaju potencijal da održe hidrataciju svojih ćelija kroz dodatnu vodu iz dubljih slojeva tla, što za uzvrat poboljšava produktivnost (Blum, 2005, 2011; Burdon i sar., 2012). Takođe, maksimalna dubina korena je potencijalno dobar kriterijum za otpornost na sušu jer je pokazano da dužina korena ima pozitivnu korelaciju sa odnosom koren-stablo (Khan i sar., 2010). Biljke sa dužim korenom poseduju veću biomasu i površinu u odnosu na kratke, plitko ukorenjene biljke. Rebetzke i Richards (1999) i Liao i sar. (2004), navode da se bolje usvajanje vode i veći prinos useva koji zavise od sezonskih padavina, mogu postići osobinama kao što je veća suva masa korena, gustina korena i površina korena, što onda dovodi do veće rane bujnosti i bolje iskoristljivosti vode u periodu pre cvetanja.

Distanca do prve grane na primarnom korenu: ovo je jedina osobina za koju se pokazalo da je između srednjih vrednosti roditelja i F1 generacije u vodi bilo statistički veoma značajne razlike. Ta vrednost je bila veća u roditeljskoj (1,74 cm) nego u F1 generaciji (1,20 cm), Grafik 1. Međutim, pri tretmanu PEG-om, nije bilo statistički značajne razlike između roditelja i F1 potomstva.

Tretman PEG-om je uslovio značajno smanjenje ove osobine kod roditelja (35,64%), dok je kod F1 generacije to smanjenje iznosilo 3,34%. Kako je smanjenje ove osobine kod roditelja bilo znatno veće u odnosu na F1 potomstvo, moglo bi se zaključiti da je F1 potomstvo bilo otpornije na primenjeni tretman PEG-om, odnosno da je kod F1 potomstva došlo do manjeg odlaganja grananja usled dejstva osmotikuma u poređenju sa roditeljima. Smanjenje distance do prve grane na primarnom korenu usled osmotskog stresa znači manju dubinu na kojoj korenov sistem počinje da se grana. Korenovi sistemi koji se granaju na manjoj dubini mogu da usvajaju površinsku vodu nakupljenu usled povremenih padavina, ali ne i vodu uskladištenu u dubljim slojevima tla. Vrednost duboko uskladištene vode u tlu u ublažavanju deficita vode uočena je u mnogim sredinama gde preovlađuje ozima pšenica. Jednom uskladištena voda, izvan zone isparavanja, postaje glavni izvor vode za useve, dok su padavine u sezoni nepredvidive (Wasson i sar., 2012). Hunt i Kirkegaard (2012) navode da je uskladištena voda doprinela povećanju prinosa pšenice između 3% i 72%, na 37 posmatranih lokacija. Dubok korenov sistem sa grananjem na većoj dubini, većom gustinom u dubljim slojevima tla i manjom gustinom u površinskim slojevima tla omogućava sakupljanje uskladištene vode (rezidualne vlage) iz dubljih slojeva tla koja može da ublaži deficit vode (Wasson i sar., 2012). Svojstvo dubokog korena i svojstvo gustog korena na većoj dubini će verovatno biti dragoceno tamo gde postoji nedostatak vode u kasnoj sezoni rasta, što je uobičajena pojava u svetu. Pokazano je da selekcija za dublje, efikasnije korenove sisteme može značajno da poboljša usvajanje vode i azota (Manschadi i sar., 2006; Asseng i sar., 2007; Lilley i Kirkegaard, 2011). Komparativna studija dva genotipa pšenice (standardne sorte i sorte sa dubokim, gušćim korenovim sistemom sa većom dubinom grananja) je pokazala da je veća dužina korena u dubljim slojevima zemljišta doprinela povećanju prinosa omogućavajući veću ekstrakciju vode tokom faze nalivanja zrna (Manschadi i sar., 2006).

Broj bočnih (seminalnih) korenova: razlika u srednjim vrednostima ove osobine između roditelja i F1 generacije u vodi nije bila statistički značajna. Razlika između srednjih vrednosti je iznosila svega 0,2. Takođe, smanjenje ove osobine pri tretmanu PEG-om kod roditelja je bilo 3,23%. Međutim, u F1 generaciji to smanjenje je iznosilo 10,35%, što je uslovilo statistički značajnu razliku u srednjim vrednostima ove osobine između roditelja i F1 potomstva pri tretmanu PEG-om (Grafik 1). To pokazuje da je dobijeno F1 potomstvo bilo osetljivije na primenjeni tretman u odnosu na roditelje u pogledu ove osobine. Dakle, genotipovi sa većim brojem bočnih (seminalnih) korenova su bili otporniji na primenjeni tretman PEG-om. Nakamoto i Oyanagi (1994); Bengough i sar. (2004); Manschadi i sar. (2008), navode da veći broj bočnih (seminalnih) korenova rezultira intenzivnijim grananjem korena i gustinom korena na dubini, što značajno povećava kapacitet korenovih sistema za efikasno usvajanje vode iz dubljih slojeva tla. Veći broj bočnih (seminalnih) korenova sa oštrijim uglom rasta povezan je sa kompaktnijim korenovim sistemom sa više korena na dubini. Ovi autori navode da veliki broj bočnih (seminalnih) korenova u kombinaciji sa njihovim uskim uglom rasta, može biti prikladan za okruženja u kojima se biljke u velikoj meri oslanjaju na podzemnu vodu. Veći broj bočnih (seminalnih) korenova i njihov uzak ugao rasta se smatraju referentnim osobinama za selekciju u ranim fazama rasta u programima oplemenjivanja pšenice (Manschadi i sar., 2010; Wasson i sar., 2012; Christopher i sar., 2013).

Ukupna dužina bočnih korenova: za ovu osobinu se pokazalo da nije bilo statistički značajne razlike između srednjih vrednosti roditelja i F1 generacije u vodi kao i pri tretmanu PEG-om. Tretman PEG-om je uslovio smanjenje ukupne dužine bočnih korenova i u roditeljskoj i u F1 generaciji (Grafik 1). To smanjenje je kod roditelja iznosilo 8,12%, a u F1 generaciji 2,52%. F1 potomstvo je imalo veću ukupnu dužinu bočnih korenova i bilo otpornije na primenjeni tretman PEG-om. Pokazano je da genotipovi otporni na sušu imaju veću ukupnu dužinu korena u odnosu na genotipove osetljive na sušu (Tomar i sar., 2016). Direktna kvantifikacija poslednje trećine korenovog sistema pšenice, ječma i tritikalea, na dubini u polju, pokazala je da su samo 6% ukupnog korenovog sistema činili osovinski korenovi a sve ostalo su bili bočni korenovi (Watt i sar., 2008). Tamo gde veća dubina zemljišta povećava količinu vlage koja je dostupna za usvajanje, potrebna je veća dužina bočnih korenova da bi se poboljšalo usvajanje te vode. Povećana ukupna

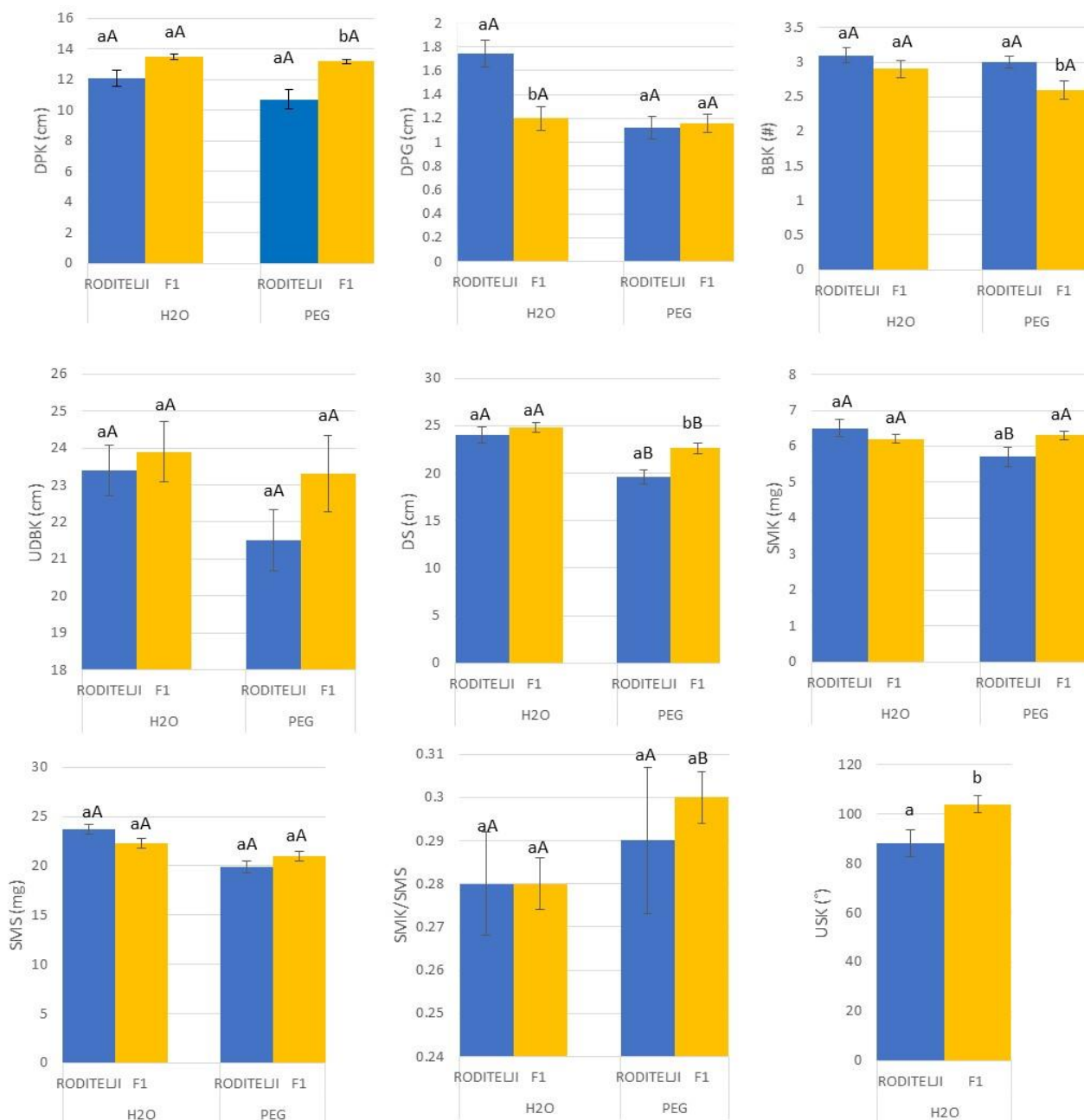
dužina bočnih korenova proizilazi iz njihovog većeg broja i veće dužine svakog pojedinačno (Wasson i sar., 2012).

Ugao seminalnih korenova: ovo je jedina osobina koja nije merena nakon tretmana PEG-om, te u tom slučaju nije postojao tretman stresa. Ugao seminalnih korenova je meren na klijancima starosti tri dana, nakon čega je započinjao tretman PEG-om. U vodi su razlike između srednjih vrednosti roditeljske i F1 generacije bile statistički značajne (Grafik 1). Roditelji su imali manje srednje vrednosti ugla rasta seminalnih korenova (88°) u odnosu na F1 potomstvo (105°). Ugao pod kojim korenovi sistemi rastu može se koristiti kao pokazatelj dubine ukorenjavanja, posebno ako odražava osnovnu gravitropnu tendenciju u korenovom sistemu. Gravitropna tendencija može da poveća dubinu na kojoj koren raste, jer je veći rast korena usmeren na spuštanje, a ne na širenje (Wasson i sar., 2012). Manschadi i sar. (2008) sugerišu da selekcija za uski ugao korenovog sistema rezultira dubljim rastom korena i većim prinosima. Ovi autori su ispitujući 26 Australijskih genotipova pšenice u fazi klijanaca pokazali da sorte prilagođene sušnijim uslovima sredine gde je voda na dubini česta, imaju uže horizontalno širenje korena, dok su one prilagođene Mediteranskim uslovima, gde većina vode potrebne za useve dolazi od čestih, ali malih padavina tokom sezone imale tendenciju većeg bočnog širenja. Mc Donald i sar. (2010) pak navode da nije postojala nikakva korelacija između šireg ugla rasta korena i većeg prinosa kod genotipova pšenice uzgajanih u oblastima Australije gde preovlađuje mediteranska klima. Ugao rasta korena Japanskih sorti ozime pšenice, procenjen u kontrolisanim uslovima, pokazao je negativnu korelaciju sa vertikalnom distribucijom korena tih sorti na polju (Oyanagi i Nakamoto, 1993). Rezultati svih ovih ispitivanja sugerišu da ugao ranog formiranja korena može odrediti dubinu korena. White i Kirkegaard (2010) pak navode da je dokaz ovakvog koncepta na terenu potreban ukoliko bi se praktikovala divergentna selekcija za ugao rasta seminalnih korenova, posebno imajući u vidu snažan uticaj strukture zemljišta na rast korena i distribuciju po dubini.

Dužina stabla: srednje vrednosti dužine stabla roditelja i F1 generacije se nisu značajno razlikovale u vodi. F1 potomstvo je imalo u proseku za 0,8 cm duže stablo. Razlika u dužini stabla između roditelja i F1 potomstva pri tretmanu PEG-om je iznosila 3 cm i bila je statistički veoma značajna (Grafik 1). Rezultati pokazuju da je tretman PEG-om uslovio značajno smanjenje vrednosti ove osobine kod roditelja (18,34%) u odnosu na F1 generaciju (8,87%). Kako je dužina prvog lista klijanca beležena kao dužina stabla, to je F1 potomstvo imalo u proseku duž prvi list i bilo otpornije na primenjeni tretman PEG-om. Smanjenje dužine listova usled dejstva osmotskog stresa indirektno utiče i na smanjenje lisne površine. Kako je specifična površina lista definisana kao odnos ukupne površine lista prema ukupnoj suvoj masi lista (Evans, 1972; Gunn i sar., 1999) to će smanjenje dužine listova usled osmotskog stresa uticati na njihovu težinu, suhu masu i na kraju specifičnu lisnu površinu. Odavno je dobro poznat odgovor biljaka na sušu smanjenjem površine listova formiranjem manjih listova (Rawson i sar., 1977). Ograničavanje površine lista kako bi se kontrolisala transpiracija u sušnim uslovima sredine uticaće i na smanjenje potencijalnog prinosa ograničavanjem neophodnih asimilata za fazu nalivanja zrna (Clarke i sar., 1984).

Suva masa korena, stabla i njihov odnos: za sve tri osobine srednje vrednosti roditelja i F1 generacije nisu se značajno razlikovale ni u vodi ni pri tretmanu PEG-om (Grafik 1). Od sve tri osobine, najveća razlika u vodi i pri tretmanu PEG-om između roditelja i F1 potomstva je bila kod suve mase stabla. Tretman PEG-om je uslovio značajno smanjenje suve mase stabla u roditeljskoj i F1 generaciji, jer je isti tretman uslovio značajno smanjenje dužine stabla, što se onda odrazilo i na njegovu težinu. Pokazano je da se u sušnim uslovima sredine masa biljke iznad zemlje smanjuje, dok se podzemna masa povećava (Nezhadahmadi i sar., 2013). Vrednosti odnosa suve mase korena i suve mase stabla bile su veće pri tretmanu PEG-om i u roditeljskoj i u F1 generaciji. Ovakvi rezultati u skladu su sa gore navedenim činjenicama da je ovaj odnos veći u uslovima osmotskog stresa (Dhanda i sar., 2004; Hameed i sar., 2010; Skinner i Comas, 2010) jer korenov sistem da bi dopreo do vode uskladištene u dubljim slojevima tla, povećava svoju dužinu, što onda utiče na povećanje njegove biomase i konačno na odnos koren/stablo. Uopšteno, svaki nedostatak resursa u

okruženju korenovog sistema izazvaće promenu asimilata u korist povećanja veličine korenovog sistema u odnosu na stablo (Brouwer, 1983; Wild i sar., 1987).



Grafik 1. Srednje vrednosti ispitivanih osobina pšenice roditelja i F1 generacije u uslovima vode i pri tretmanu PEG-om; *Osobina USK je merena samo u uslovima bez vodnog stresa; DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla; kombinacija različitih malih slova (ab) ukazuje da između srednjih vrednosti ispitivanih osobina roditelja i F1 generacije ima statistički značajne razlike u okviru istog tretmana na nivou značajnosti $P < 0,05$; kombinacija različitih velikih slova (AB) ukazuje da između srednjih vrednosti ispitivanih osobina ima statistički značajne razlike u roditeljskoj ili F1 generaciji između različitih tretmana (voda-PEG) na nivou značajnosti $P < 0,05$.

5.2.4 Korelaciona analiza ispitivanih osobina klijanaca pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa

Fenotipski koeficijenti korelacija između ispitivanih osobina korena i stabla pšenice u uslovima bez stresa i pri tretmanu PEG-om prikazani su u Tabeli 14. Koeficijent korelacije opisuje stepen povezanosti između dve osobine. Koristan je u oplemenjivanju biljaka jer može ukazivati na prediktivnu vezu koja se može iskoristiti u praksi i daje informacije o povezanosti različitih osobina. Informacije o povezanosti osobina u normalnim i uslovima osmotskog stresa mogu dodatno pomoći razvoju strategije za indirektnu selekciju za tolerantnost na sušu.

Tabela 14. Fenotipski koeficijenti korelacija između ispitivanih osobina pšenice u uslovima vode i pri tretmanu PEG-om

Osobina	S	DPK	DPG	BBK	UDBK	USK	DS	SMK	SMS
DPG	Voda	-0,012							
	PEG	0,428							
BBK	Voda	-0,485*	0,316						
	PEG	-0,487*	-0,220						
UDBK	Voda	0,197	0,295	0,286					
	PEG	0,519*	0,456*	0,107					
USK	Voda	0,138	-0,724**	-0,295	-0,261				
	PEG	0,243	-0,580**	-0,261	0,034				
DS	Voda	-0,198	-0,602**	-0,106	-0,475*	0,624**			
	PEG	0,404	-0,407	-0,382	0,197	0,708**			
SMK	Voda	0,236	0,579**	0,320	0,465*	-0,391	-0,567		
	PEG	0,573**	0,484*	0,103	0,673**	-0,062	-0,109		
SMS	Voda	-0,060	0,288	0,263	-0,033	-0,067	0,104	0,156	
	PEG	0,327	-0,031	-0,028	0,442	0,419	0,480*	0,126	
SMK/SMS	Voda	0,222	0,308	0,118	0,420	-0,294	-0,546	0,763	-0,516
	PEG	0,297	0,447	0,110	0,319	-0,323	-0,395	0,794**	-0,498*

*Korelacija je statistički značajna na nivou 0,05, ** Korelacija je statistički značajna na nivou 0,01; S – sredina; DPK – dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Voda - U uslovima bez osmotskog stresa statistički najjača pozitivna zavisnost pokazala se između dužine stabla i ugla seminalnih korenova ($r = 0,624^{**}$). Genotipovi sa dužim stablom imali su veće vrednosti ugla seminalnih korenova, tj. korenove sisteme koji rastu više u širinu, dok su oni sa kraćim stablom imali uže korenove sisteme. Ranije je pokazano da su korenovi sistemi koji imaju uži ugao rasta seminalnih korenova duži, dok oni sa većom distribucijom u širinu imaju kraći koren (Manschadi i sar., 2006; Zhu i sar., 2019). Tako su genotipovi sa dužim stablom imali pliće, a oni sa kraćim stablom duže korenove sisteme. Ovo potvrđuje i negativna korelacija između dužine stabla i dužine primarnog korena. Takođe, dužina stabla je bila negativno korelisana sa svim ostalim osobinama korena: distancom do prve grane na primarnom korenu, brojem bočnih (seminalnih)

korenova, ukupnom dužinom bočnih korenova i suvom masom korena. U nekim prethodnim istraživanjima utvrđena je pozitivna veza između osobina arhitekture korenovog sistema i nadzemne biomase (Xie i sar., 2017). Tako se odabirom biljaka sa kraćim stablom, indirektno mogu birati biljke sa dužim korenovim sistemom. Statistički veoma značajna pozitivna korelacija uočena je i između suve mase korena i distance do prve grane na primarnom korenu ($r = 0,579^{**}$), kao i između suve mase korena i ukupne dužine bočnih korenova ($r = 0,465^{**}$). U studiji Li i sar. (2019) na odraslim biljkama, suva masa korena nije imala značajnu korelaciju sa dubinom korena. Ovo ukazuje na složenost arhitekture korena, odnosno raznolikost distribucije suve materije korena u različitim slojevima zemljišta.

Statistički veoma značajna negativna povezanost bila je između ugla seminalnih korenova i distance do prve grane na primarnom korenu ($r = -0,724^{**}$) kao i dužine stabla i distance do prve grane na primarnom korenu ($r = -0,608^{**}$). Statistički značajnu negativnu korelaciju imale su dužina primarnog korena i broj bočnih (seminalnih) korenova ($r = -0,485^*$) i dužina stabla i ukupna dužina bočnih korenova ($r = -0,475^*$). Genotipovi koji su imali uži ugao seminalnih korenova, imali su dublji korenov sistem i obratno, genotipovi sa plićim korenovim sistemom imali su širi ugao seminalnih korenova. Ovo potvrđuje navode Oyanagi i Nakamoto (1994) i Manschadi i sar. (2008) da duboko ukorenjeni genotipovi imaju uži ugao rasta seminalnih korenova, dok genotipovi sa plićim korenovim sistemom imaju seminalne korenove koji rastu više u širinu. Takođe, genotipovi sa bolje razvijenim nadzemnim porastom imali su plići korenov sistem i manju ukupnu dužinu bočnih korenova. Ovo je oprečno sa stavom Richard i sar. (2015) da genotipovi sa bržim ranim porastom korena rezultiraju dubljim korenovima, bržom penetracijom korena i većom ukupnom dužinom korena dok klijanci sa sporijim ranim porastom korena rezultiraju plićim korenovima, sporijom penetracijom i manjom ukupnom dužinom korena. Ovakvi rezultati ukazuju da koren ima veliku fenotipsku plastičnost u zavisnosti od uslova gajenja i da je važno pronaći odgovarajuće metode za njihovo ocenjivanje kako bi selekcija bila efikasna (Gregory i sar., 2009).

PEG – U uslovima osmotskog stresa najjača statistički pozitivna povezanost bila je između suve mase korena i odnosa suve mase korena i suve mase stabla ($r = 0,794^{**}$). Ovo je u skladu sa ranije navedenim rezultatima da biljke u uslovima osmotskog stresa imaju tendenciju da ulažu više u biomasu korena (Boudiar i sar., 2020) i da povećavaju odnos koren-stablo (Liu i sar., 2004; Slama i sar., 2006; Cui i sar., 2008; Zhang i sar., 2009; Ruggiero i Angelino, 2011). Ovakav odgovor odnosa koren-stablo na osmotski stres ustanovili su i Xu i sar. (2015). Kada je određen resurs ograničen može se uočiti povećana alokacija biomase ka organu koji je odgovoran za nabavku limitirajućeg resursa. Ovo je takozvana teorija funkcionalne ravnoteže koju je postavio Brouwer 1962. godine. Biljke će alocirati svoje resurse ka izdancima ukoliko je asimilacija ugljenika narušena niskim nivoom nadzemnih resursa, poput svetlosti i ugljen-dioksida. Kada su ograničeni podzemni resursi, voda i hranljive materije, raspodela biomase će ići u korist korena. Ovome doprinosi i činjenica da odnos između ovih osobina nije bio statistički značajan u uslovima bez osmotskog stresa. U optimalnim uslovima biljke teže ravnoteži između odnosa korena i stabla (Tomar i sar., 1997; Kahn i Schroeder, 1999), dok u uslovima stresa biljke više svoje biomase ulažu u koren, kroz povećanje dužine i težine korena, kako bi izbegle stres od suše, što rezultira povećanjem odnosa suve mase korena i stabla.

Statistički veoma značajnu pozitivnu zavisnost pokazale su i osobine: dužina stabla i ugao seminalnih korenova ($r = 0,708^{**}$), suva masa korena i ukupna dužina bočnih korenova ($r = 0,673^{**}$), suva masa korena i dužina primarnog korena ($r = 0,573^{**}$). Statistički značajna pozitivna zavisnost postojala je između dužine primarnog korena i ukupne dužine bočnih korenova ($r = 0,519^*$), suve mase korena i distance do prve grane na primarnom korenu ($r = 0,484^*$), dužine stabla i suve mase stabla ($r = 0,480^*$) i ukupne dužine bočnih korenova i distance do prve grane na primarnom korenu ($r = 0,456^*$). Slične korelacije ispitivanih osobina korena u prisustvu osmotskog stresa uzrokovanog PEG 6000-om navode i Fernandes i sar. (2020). Oni su utvrdili jaku pozitivnu korelaciju između suve mase stabla i dužine stabla ($r = 0,785^{**}$) i suve mase korena i dužine korena ($r = 0,700^{**}$). Međutim, u njihovom istraživanju postojala je značajna pozitivna korelisanost između suve mase korena i suve

mase stabla ($r = 0,278^{**}$), dok ovde taj odnos nije bio statistički značajan. U uslovima osmotskog stresa većina osobina korena je bila međusobno pozitivno korelisana i u većem stepenu u odnosu na njihovu povezanost u uslovima bez osmotskog stresa. To je pokazalo da je stres delovao na sve ispitivane osobine korenovog sistema te da će izbor bilo koje od ovih osobina korena poboljšati performanse drugih osobina u uslovima stresa. Ahmad i sar. (2017) navode da se suva masa korena, maksimalna dužina korena, ukupna dužina korena, odnos korenskih izdanaka i broj bočnih (seminalnih) korenova smatraju najboljim osobinama korena za otpornost na sušu.

Kao i u uslovima bez osmotskog stresa statistički najjača negativna korelisanost pokazala se između ugla seminalnih korenova i distance do prve grane na primarnom korenu ($r = -0,580^{**}$), s'tim što je stepen korelisanosti bio nešto niži. Ovo ukazuje da će korenovi sa uskim uglom rasta seminalnih osa da se granaju na većoj dubini nego korenovi sa širokim uglom rasta seminalnih osa. Genotipovi sa uskim uglom rasta seminalnih korenova imaju tendenciju da u uslovima nedostatka vode rastu dublje u poređenju sa onim sa širim uglom rasta seminalnih korenova u ranim fazama rasta (Wasson i sar., 2012; Richard i sar., 2015). Suva masa stabla i odnos suve mase korena i suve mase stabla bili su statistički značajno negativno korelisani ($r = -0,498^*$). Ovakvu korelisanost dobili su i Chen i sar. (2021). Ovo potvrđuje činjenicu da je stepen smanjenja rasta izdanka usled osmotskog stresa bio veći nego kod korena, što je uticalo na veće smanjenje nadzemne biomase, u odnosu na podzemnu i na povećanje odnosa korena i izdanka. Lemoine i sar. (2013) navode da umereni vodni stres ograničava rast izdanka, dok je njegov uticaj na rast korena mali. Mahajn i Tuteja (2005) su objavili da je rast listova generalno osetljiviji na stres nego što je rast korena. To često dovodi do povećanja odnosa koren/stablo kada je voda ograničena. Taj odnos nije bio statistički značajan u odsustvu osmotskog stresa, čime se potvrđuje da stres usled suše značajno utiče na preraspodelu asimilata između korena i stabla. Broj bočnih (seminalnih) korenova i dužina primarnog korena bili su takođe statistički značajno negativno korelisani ($r = -0,487^*$). Genotipovi sa dužim primarnim korenom, imali su manji broj bočnih (seminalnih) korenova, dok su genotipovi sa kraćim primarnim korenom imali veći broj bočnih (seminalnih) korenova. Iako se smatra da su duži korenovi sistemi sa uskim uglom rasta seminalnih korenova vitalni za otpornost na sušu kod pšenice, Khadka i sar. (2020) navode da su korenovi sistemi sa velikim brojem bočnih korenova u predelu krune koji se nalaze blizu površine tla tolerantniji na sušu u ranim fazama rasta.

5.2.5 Indeksi stresa

Indeksi stresa ukazuju na nivo suše na osnovu gubitka prinosa u uslovima stresa u odnosu na normalne uslove (Mitra, 2001). Oni ukazuju na otpornost genotipa na stres ili osetljivost genotipa na stres (Fernandez, 1992). Otpornost genotipa na sušu definisao je Hall (1993) kao relativni prinos genotipa u poređenju sa drugim genotipovima podvrgnutim istim nivoom stresa usled suše. Genotip otporan na sušu može se definisati kao onaj koji daje značajno veći prinos od proseka u uslovima gde je dostupnost vode za useve ograničena nekim aspektom životne sredine (Dodig, 2010). Osetljivost genotipa na sušu se često meri kao funkcija smanjenja prinosa usled suše (Blum, 1988). Da bi se razlikovali genotipovi otporni na stres predloženo je nekoliko selekcionih indeksa stresa. Fischer i Maurer (1978) su definisali indeks osetljivosti na stres – *stress susceptibility index* (SSI) koji se zasniva na minimiziranju smanjenja prinosa pod stresnim uslovima u odnosu na povoljne uslove sredine. Guttieri i sar. (2001) ističu da vrednosti SSI indeksa manje od jedinice ukazuju na nisku osetljivost na sušu, odnosno visoku stabilnost prinosa, dok vrednosti veće od jedinice ukazuju na visoku osetljivost na sušu, tj. manju stabilnost prinosa. Fernandez (1992) je definisao napredniji indeks, indeks tolerantnosti na stres – *stress tolerance index* (STI) koji se može koristiti za identifikaciju genotipova koji daju visoke prinose i u optimalnim i u stresnim uslovima. STI izdvaja one genotipove koji daju najveće prinose u optimalnim uslovima, kada ne postoji vodni deficit, dok u uslovima suše imaju najmanje smanjenje prinosa. Genotipovi sa visokim vrednostima STI imaju dobre prinose i u optimalnim i u stresnim uslovima, dok niske vrednosti STI ukazuju na smanjenje

prinosa u sušnim u odnosu na optimalne uslove. Kada će se koji selekциони indeks stresa iskoristiti zavisi od intenziteta suše (Dodig, 2010). SSI se predlaže kao korisni indikator gde je stres usled suše ozbiljan, dok se STI predlaže za uslove gde je stres manji, umeren (Sio-Se Mardeh i sar., 2006). Ipak, Dodig i sar. (2008) su pokazali da SSI može biti koristan selekциони indeks i u uslovima umerenog stresa usled suše.

Kako ova studija nije uključivala računanje prinosa i komponenti prinosa, indeksi stresa su izračunati ekstrapolacijom prinosa na ukupnu biomasu biljaka. Indeksi osetljivosti i tolerantnosti na sušu izračunati su na osnovu srednjih vrednosti ukupne biomase 19 genotipova pšenice u ne stresnim (Y_p) i stresnim (Y_s) uslovima (Tabela 15), pri čemu je ukupna biomasa predstavljena kao težina ukupne suve materije biljke (suva masa korena i suva masa stabla). Indeks osetljivosti na sušu (SSI) imao je vrednosti u intervalu od 0,24 kod genotipa Dika x Donska, do 2,49 kod genotipa Pobeda (Tabela 15). Genotipovi sa vrednostima SSI indeksa manjim od jedan smatraju se otpornim na sušu jer je njihovo smanjenje prinosa u uslovima suše manje od srednjeg smanjenja prinosa svih ispitivanih genotipova (Bruckner i Frohberg 1987; Sio-Se Mardeh i sar., 2006).

Tabela 15. Srednje vrednosti ukupne biomase u uslovima bez stresa (Y_p) i stresnim uslovima (Y_s), indeks osetljivosti na sušu (SSI) i indeks tolerantnosti na sušu (STI) 19 genotipova pšenice

Rb.	Genotip	Y_p	Y_s	SSI	STI
1	Pobeda	30,9	22,8	2,49	0,81
2	WWBMC2	27,0	24,7	0,81	0,76
3	Euklid	29,3	25,6	1,20	0,86
4	Phoenix	32,2	30,0	0,65	1,11
5	Z. Rosa	30,5	25,2	1,56	0,88
6	Dika	29,7	26,2	1,12	0,89
7	Brigant	31,2	25,9	1,62	0,93
8	Ingenio	33,5	26,1	2,10	1,00
9	CHI-4	29,7	25,7	1,28	0,88
10	Donska semi-dwarf	30,9	27,5	1,05	0,97
11	NS 40S	27,8	22,3	1,88	0,71
12	Euklid x CHI-4	29,9	28,6	0,41	0,98
13	Dika x Ingenio	29,9	29,0	0,29	0,99
14	Pobeda x Donska	28,7	27,8	0,30	0,91
15	Phoenix x NS 40S	27,2	26,3	0,31	0,82
16	Pobeda x Brigant	25,6	23,9	0,63	0,70
17	Dika x Donska	27,9	27,2	0,24	0,87
18	Z. Rosa x Ingenio	30,2	27,8	0,76	0,96
19	WWBMC2 x Ingenio	28,9	28,1	0,26	0,93
	Prosek	29,5	26,4		

Na osnovu ovog indeksa stresa najmanje osetljiv na sušu, tj. najotporniji na sušu pokazao se genotip Dika x Donska (0,24), a za njim su sledili genotipovi WWBMC2 x Ingenio (0,26), Dika x Ingenio (0,29), Pobeda x Donska (0,30), Phoenix x NS 40S (0,31), Euklid x CHI-4 (0,41), Phoenix (0,62), Pobeda x Brigant (0,63), Z. Rosa x Ingenio (0,76), WWBMC2 (0,81). Kao najosetljiviji na sušu izdvojio se genotip Pobeda (2,49), a zatim Ingenio (2,10), NS 40S (1,88), Brigant (1,62), Z. Rosa (1,56), CHI-4 (1,28), Euklid (1,20), Dika (1,12) i Donska semi-dwarf (1,05). Sve kombinacije ukrštanja pokazivale su vrednost SSI indeksa manju od jedan, dok je prosečna vrednost iznosila

0,40. Sa druge strane vrednosti SSI indeksa roditeljskih genotipova (osim genotipa Phoenix i WWBMC2) bile su veće od jedan i u proseku iznosile 1,43. To govori da je izbor roditelja za kombinaciona ukrštanja bio dobar i da je dobijeno potomstvo otpornije na sušu u odnosu na roditeljske genotipove. Najniže vrednosti indeksa tolerantnosti na sušu (STI) imali su genotipovi Pobeda x Brigant (0,70), NS 40S (0,71) i WWBMC2 (0,76). Ovi genotipovi su pokazivali niske vrednosti ukupne biomase u uslovima bez stresa i njeno značajno smanjenje u uslovima osmotskog stresa pri primenjenom tretmanu PEG-om. Najviše vrednosti ovog indeksa zabeležene su kod genotipa Phoenix (1,11) i Ingenio (1,00), za koje se pokazalo da imaju visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase u uslovima bez stresa, dok je njeno smanjenje u stresnim uslovima bilo zadovoljavajuće.

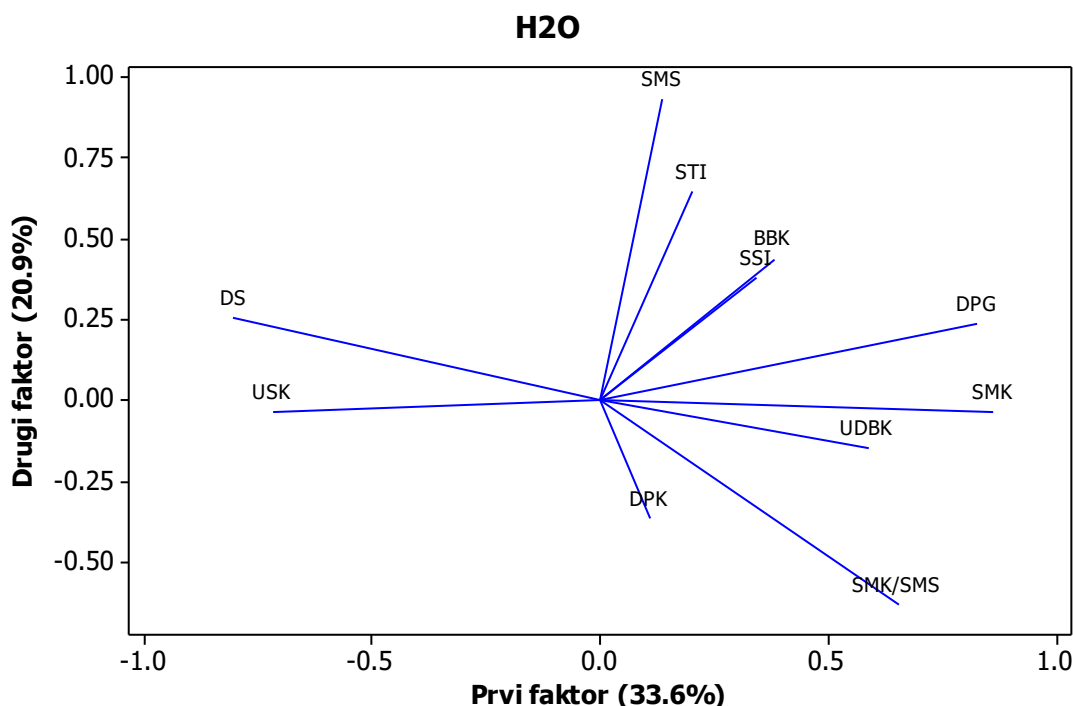
Razlike u ukupnoj biomasi genotipova u uslovima bez stresa i stresnim uslovima ukazivale su na njihovu diferencijalnu otpornost i osetljivost na sušu što se može objasniti smanjenjem ukupne biomase kao i indeksima stresa. Genotipovi Pobeda i Ingenio su pokazivali najveće smanjenje ukupne biomase u stresnim uslovima pri primenjenom tretmanu PEG-om (26,24% i 22,12%) što znači da su bili veoma osetljivi na sušu. O tome govore i njihove visoke vrednosti SSI indeksa. Međutim ovi genotipovi su pokazivali i visoke vrednosti STI indeksa, što znači da imaju visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase u optimalnim, a zadovoljavajući u stresnim uslovima sredine. Nasuprot ovih genotipova, genotip Pobeda x Brigant je pokazivao relativno nisku vrednost STI indeksa, i takođe nisku vrednost SSI indeksa. Za njega se može reći da nema visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase, ali ima nisku osetljivost na sušu. Smanjenje ukupne biomase usled dejstva primenjenog tretmana PEG-om kod ovog genotipa nije bilo značajno (6,64%). Pet genotipova: Dika x Donska, WWBMC2 x Ingenio, Dika x Ingenio, Pobeda x Donska, Phoenix x NS 40S su imali najmanje smanjenje ukupne biomase pod primenjenim tretmanom (2,52%; 2,76%; 3,01%; 3,14%; 3,31%, respektivno). Njihove niske vrednosti SSI indeksa i visoke vrednosti STI indeksa ukazuju da ovi genotipovi imaju ujednačenu superiornost i u stresnim i u uslovima bez stresa. Odabrani roditeljski genotipovi sa područja Srbije (Pobeda, Z. Rosa i NS 40S) imali su visoke vrednosti STI i SSI indeksa, čime se potvrđuje da su genotipova sa ovih prostora sa visokim potencijalom za proizvodnju ukupne biomase, ali visokom osetljivošću na sušu (Dodig i sar., 2008).

5.2.6 Korelisanost indeksa stresa i ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice

Da bi se odredila zavisnost između ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice i izračunatih indeksa stresa (SSI i STI) primenjena je faktorska analiza. Faktorska analiza predstavlja jednu od multivarijacionih metoda koja za cilj ima utvrđivanje međusobne zavisnosti velikog broja varijabli istovremeno. Korelisanost indeksa stresa (SSI i STI) i vrednosti ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice u odsustvu i prisustvu osmotskog stresa prikazana je u formi biplota na Graficima 2 i 3, po redosledu.

Fernandez (1992) je ukazao da ugao između vektora biplota kao i njihov pravac ukazuju na jačinu i korelaciju između dva parametra. Oštar ugao između dva vektora označava pozitivnu korelaciju između izračunatih parametara, tup ugao – negativnu, dok prav ugao znači da nema korelacije između parametara. Shodno tome, u odsustvu osmotskog stresa, SSI indeks je bio u najjačoj pozitivnoj zavisnosti sa brojem bočnih (seminalnih) korenova, a STI indeks sa suvom masom stabla. Genotipovi sa većim brojem bočnih (seminalnih) korenova bili su i najviše osetljivi na stres te bi se selekcijom genotipova sa manjim brojem bočnih (seminalnih) korenova u uslovima bez osmotskog stresa birali indirektno i najmanje osetljivi genotipovi na sušu. Takođe, broj bočnih

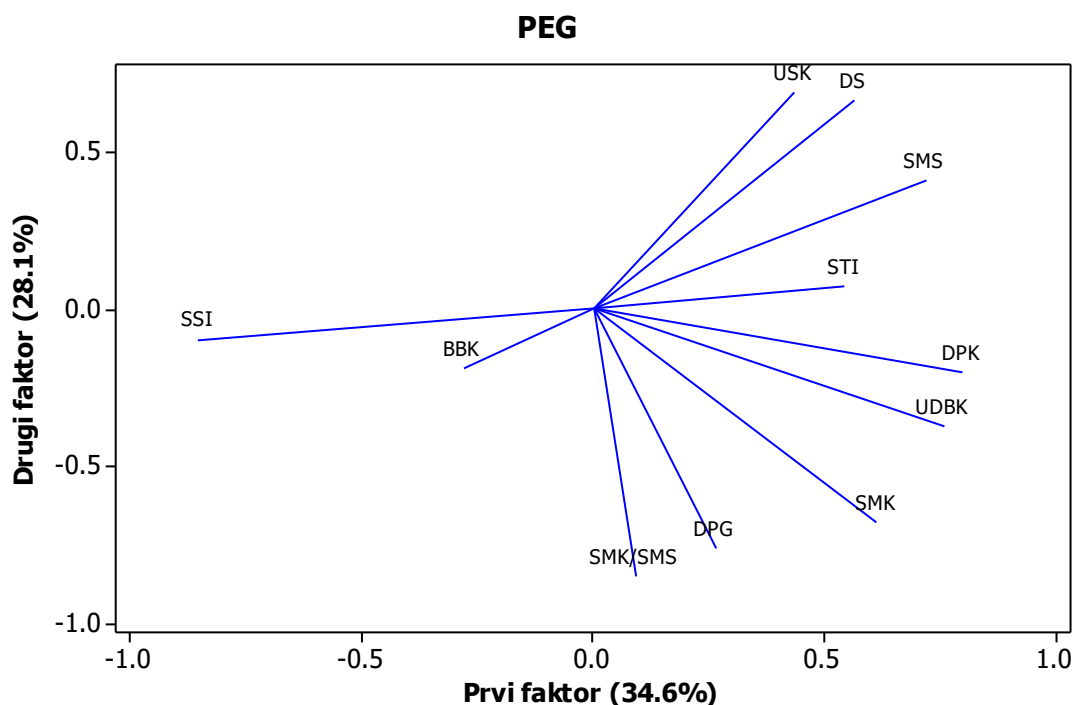
(seminalnih) korenova je bio u značajnoj pozitivnoj korelaciji i sa STI indeksom. To potvrđuju i neka prethodna istraživanja koja su istraživala vezu između osobina arhitekture korenovog sistema klijanaca pšenice i komponenti prinosa. Utvrđeno je da su broj bočnih (seminalnih) korenova i ukupna dužina korena pozitivno povezani sa nadzemnom biomasom, brojem zrna po klasu i prinosom zrna (Xie i sar., 2017). Maccaferri i sar. (2016) i Zheng i sar. (2019) su utvrdili pozitivnu korelaciju broja seminalnih korenova i ukupne dužine korena u fazi klijanja sa prinosom zrna. Međutim, sa druge strane neka istraživanja ukazuju da prekomerna masa korena ne samo da produžava period rasta useva, već dovodi do jake konkurencije za efektivnu asimilaciju unutar biljke (Gonzales i sar., 2011). Passioura (1983) je pokazao da veliki broj izraslih korena (previše korena) izaziva neefikasnu potrošnju ugljenih hidrata i gubitak prinosa. Jaka pozitivna korelacija STI indeksa i suve mase stabla ukazuje da se odabirom genotipova sa većom nadzemnom biomasom u uslovima bez stresa indirektno biraju i genotipovi sa većim vrednostima STI indeksa, tj. oni koji imaju visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase u optimalnim uslovima, pri čemu će smanjenje ukupne biomase kada nastupe stresni uslovi sredine biti zadovoljavajuće. Značajnu pozitivnu zavisnost sa SSI i STI indeksom pri odsustvu stresa, pokazivala je distanca do prve grane na primarnom korenu, suva masa korena, ukupna dužina bočnih korenova, odnos suve mase korena i suve mase stabla. Može se zaključiti da su genotipovi sa većom ukupnom dužinom korenovog sistema, dubljim korenom i većim vrednostima suve mase stabla i korena kao i njihovog odnosa doprinosili većim vrednostima ukupne biomase u optimalnim uslovima. Važnost ukupne biomase za povećanje prinosa u optimalnim uslovima sredine utvrdili su Reynolds i sar. (2007) i Dodig i sar. (2015).



Grafik 2. Faktorska analiza indeksa stresa i ispitivanih osobina korena i stabla pšenice u odsustvu osmotskog stresa; SSI – indeks osetljivosti na stres, STI – indeks tolerantnosti na stres, DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Dužina primarnog korena je bila u veoma slaboj pozitivnoj korelaciji sa oba indeksa stresa, SSI i STI te nije značajno doprinosila ni povećanju osetljivosti genotipova ni povećanju njihovog potencijala za proizvodnju ukupne biomase. SSI i STI indeks su bili u jakoj negativnoj korelaciji sa dužinom stabla i uglom seminalnih korenova. Genotipovi sa dužim stablom i većim uglom seminalnih korenova, tj. širim, a plićim korenom imali su najmanju osetljivost, ali i najmanji potencijal za proizvodnju ukupne biomase. Li i sar. (2019) su pokazali da su genotipovi pšenice sa dubokim, a uskim korenovim sistemom imali veće prinose zrna od onih sa plitkim korenom. Sa druge strane, duže stablo, tj. brži rani porast, doprinosilo je manjoj osetljivosti genotipova na stres. Brži rani porast doprinosi brzom pokrivanju tla što ima jasnu korist u očuvanju površine vlažnosti zemljišta, naročito u sredinama sa čestim padavinama rano u toku sezone (Richards i Lukacs, 2002). Međutim, veća genetička dobit povezana sa bržim pokrivanjem tla verovatno neće biti realizovana kod useva koji se uzgajaju uglavnom na uskladištenoj vlazi u zemljištu (tj. u odsustvu padavina rano u toku sezone).

Korelacija vrednosti osobina u uslovima osmotskog stresa usled primenjenog tretmana PEG-om sa indeksima suše je bila nešto drugačija (Grafik 3). Većina ispitivanih osobina (osim broja bočnih, seminalnih korenova) je bila u pozitivnoj korelaciji sa STI indeksom. Jaku pozitivnu korelisanost sa ovim indeksom pokazivale su osobine: suva masa stabla (kao i uslovima bez osmotskog stresa), dužina primarnog korena, ukupna dužina bočnih korenova, dužina stabla, suva masa korena i distanca do prve grane na primarnom korenu.



Grafik 3. Faktorska analiza indeksa stresa i ispitivanih osobina korena i stabla pšenice pri primenjenom tretmanu PEG-om; SSI – indeks osetljivosti na stres, STI – indeks tolerantnosti na stres, DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla.

Genotipovi sa dužim primarnim i bočnim korenovima, većom dubinom grananja, dužim i težim stablom i korenom imali su veće vrednosti ukupne biomase u stresnim uslovima, pri čemu to smanjenje u odnosu na uslove bez osmotskog stresa nije bilo izraženo. Od svih osobina korena, većim vrednostima STI indeksa najviše su doprinosile dužina korena, kako primarnog, tako i bočnih i suva masa korena. Ovakvi rezultati u skladu su sa istraživanjem Jain i sar. (2014). Ovi autori su utvrdili značajnu pozitivnu korelaciju STI indeksa i suve mase korena i naveli da biomasa korena i njene komponente imaju pozitivnu korelaciju sa prinosom zrna u uslovima suše. Takođe, navode, kako je prinos složena osobina, te selekcija zasnovana samo na prinosu u uslovima suše, neće voditi povećanju prinosa. Međutim, selekcija zasnovana na suvoj masi korena u kombinaciji sa nadzemnim osobinama, poput suve mase izdanka u uslovima jakog stresa usled suše će poboljšati efikasnost selekcije. Ehdiaie i sar. (2012) su primetili da su genotipovi sa većom biomasom korena imali veći prinos zrna pod terminalnom sušom usled velike fenotipske plastičnosti korenovog sistema u uslovima suše. Studija Jain i sar. (2014) potvrđuje ovu hipotezu da se genotipska varijabilnost zasnovana na odgovoru korenovog sistema uslovima kada ima vode, i u slučaju vodnog deficita, može koristiti za identifikaciju superiornih genotipova sa visokim potencijalom za prinos. Srednje jaku pozitivnu korelisanost sa STI indeksom imali su odnos suve mase korena i suve mase stabla i ugao seminalnih korenova. Nasuprot STI indeksa, sa kojim su sve ispitivane osobine osim broja bočnih korenova, bile u pozitivnoj korelaciji, SSI indeks je imao negativnu korelaciju sa svim ispitivanim osobinama osim sa brojem bočnih (seminalnih) korenova i odnosom suve mase korena i suve mase stabla. To znači da su veće vrednosti ovih osobina u uslovima stresa doprinosile smanjenju osetljivosti na stres, u odnosu na uslove bez osmotskog stresa, gde je ta korelacija bila pozitivna. Tako je bilo i sa dužinom primarnog korena; značajna negativna korelisanost SSI indeksa i ove osobine ukazuje na njen značaj u uslovima suše. Duži korenovi sistemi mogu izvući više vode iz dubine zemljišta, čime se izbegava nedostatak vode u kritičnim fazama rasta, što onda rezultira višim žetvenim indeksom i smanjenim gubitkom vode dubokom drenažom (Ludlow i Muchow, 1990). Duboko uskladištena voda je predvidljivija od varijabilnih sezonskih padavina i pretvara se u zrno sa dvostruko većom efikasnošću u odnosu na sezonske padavine, jer se koristi kasnije u toku rasta useva, tokom perioda nalivanja zrna, kada korenovi sistemi već sežu u dublje slojeve zemljišta (Wasson i sar., 2012). Xie i sar. (2017) su utvrdili da su komponente prinosa (broj zrna po jedinici površine, broj zrna po klasu i biomasa biljaka) bile manje kod linija pšenice sa manjom dužinom korena, dok su linije sa većom dužinom korena imale najveći prinos i biomasu. Kao i u uslovima bez osmotskog stresa, jaku negativnu povezanost sa SSI indeksom pokazivale su dužina stabla i ugao seminalnih korenova, dok je najjaču pozitivnu povezanost pokazivao broj bočnih (seminalnih) korenova.

Uzimajući u obzir oba indeksa stresa, i njihovu korelisanost sa ispitivanim osobinama korena i stabla, prednost bi se mogla dati STI indeksu. Nouraein i sar. (2013) i Mohammadijoo i sar. (2015) su pokazali da je STI indeks imao više prednosti za selekciju superiornih genotipova u varijabilnim uslovima sredine (kada se smenjuju sušne i povoljne godine). I u uslovima bez i sa osmotskim stresom usled primenjenog tretmana PEG-om, vrednosti suve mase stabla i suve mase korena bile su u jakoj pozitivnoj korelaciji sa STI indeksom, naročito vrednosti izmerene u uslovima stresa. Važnost ukupne biomase za povećanje prinosa naročito u uslovima suše utvrdili su Whan i sar. (1991) i Quarrie i sar. (1999). Veća proizvodnja ukupne biomase, naročito u sušnim uslovima, predstavlja prednost, posebno u fazi nalivanja zrna jer bi translokacija asimilata iz vegetativnih delova biljke u seme značajno doprinosila povećanju prinosa (Pheloung i Siddique, 1991). Tako, ukupna biomasa predstavlja pouzdan selekциони kriterijum za selekciju superiornih genotipova i u stresnim i u uslovima sredine bez stresa.

5.2.7 Heterozis za ispitivane osobine korena i stabla klijanaca pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa

Heterozis ili hibridni vigor prvi put je opisao Shull 1914. kako bi objasnio prednost odnosno bujnost F1 potomstva u odnosu na roditelje. Objavljen je veliki broj radova u kojima je razmatran mehanizam oprašivanja i pojava vigora hibrida kod različitih biljnih vrsta pa tako i pšenice. Prema Shull-u (1952), Darwin je davne 1876. ustanovio da su potomstva koja potiču iz samooplodnje manje bujna nego potomstva dobijena stranooplodnjom. Uopšteno je heterotični efekat više izražen kod stranooplodnih vrsta, ali se hibridni vigor očekuje i kod samooplodnih vrsta kakva je pšenica. Heterozis može biti izražen u raznim svojstvima hibridnih biljaka. Različita svojstva biljke u različitim hibridnim kombinacijama mogu pokazivati različiti stupanj heterotičnog efekta. Kod nekih kombinacija ukrštanja heterotični efekat može biti i negativan u odnosu na prosek roditelja, pa čak i u odnosu na slabijeg roditelja. U oplemenjivanju pšenice se heterozis uglavnom ne koristi ciljano (osim kod hibridne pšenice), međutim, indikativna je pojava visokih vrednosti heterozisa za prinos i komponente prinosa u različitim kombinacijama ukrštanja. Kod mnogih ukrštanja u kojima je procenjen visok pozitivni heterozis, velika je verovatnoća izbora novih linija sa poželjnim osobinama (Barić i sar., 2008).

Za pojavu heterozisa vrlo je važan izbor roditelja za ukrštanje. Poželjno je da roditelji imaju visoke srednje vrednosti za osobinu/osobine za koju se vrši oplemenjivanje i da imaju različito poreklo ili da su iz dve germplazme (Barić i sar., 2004). Očekuje se da će heterozis hibrida biti veći što je veća genetska divergentnost između njegovih roditelja (Melchinger, 1999). Međutim, heterozis se povećava srazmerno genetičkoj divergentnosti roditelja do izvesnog stepena, a zatim opada sa daljim povećanjem divergentnosti roditelja (Moll i sar., 1965). Kombinacijom roditelja iz različitih oplemenjivačkih programa može se očekivati pojava pozitivnog heterozisa (Jordaan i sar., 1999), iako ne u svim kombinacijama (Briggle 1963). Melchinger (1999) je proučavajući pojavu heterozisa kod različitih vrsta (kukuruza, pšenice), utvrdio njegovu pojavu u nekim kombinacijama ukrštanja između genetski veoma sličnih roditelja, dok je u nekim kombinacijama ukrštanja genetski različitih roditelja heterozis izostao. Očekuje se da će se superiorno potomstvo dobiti iz ukrštanja roditelja koji se razlikuju u jednom ili nekoliko osobina (Barić i sar., 2000). Heterozis pomaže oplemenjivačima da eliminišu manje produktivna ukrštanja u ranim generacijama i od velike je važnosti kao sredstvo za povećanje produktivnosti useva (Chaudhary i sar., 2018). Heterozis se uopšteno manifestuje u pozitivnom smeru, kao što je superiornost u adaptaciji, prinosu, kvalitetu, otpornosti na stresne abiotičke i biotičke činioce spoljašnje sredine, zrelosti i opštoj vitalnosti u odnosu na roditelje, međutim u nekim slučajevima, može biti u negativnom smeru, kod visine biljke i količine usvojenih toksičnih materija, što *de facto* ne znači i nešto što je nepoželjno, naprotiv, za ove osobine takav smer heterozisa je poželjan.

Tradicionalno, oplemenjivanje pšenice u regionu jugo-istočne Evrope, kome pripada i Srbija, je zasnovano na prinosu kao glavnom kriterijumu, odnosno ukrštanju adaptiranih lokalnih linija i sorti sa prinosnim genotipovima iz drugih područja. Sličan princip je primenjen u ovom radu. Na osnovu rezultata iz prve faze ispitivanja klijanaca 101-og genotipa pšenice odabrani su najbolji genotipovi po pojedinim osobinama za ukrštanja (Tabela 3). Jedini izuzetak je bio ugao seminalnih korenova, gde je izabrano par genotipova sa kontrastnim (uskim i širokim) uglovima. Ideja je bila da se ciljanim ukrštanjem u jednom genotipu kombinuje/akumulira što više pozitivnih alela za osobine korena i stabla kako bi se u ranim generacijama odabrale linije sa boljim ranim porastom. Od ukupno 18 odabranih genotipova za roditelje, četiri genotipa je bilo poreklom iz Srbije (Dika, Pobeda, Z. Rosa i NS 40S), dva iz regiona (L-1 i Xt 9.26), dok su ostali genotipovi bili iz raznih delova sveta (Kina, SAD, Australija, zapadna Evropa, bivše zemlje Sovjetskog Saveza). Neki od genotipova su izabrani na osnovu više kriterijuma (Tabela 3). Od 16 kombinacija ukrštanja sa 18 izabranih roditelja, samo kod 8 ukrštanja je dobijeno dovoljno hibridnog semena za sva dalja ispitivanja (hidropon, saksije). Procenjene vrednosti heterozisa kod pomenutih osam F1 potomstva

nastalog iz ukrštanja odabranih roditeljskih genotipova za osam ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice u uslovima bez i sa osmotskim stresom prikazane su u Tabeli 16.

Voda – Posmatrajući sve ispitivane osobine korena i stabla, pet od devet osobina pokazalo je pozitivnu prosečnu vrednost heterozisa (prosek svih osam ukrštanja): dužina primarnog korena, ukupna dužina bočnih korenova, ugao seminalnih korenova, dužina stabla i odnos suve mase korena i suve mase stabla. Negativna prosečna vrednost heterozisa utvrđena je za distancu do prve grane na primarnom korenu, broj bočnih (seminalnih) korenova i suhu masu korena i stabla. Sve procenjene i pozitivne i negativne prosečne vrednosti heterozisa bile su manje od 10%, osim prosečnih vrednosti za ugao seminalnih korenova i za distancu do prve grane na primarnom korenu. Najviša prosečna pozitivna vrednost heterozisa utvrđena je za ugao seminalnih korenova (15,26%), dok je najviša negativna vrednost heterozisa bila za distancu do prve grane na primarnom korenu (-31,10%). U proseku, F1 potomstvo dobijeno iz ukrštanja odabranih roditeljskih genotipova je imalo kraću distancu do prve grane na primarnom korenu, tj. pliću dubinu grananja korenovog sistema i veći ugao seminalnih korenova, tj. šire korenove sisteme. Dakle, najviše vrednosti heterozisa kako pozitivnog tako i negativnog, u uslovima bez osmotskog stresa utvrđene su za osobine koje opisuju arhitekturu korenovog sistema. Prethodna istraživanja su pokazala da je navedena arhitektura korenovog sistema sa širim i plićim korenovim sistemom pogodnija za uslove povremenih padavina kada se jave u toku prolećnog perioda godine, koji mogu da usvoje površinsku vodu, koja brzo otiče u dublje slojeve tla (Liao i sar., 2006). Nasuprot ovakvoj arhitekturi korenovog sistema, genotipovi pšenice sa užim i dubljim korenovima su pogodniji za uslove terminalne suše, kada je voda uskladištena u dubini zemljišta (Manschadi i sar., 2006; Mace i sar., 2012; Uga i sar., 2013; Christopher i sar., 2013) poput one koja se javlja u oblastima sa Mediteranskim tipom klime. Kišni periodi se javljaju rano u toku sezone, tokom hladnih i vlažnih zimskih meseci; dok su leta toplija i sušna. Tako se deficit vode javlja tokom proleća i leta, kada maksimalna dubina korena omogućuje ekstrakciju duboko uskladištene vode za fazu nalivanja zrna. Svaki dodatni milimetar vode ekstrahovan tokom faze nalivanja zrna doprinosi povećanju prinosa od 55 kg/ha (Manschadi i sar., 2008).

Za dužinu primarnog korena utvrđena je pozitivna vrednost heterozisa za sve kombinacije ukrštanja osim za kombinaciju Phoenix x NS 40S. Pet od osam kombinacija ukrštanja imalo je vrednosti heterozisa veće od proseka. Najnižu vrednost imala je kombinacija Dika x Ingenio (2,98%), dok su najviše vrednosti izračunate za kombinacije WWBMC2 x Ingenio (17,03%) i Pobeda x Donska (16,81%). Procenjene vrednosti heterozisa u ovim kombinacijama ukrštanja ukazuju na veću verovatnoću izdvajanja linija sa dužim primarnim korenom.

Za distancu do prve grane na primarnom korenu utvrđen je negativni heterozis za sve kombinacije ukrštanja osim za kombinaciju Pobeda x Donska. Pet od osam kombinacija ukrštanja imalo je veće negativne vrednosti od prosečne. Najveće negativne vrednosti heterozisa za ovu osobinu utvrđene su kod kombinacija Z. Rosa x Ingenio (-46,48%) i Phoenix x NS 40S (-43,45%). Slična je situacija bila i za osobinu broj bočnih (seminalnih) korenova. Većina kombinacija ukrštanja je pokazivala negativne vrednosti heterozisa, osim kombinacija WWBMC2 x Ingenio, gde je ta vrednost bila pozitivna, i Pobeda x Brigant, gde je ta vrednost bila nula. Kombinacije Phoenix x NS 40S i Dika x Ingenio imale su najveće negativne vrednosti -16,36% i 16,13%. Negativan heterozis za ovu osobinu ne može se smatrati poželjnim, s'obzirom da veća dubina grananja i veći broj bočnih korenova doprinose boljem ukupnom usvajanju vode iz tla, u optimalnim, a naročito u uslovima osmotskog stresa (Bengough i sar., 2004; Asseng i sar., 2007; Manschadi i sar. 2008; Watt i sar., 2008; Lilley i Kirkegaard, 2011;). Može se zaključiti da potomstvo dobijeno iz ovih kombinacija ukrštanja nije heterotično za navedene osobine u uslovima bez osmotskog stresa.

Kod ukupne dužine bočnih korenova pozitivan heterozis procenjen je za kombinacije Dika x Ingenio, Pobeda x Donska, Pobeda x Brigant, Dika x Donska i WWBMC2 x Ingenio. Negativan heterozis imale su kombinacije Euklid x CHI-4, Phoenix x NS 40S i Z. Rosa x Ingenio. Tri kombinacije ukrštanja imale su vrednosti veće od proseka, dok je pozitivna i najviša vrednost

heterozisa uočena kod kombinacije Pobeda x Donska (20,29%), te se od ove kombinacije može očekivati heterotično potomstvo u pogledu ukupne dužine bočnih korenova.

Ugao seminalnih korenova je bila osobina za koju je u uslovima bez osmotskog stresa procenjen najviši stepen heterozisa. Sve kombinacije ukrštanja imale su pozitivne vrednosti, a pet od osam i vrednosti iznad proseka. Najniža vrednost heterozisa utvrđena je kod kombinacije Pobeda x Donska (2,04%), dok je najvišu imala kombinacija Phoenix x NS 40S (28,05%).

Kod osobine dužina stabla, sve kombinacije ukrštanja su imale pozitivne vrednosti heterozisa osim kombinacije Pobeda x Brigant. Međutim, sve procenjene vrednosti heterozisa bile su manje od 10%. Najvišu vrednost je imala kombinacija WWBMC2 x Ingenio (9,61%), te se može smatrati da će potomstvo dobijeno iz ove kombinacije ukrštanja pokazivati bolji nadzemni porast u optimalnim uslovima.

U slučaju suve mase korena i stabla, utvrđene prosečne vrednosti heterozisa bile su negativne i niske (6,90% i 6,75%). Za suhu masu korena sve vrednosti heterozisa bile su negativne, a najboljom kombinacijom bi se mogla smatrati ona sa najmanjom negativnom vrednošću, Dika x Donska (-0,80%). Kod suve mase stabla, takođe su sve vrednosti heterozisa bile negativne osim u slučaju kombinacije, Euklid x CHI-4, te se ona može smatrati superiornijom u odnosu na druge u pogledu ove osobine.

Od svih kombinacija ukrštanja u uslovima bez osmotskog stresa izdvojile su se dve kombinacije koje su imale najviše vrednosti heterozisa, kako pozitivne, tako i negativne, za više osobina. Može se reći da su se te dve kombinacije ukrštanja izdvojile kao antagonističke u pogledu arhitekture korenovog sistema. Prva, Phoenix x NS 40S je pokazala najvišu pozitivnu vrednost za ugao seminalnih korenova, ali i jedinu negativnu vrednost heterozisa za dužinu primarnog korena. Takođe, imala je najveće negativne vrednosti za distancu do prve grane na primarnom korenu i za broj bočnih korenova. Dakle, potomstvo iz ove kombinacije ukrštanja je imalo kraći primarni koren, manju dubinu grananja korenovog sistema, manji broj bočnih (seminalnih) korenova i širi ugao seminalnih korenova. Tako se ova kombinacija ukrštanja može smatrati superiornom u pogledu arhitekture korenovog sistema, samo ukoliko se radi o ekstrakciji površinske vode u uslovima povremenih padavina, kako je gore navedeno. Međutim, za uslove gde je potrebno usvajanje duboko uskladištene vode, potomstvo iz ovog ukrštanja neće biti heterotično, tj. biće sa većom osetljivošću na stres. Nasuprot ove, kombinacija Pobeda x Donska je imala najnižu vrednost heterozisa za dužinu stabla, ali najviše vrednosti za dužinu primarnog i bočnih (seminalnih) korenova i jedina je imala pozitivnu vrednost heterozisa za distancu do prve grane na primarnom korenu. Takođe, imala je najnižu vrednost heterozisa za ugao seminalnih korenova. Tako je potomstvo iz ove kombinacije ukrštanja imalo kraće stablo, ali duži primarni koren i povoljniju arhitekturu korenovog sistema za ekstrakciju duboko uskladištene vode, kada nastupe nepovoljni uslovi usled suše: uže, a duže bočne (seminalne) korenove, i u većem broju. Pokazano je da selekcija za dublje korenove sisteme može značajno da poboljša usvajanje vode i azota (Manschadi i sar., 2006; Asseng i sar., 2007; Lilley i Kirkegaard, 2011). Takođe, veći broj bočnih (seminalnih) korenova i uzak ugao rasta se smatraju referentnim osobinama za selekciju u ranim fazama rasta u programima oplemenjivanja pšenice (Wasson i sar., 2012; Christopher i sar., 2013).

PEG – Za većinu ispitivanih osobina vrednosti heterozisa su bile veće u uslovima primenjenog tretmana PEG-om nego u uslovima bez primenjenog tretmana. Za sve osobine, izuzev broja bočnih korenova je utvrđena pozitivna prosečna vrednost heterozisa. Najveća prosečna vrednost heterozisa pokazala se za dužinu primarnog korena (24,55%) i dužinu stabla (15,62%), dok je najniža bila za suhu masu stabla (6,16%). Dobijeno F1 potomstvo je u proseku imalo duži primarni koren i duže stablo, u odnosu na svoje roditelje, u uslovima osmotskog stresa. Kako je dužina korena u fazi kljanaca ključna osobina za povećanje adaptabilnosti u sušnim uslovima sredine (Shahbazi i sar., 2012), a bolji nadzemni porast (brži razvoj listova i veća lisna površina) omogućuje zaklapanje sklopa listova čime se smanjuje isparavanje vode iz zemljišta i čuva vlaga za kasnije faze razvića

(Botwright i sar., 2002), možemo reći da je dobijeno F1 potomstvo bilo heterotično u pogledu ranog vigora (jačine i brzine ranog porasta) u uslovima osmotskog stresa.

Za dužinu primarnog korena utvrđen je pozitivan heterozis kod svih kombinacija ukrštanja. Pet od osam kombinacija je imalo vrednost heterozisa 10-30%, a samo jedna, vrednost heterozisa manju od 10% i dve kombinacije visoke vrednosti heterozisa, preko 30%. Najviše vrednosti za ovu osobinu u uslovima osmotskog stresa imale su kombinacije Pobeda x Brigant (52,44%) i Pobeda x Donska (46,89%). Visoke vrednosti heterozisa u ovim kombinacijama ukazuju da se mogu iskoristiti u cilju izdvajanja linija sa dužim primarnim korenima. Uočava se da se u obe superiorne kombinacije javlja kao majčinska komponenta genotip Pobeda, koja je dugo vremena bila jedna od vodećih sorti pšenice u proizvodnji u Srbiji. Takođe, javlja se kao majčinska komponenta i u kombinaciji Pobeda x Donska, koja je izdvojena kao superiorna u uslovima bez osmotskog stresa za većinu ispitivanih osobina korena, pa i dužinu primarnog korena. Ovo ukazuje da je genotip Pobeda dobar roditelj za kombinovanje osobina ranog porasta.

Za distancu do prve grane na primarnom korenu pet od osam kombinacija je imalo pozitivne vrednosti heterozisa, i tri kombinacije negativne. Pozitivne vrednosti heterozisa bile su ispod proseka, osim u slučaju kombinacije Pobeda x Donska, gde je procenjena vrednost heterozisa za ovu osobinu bila jako visoka (61,45%). To je ujedno bila i najviša vrednost heterozisa procenjena u uslovima bez i sa osmotskim stresom. Potomstvo iz ove kombinacije ukrštanja i u uslovima osmotskog stresa usled primenjenog tretmana PEG-om, imalo je velike vrednosti dubine grananja korenovog sistema, odnosno osmotski stres nije značajno zaustavio (odložio) grananje korenovog sistema. Tako se potomstvo iz ove kombinacije ukrštanja može smatrati superiornim u pogledu dubine na kojoj korenov sistem počinje da se grana, što predstavlja poželjnu osobinu u uslovima suše.

Jedina osobina za koju je procenjena prosečna vrednost heterozisa bila negativna u uslovima osmotskog stresa jeste broj bočnih (seminalnih) korenova. Šest kombinacija ukrštanja imalo je negativne vrednosti, i dve kombinacije vrednost nula. Usled procenjenih negativnih i nulih vrednosti, ne može se očekivati dobijanje heterotičnog potomstva iz ovakvih kombinacija ukrštanja za ovu osobinu. Za ukupnu dužinu bočnih korenova u uslovima osmotskog stresa situacija je bila drugačija. Prosečna procenjena vrednost heterozisa je bila pozitivna, ali niska, manja od 10%. Visoka vrednost heterozisa procenjena je u kombinaciji Pobeda x Donska (30,99%), te se ova kombinacija i za ovu osobinu može smatrati superiornom u uslovima osmotskog stresa.

Posle dužine primarnog korena, druga po redu osobina sa najvišom prosečnom vrednošću heterozisa u uslovima osmotskog stresa bila je dužina stabla (15,62%). Sve procenjene vrednosti heterozisa bile su pozitivne; najniža vrednost heterozisa utvrđena je kod kombinacije Euklid x CHI-4 (5,85%), a najviša za kombinaciju WWBMC2 x Ingenio (27,76%). Vrednosti heterozisa u uslovima osmotskog stresa, bile su veće u svim kombinacijama ukrštanja u odnosu na uslove bez primenjenog tretmana, te možemo zaključiti da se od ovakvih kombinacija očekuje heterotično potomstvo sa boljim nadzemnim porastom u uslovima osmotskog stresa. Takođe, kombinacija WWBMC2 x Ingenio se izdvojila kao najbolja i u uslovima bez primenjenog tretmana, te se može smatrati superiornom u odnosu na druge za dobijanje potomstva sa boljim nadzemnim porastom. Prosečne vrednosti heterozisa za suhu masu korena i stabla bile su pozitivne. Kao najbolja kombinacija ukrštanja za suhu masu korena izdvojila se Pobeda x Brigant, čija je vrednost heterozisa bila 27,50%, dok je kod suve mase stabla to bila WWBMC2 x Ingenio (14,21%).

Ukoliko ispitivane osobine aproksimiramo sa heterozisom za prinos, gde se tokom istraživanja 1980-ih i 1990-ih godina pokazalo da su najbolji hibridi pšenice imali heterozis od 13,5% (Bruns i Peterson, 1998), a većina hibrida heterozis od 10% (Morgan i sar., 1989), onda možemo ustanoviti da su vrednosti heterozisa za ispitivane osobine korena i stabla bile relativno visoke, naročito u uslovima osmotskog stresa. Može se zaključiti da je potomstvo dobijeno iz ukrštanja heterotično, odnosno tolerantnije na stres usled primenjenog tretmana PEG-om u odnosu

na roditeljske komponente. Najbolja ukrštanja koja bi trebalo izdvojiti su Pobeda x Donska i WWBMC2 x Ingenio. Ona su imala značajne heterotične efekte i u uslovima bez i sa primenjenim tretmanom PEG-om. Kombinacija Pobeda x Donska je pokazala značajan nivo heterozisa za većinu ispitivanih osobina korena, naročito u uslovima osmotskog stresa, a WWBMC2 x Ingenio za dužinu primarnog korena i dužinu stabla. Ukrštanjem F1 potomstva ove dve kombinacije mogla bi se dalje izvršiti akumulacija pozitivnih alela u jednom genotipu. Takva složena ukrštanja bi mogla da proizvedu poželjne transgresivne segregante za razvoj genotipova tolerantnih na sušu.

Tabela 16. Procenjeni heterozis kod 8 F1 potomstva iz ukrštanja za 8 ispitivanih osobina korena i stabla klijanaca pšenice (%)

	Osobina															
	DPK		DPG		BBK		UDBK		USK	DS			SMK		SMS	
Ukrštanja	H2O	PEG	H2O	PEG	H2O	PEG	H2O	PEG	H2O	H2O	PEG	H2O	PEG	H2O	PEG	
Euklid x CHI-4	10,85	10,04	-27,20	1,64	-8,47	0,00	-8,51	-1,07	13,16	3,13	5,85	-4,29	6,35	3,11	12,95	
Dika x Ingenio	2,98	10,48	-32,20	2,59	-16,13	-24,10	0,40	6,81	16,75	2,88	11,11	-14,30	4,13	-2,47	13,15	
Pobeda x Donska	16,81	46,89	6,25	61,45	-5,88	-25,00	20,29	30,99	2,04	1,70	10,26	-8,53	9,91	-7,16	10,71	
Phoenix x NS 40S	-0,72	7,57	-43,45	-14,2	-16,36	-19,30	-11,50	-4,94	28,05	8,07	22,08	-0,84	7,14	-11,40	-0,98	
Pobeda x Brigant	13,51	52,44	-30,10	19,50	0,00	-19,30	8,16	9,04	11,67	-4,01	11,00	-2,48	27,50	-21,20	-8,59	
Dika x Donska	12,93	16,59	-38,30	-8,99	-13,43	-22,60	1,70	4,35	4,50	6,36	13,87	-0,80	11,50	-9,54	-1,65	
Z. Rosa x Ingenio	3,85	26,92	-46,48	-0,44	-11,76	-1,64	-2,41	9,54	25,15	4,86	22,99	-15,20	6,56	-2,25	9,46	
WWMBC2 x Ingenio	17,03	25,47	-37,20	3,42	4,61	0,00	9,92	17,02	20,75	9,61	27,76	-8,72	1,47	-3,07	14,21	
Prosek	9,65	24,55	-31,10	8,12	-8,43	-13,99	2,26	8,97	15,26	4,07	15,62	-6,90	9,32	-6,75	6,16	

*Osobina USK je merena samo u uslovima bez vodnog stresa; DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

5.2.8 Multivarijaciona analiza ispitivanih genotipova pšenice u uslovima sa i bez osmotskog stresa

Analiza glavnih komponenti (Principal Components Analyses – PCA) je multivarijaciona statistička analiza za ispitivanje i pojednostavljivanje složenih i velikih skupova podataka. Glavne komponente objašnjavaju varijabilnost podataka na koncizan način, pri čemu se otkrivaju i prikazuju neke skrivene povezanosti i međuodnosi podataka. Na osnovu korelacija između ispitivanih osobina i ekstrahovanih klastera, korišćenjem analize glavnih komponenti moguće je oceniti varijabilnost ispitivanih genotipova na osnovu više različitih osobina i njihovu povezanost sa ispitivanim osobinama (Mohi-Uh Din i sar., 2021), sa ciljem da se izdvoje oni genotipovi koji su posebno dobri po nekim svojstvima od značaja za proces selekcije.

Voda - U uslovima bez osmotskog stresa PCA analizom dobijeno je ukupno devet glavnih komponenti, od čega su prve četiri pokazivale ajgenvrednosti veće od jedan. Vrednosti prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) bile su najveće i objasnile su 60,2% ukupne varijanse standardizovanih podataka (Tabela 17 i Grafik 4), i one su uzete u dalje razmatranje. Sam PC1 je objasnio 39,8% ukupne varijanse, a PC2 20,4%. Biplot dobijen PCA analizom (Grafik 4) ukazuje na međusobne odnose između ispitivanih roditeljskih (11) i F1 genotipova (8) na osnovu devet ispitivanih osobina klijanaca pšenice u uslovima bez osmotskog stresa.

Tabela 17. Izdvojene ajgenvrednosti i latentni vektori osobina klijanaca pšenice povezanih sa prve dve glavne komponente u uslovima bez i sa osmotskim stresom

Varijable	Glavne komponente			
	H2O		PEG	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Izdvojene ajgenvrednosti	3,58	1,83	3,12	2,8
Objašnjena varijansa (%)	39,8	20,4	34,7	31,1
Kumulativna varijansa (%)	39,8	60,2	34,7	65,8
Osobine klijanaca	Latentni vektori			
DPK	0,078	0,494	0,286	-0,437
DPG	0,412	-0,270	0,457	0,018
BBK	0,177	-0,476	0,026	0,264
UDBK	0,335	0,078	0,354	-0,316
USK	-0,370	0,175	-0,264	-0,416
DS	-0,404	-0,098	-0,223	-0,486
SMK	0,448	0,029	0,486	-0,172
SMS	0,000	-0,528	-0,073	-0,432
SMK/SMS	0,386	0,361	0,471	0,117

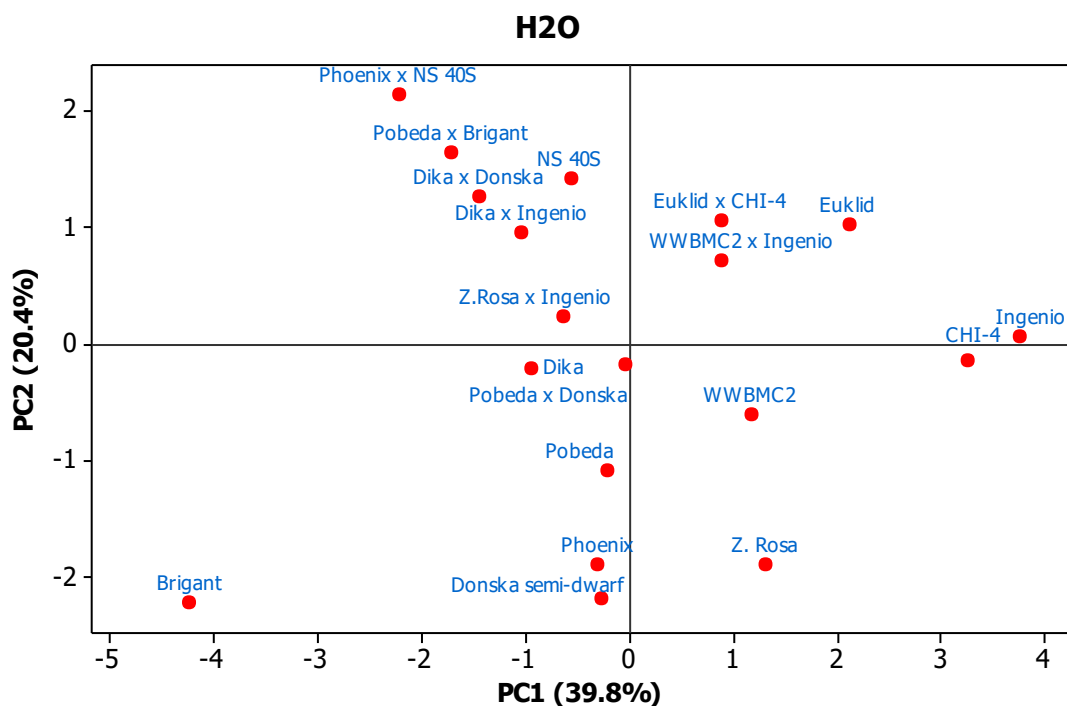
DPK - dužina primarnog korena, DPG – distanca do prve grane na primarnom korenu, BBK – broj bočnih korenova, UDBK – ukupna dužina bočnih korenova, USK – ugao seminalnih korenova, DS – dužina stabla, SMK – suva masa korena, SMS – suva masa stabla, SMK/SMS – odnos suve mase korena i suve mase stabla

Na biplotu se izdvojilo pet grupa genotipova. Prvu grupu činili su genotipovi koji su imali visoke vrednosti za broj bočnih (seminalnih) korenova i distancu do prve grane na primarnom korenu, ali najmanje za dužinu primarnog korena i ugao seminalnih korenova, dok su vrednosti ukupne dužine bočnih korenova, suve mase stabla, suve mase korena i njihovog odnosa bile oko proseka. U ovoj

grupi našli su se genotipovi: WWBMC2 i Z. Rosa. U drugoj grupi našli su se genotipovi CHI-4 i Ingenio sa najvišim vrednostima za ukupnu dužinu bočnih korenova i suhu masu korena, ali i sa najmanjim vrednostima za dužinu stabla i ugao seminalnih korenova. Treću grupu izdvojenih genotipova činili su oni sa izuzetno visokim vrednostima odnosa suve mase korena i suve mase stabla, prosečnom dužinom primarnog i bočnih (seminalnih) korenova i suvom masom korena. Takođe, karakterisale su ih najniže vrednosti dužine stabla. Ovu grupu, činila su tri genotipa: WWBMC2 x Ingenio, Euklid x CHI-4 i Euklid. Četvrtu grupu činili su genotipovi koji su od svih ispitivanih osobina imali najveće vrednosti za ugao seminalnih korenova, dužinu primarnog korena i dužinu stabla. Takođe, imali su najniže vrednosti osobina: distanca do prve grane na primarnom korenu, broj bočnih (seminalnih) korenova, ukupna dužina bočnih korenova, suva masa korena. Četvrta grupa brojala je najviše genotipova, sedam: Dika, Z. Rosa x Ingenio, Dika x Ingenio, Dika x Donska, NS 40S, Pobeda x Brigant, Phoenix x NS 40S. U poslednjoj, petoj grupi, našli su se genotipovi sa najvećim vrednostima za suhu masu stabla, najkraćim primarnim korenom i vrednostima dužine stabla i distance do prve grane na primarnom korenu oko preseka. To su bili genotipovi: Pobeda x Donska, Pobeda, Phoenix, Donska semi-dwarf i Brigant.

U uslovima bez osmotskog stresa, može se uočiti jasno razdvajanje roditeljskih i F1 genotipova. Osobine koje su najviše doprinele razdvajanju roditeljske od F1 generacije bile su dužina primarnog korena i ugao seminalnih korenova, dve ključne osobine koje opisuju vertikalni i horizontalni rast korena i utiču na dubinu ukorenjavanja (Wasson i sar., 2012). Većina roditeljskih genotipova (8) grupisala se u donjim kvadrantima biplota (levom i desnom), dok su se F1 genotipovi uglavnom grupisali u gornjem levom kvadrantu (6). Roditeljske genotipove karakterisale su uglavnom veće vrednosti suve mase stabla i osobina arhitekture korenovog sistema – broj bočnih (seminalnih) korenova, distanca do prve grane na primarnom korenu, ukupna dužina bočnih korenova. Sa druge strane, roditelji su imali značajno niže vrednosti dužine primarnog korena i ugla seminalnih korenova u odnosu na F1 generaciju. Dakle, u uslovima bez osmotskog stresa roditeljski genotipovi imali su kraće primarne korenove, ali brojnije, duže i uže bočne korenove. F1 potomstvo grupisano uglavnom oko ugla seminalnih korenova i dužine primarnog korena, imalo je duže primarne korenove, ali manji broj, kraćih i širih bočnih (seminalnih) korenova. Osobine arhitekture korenovog sistema (ugao seminalnih korenova, broj bočnih (seminalnih) korenova i ukupna dužina bočnih korenova) značajno su uticale na disperziju roditeljskih i F1 genotipova u uslovima bez osmotskog stresa. Fitter (1987) i Lynch (1995) ukazuju da su osobine arhitekture korenovog sistema, poput ugla rasta korena i obrasca grananja korena izuzetno važne jer određuju *in situ* svojstva korenovog sistema koja ispunjavaju prostor u zemljištu, sa implikacijom da ukupna geometrijska konfiguracija korena ima funkcionalni značaj za vremenske i prostorne obrasce usvajanja vode i hranljivih materija. Na arhitekturu korenovog sistema utiču različiti faktori poput temperature zemljišta, prisustva vode, hranljivih materija i pH zemljišta (Bao i sar., 2014; Robbins i Dinneny, 2015), što onda u velikoj meri utiče na rast useva i prinos (Manavalan i sar., 2010; Prince i sar., 2013). Zbog toga je veoma važno razumeti mehanizme regulacije arhitekture korenovog sistema u cilju poboljšanja produktivnosti useva (Lynch i sar., 2007).

PEG- U uslovima osmotskog stresa usled primenjenog tretmana PEG-om PCA analizom dobijeno je ukupno devet glavnih komponenti, od čega su prve četiri pokazivale ajgenvrednosti veće od jedan. Vrednosti prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) bile su najveće i objasnile su 65,8% ukupne varijanse standardizovanih podataka (Tabela 17 i Grafik 5). Sam PC1 je objasnio 34,7% ukupne varijanse, a PC2 31,1%. Biplot dobijen PCA analizom (Grafik 5) ukazuje na međusobne odnose između ispitivanih roditeljskih (11) i F1 genotipova (8) na osnovu devet ispitivanih osobina kljanaca pšenice u uslovima osmotskog stresa. Na biplotu su se genotipovi grupisali u četiri grupe. U prvoj grupi nalazili su se genotipovi sa najvišim vrednostima dužine stabla, suve mase stabla i ugla seminalnih korenova: Phoenix, Phoenix x NS 40S, Dika, Dika x Donska, Dika x Ingenio, Pobeda x Brigant i Brigant (donji levi kvadrant).

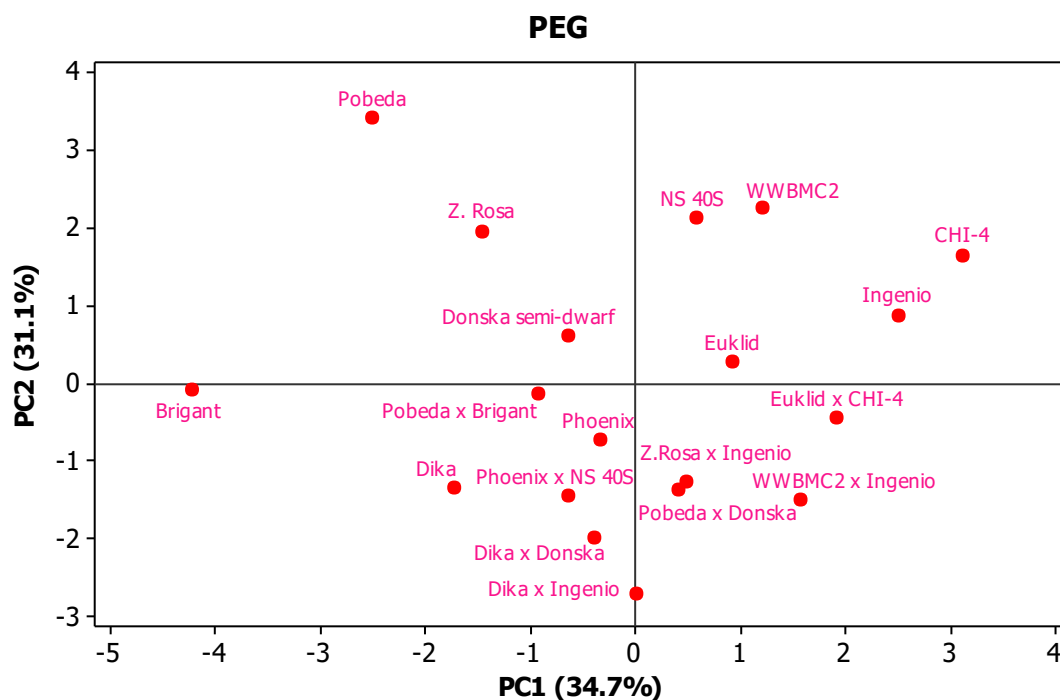


Grafik 4. Biplot dobijen PCA analizom prikazuje odnos između ispitivanih genotipova pšenice u uslovima bez osmotskog stresa

Ovi genotipovi imali su niske vrednosti za broj bočnih (seminalnih) korenova i odnos suve mase korena i suve mase stabla. Drugu grupu genotipova (donji desni kvadrant) činili su oni sa najvišim vrednostima za dužinu primarnog i ukupnu dužinu bočnih korenova, dok su njihove vrednosti za broj bočnih (seminalnih) korenova bile niske. U ovoj grupi našli su se genotipovi: Pobeda x Donska, Z. Rosa x Ingenio, WWBMC2 x Ingenio i Euklid x CHI-4. Treću i četvrtu grupu činili su genotipovi grupisani u gornjim kvadrantima biplota, levom i desnom. U obe grupe našli su se samo roditeljski genotipovi. U trećoj grupi bili su genotipovi: Euklid, NS 40S, WWBMC2, Ingenio i CHI-4. U četvrtoj grupi našla su se tri genotipa: Donska semi dwarf, Z. Rosa i Pobeda. U trećoj grupi, pored broja bočnih (seminalnih) korenova, grupisani genotipovi imali su i visoke vrednosti za odnos suve mase korena i suve mase stabla i distancu do prve grane na primarnom korenu. Genotipovi ove dve grupe imali su uglavnom niske vrednosti za dužinu stabla, suhu masu stabla, ugao seminalnih korenova i dužinu primarnog korena.

Osobina koja je najviše uticala na razdvajanje genotipova u uslovima osmotskog stresa bila je broj bočnih (seminalnih) korenova. U gornjim kvadrantima biplota nalazili su se genotipovi sa višim vrednostima broja bočnih (seminalnih) korenova i što je vrlo uočljivo svi genotipovi su bili roditeljski (8 od 11). Sa druge strane, u donjim kvadrantima biplota izdvojili su se genotipovi sa nižim vrednostima broja bočnih (seminalnih) korenova od kojih su većina bili F1 genotipovi. Tako je druga komponenta dovela do jasnog razdvajanja roditeljske i F1 generacije u uslovima osmotskog stresa. Takođe, grupisani roditeljski genotipovi u gornjim kvadrantima biplota imali su uglavnom prosečne ili niske vrednosti ostalih ispitivanih osobina. Karakterisale su ih niske vrednosti dužine i težine korena i stabla (dužina primarnog i bočnih (seminalnih) korenova, suva masa korena, dužina stabla i suva masa stabla) i ugla seminalnih korenova. Sa druge strane sve F1 genotipove karakterisale su visoke vrednosti za navedene osobine. F1 genotipovi imali su visoke vrednosti osobina za koje je pokazano da su od ključne važnosti za otpornost na sušu: dužina korena u fazi klijanaca (Dhanda i sar., 2004; Hameed i sar., 2010; Shahbazi i sar., 2012; Ahmed i

sar., 2019), kao i nadzemna biomasa izražena kroz dužinu i suhu masu listova (Rawson i sar., 1977; Clarke i sar., 1984).



Grafik 5. Biplot dobijen PCA analizom prikazuje odnos između ispitivanih genotipova pšenice u uslovima osmotskog stresa usled primenjenog tretmana PEG-om

Na osnovu ovakve grupisanosi, roditeljski genotipovi koji bi se mogli izdvojiti kao superiorni u pogledu dužine primarnog korena su: Pobeda x Donska, Z. Rosa x Ingenio, WWBMC2 x Ingenio (druga grupa), dok se u pogledu dužine i težine stabla kao superiorni mogu izdvojiti: Phoenix x NS 40S, Dika x Donska i Dika x Ingenio (prva grupa). Genotipovi iz prve i druge grupe se mogu dalje između sebe ukrštati radi stvaranja složenih hibrida u kojima bi se akumuliralo što više poželjnih alela za brzi porast stabla i korena u uslovima osmotskog stresa.

Ako se zajedno sagledaju rezultati PCA analize sa dobijenim rezultatima za indekse stresa, njihovu povezanost sa ispitivanim osobinama korena i stabla kao i vrednosti heterozisa F1 generacije može se zaključiti da je ono što je jasno razdvojilo F1 potomstvo od roditelja u uslovima osmotskog stresa bio broj bočnih (seminalnih) korenova. U rezultatima iz poglavlja 5.2.6, o korelisanosti indeksa stresa i ispitivanih osobina korena i stabla, pokazano je da je osobina koja je bila u najvećoj pozitivnoj korelaciji sa SSI indeksom (indeksom osetljivosti na stres) upravo broj bočnih (seminalnih) korenova, te da su genotipovi sa većim brojem bočnih korenova bili i najviše osetljivi na stres. Rezultati PCA analize ukazuju da je većina roditeljskih genotipova imala veliki broj bočnih (seminalnih) korenova, što je moglo doprineti njihovoj većoj osetljivosti na osmotski stres u odnosu na F1 potomstvo. Ma i sar. (2008) su takođe pokazali da smanjenje broja korenova može poboljšati efikasnost korišćenja vode, naročito u kasnijoj fazi cvetanja pšenice, i dovesti do ublažavanja konkurencije za unutrašnje biljne resurse kao i povećati prinos u optimalnim uslovima sredine. Takođe, u istraživanju Xu i sar. (2021), većina ispitivanih osobina seminalnih i nodalnih korenova pšenice, bila je u negativnoj korelaciji sa osobinama prinosa. Ovi autori su potvrdili

prethodna istraživanja (Passioura, 1983; Gonzales i sar., 2011) da je višak korena nepovoljan za povećanje prinosa zrna i to u tri različite sredine uzgajanja: u hidroponskoj kulturi u zatvorenom prostoru, u hidroponskoj kulturi na otvorenom i u saksijama na otvorenom.

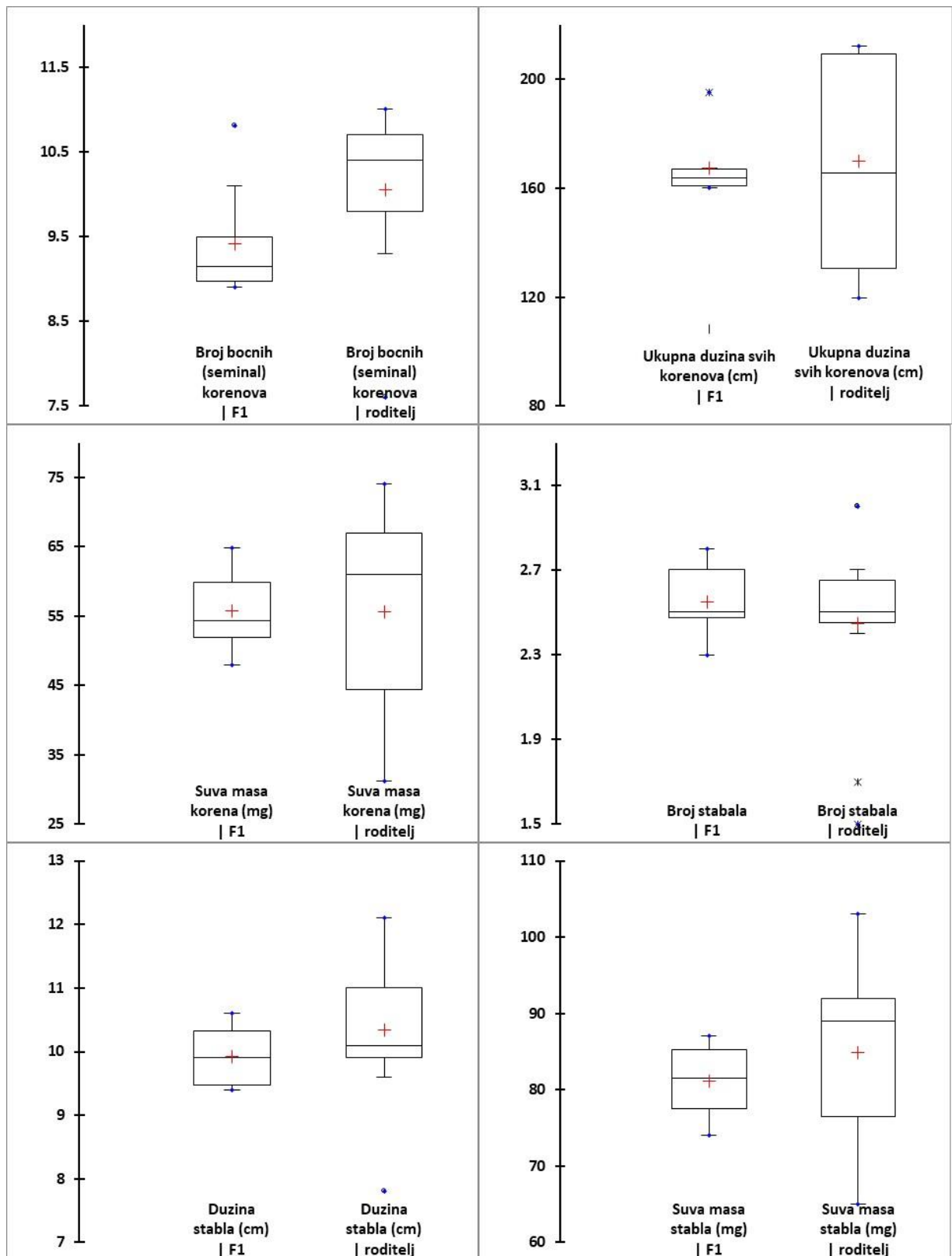
5.3 Potvrda rezultata klijanaca u fazi bokorenja biljaka pšenice

Ispitivanje osobina korena i stabla klijanaca u hidroponskim uslovima omogućilo je relativno brzu, laku i jeftinu karakterizaciju velikog broja genotipova pšenice shodno postojećim resursima. Vodena kultura je omogućila pre svega lakšu dostupnost korena za analizu. Međutim, to nije prirodna sredina u kojoj rasta biljke pšenice. Sa druge strane, potrebno je proveriti koliko su rezultati u ranim fazama rasta biljaka relevantni za kasnije faze razvika. Stoga su biljke roditeljskih komponenti i F1 potomstva gajene u saksijama sa zemljišnim supstratom do faze bokorenja (odnosno do faze kada je na biljkama u proseku bilo razvijeno oko 10 listova) u kontrolisanim uslovima staklenika. Gajenje biljaka do ove faze razvoja pšenice omogućilo je merenje i nekih novih osobina u odnosu na klijance, pre svega nadzemnog dela, kao što su broj i površina listova, te broj stabala/izdanaka. Takođe, posebno merenje težine listova, stabla i korena je omogućilo da se sagleda njihov međusobni odnos kao indikacija preraspodele suve materije između pojedinih delova biljke. Svi ovi parametri, uključujući i dužinu i broj bočnih (seminalnih) korenova, čine komponente ranog porasta pšenice ili ranog vigora.

5.3.1 Srednje vrednosti ispitivanih osobina biljaka pšenice roditelja i F1 generacije u fazi bokorenja

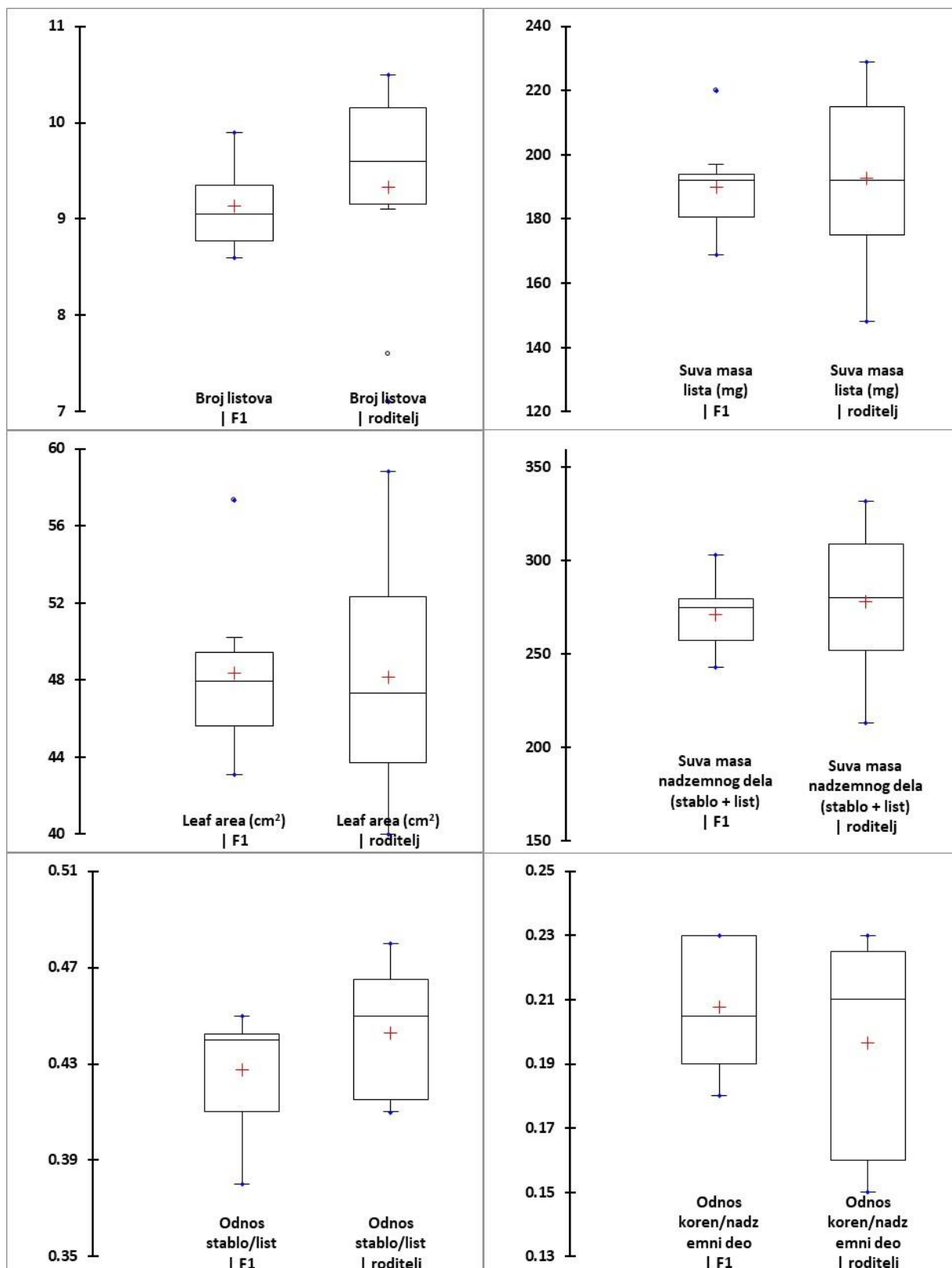
Prikaz srednjih vrednosti za 12 ispitivanih osobina biljaka pšenice u fazi bokorenja kod roditeljske i F1 generacije dat je na Grafiku 6. Na osnovu izgleda box-plot dijagrama na Grafiku 6 može se proceniti stepen varijabilnosti svake od ispitivanih osobina u roditeljskoj i F1 generaciji. Uopšteno, kod F1 potomstva stepen variranja ispitivanih osobina je bio ili približno isti kao kod roditelja ili su ispitivane osobine u manjem stepenu varirale. Najizraženija razlika između roditelja i F1 generacije bila je u variranju ukupne dužine svih korenova. Ova osobina je u znatno većem stepenu varirala u roditeljskoj generaciji, dok je njen opseg variranja u F1 generaciji bio mali. Može se reći da je varijabilnost ispitivanih osobina korena dve generacije, roditeljske i F1, bila veća nego varijabilnost nadzemnih osobina, naročito osobina stabla. Ovakvi rezultati u potpunosti potvrđuju rezultate ispitivanja na klijancima u hidroponskim uslovima. Rezultati na klijancima su pokazali da je generalno variranje osobina stabla bilo manje nego variranje osobina korena.

Od 12 ispitivanih osobina u ovoj fazi eksperimenta, F1 potomstvo je imalo u proseku veće srednje vrednosti od roditelja za četiri osobine: suhu masu korena, broj stabala, lisnu površinu i odnos koren/nadzemni deo. Najveća razlika u srednjoj vrednosti između roditelja i F1 generacije bila je kod suve mase nadzemnog dela (stabla/izdanci + listovi). Roditelji su imali u proseku za 3% teži nadzemni deo u odnosu na F1 potomstvo. Najmanje razlike u srednjim vrednostima bile su za osobine: odnos stablo/list i odnos koren/nadzemni deo. Za ostale osobine srednje vrednosti su u proseku bile veće kod roditelja. Međutim, uopšteno, srednje vrednosti ispitivanih osobina se nisu značajno razlikovale između roditelja i F1 generacije. Kako vrednost heterozisa varira između osobina unutar jednog organizma i između različitih organizama za jednu osobinu (Mackay i sar., 2021), analiza heterozisa u poglavlju 5.3.4 će pokazati da li se među potomstvom iz ukrštanja javljaju potomci čije vrednosti osobina prevazilaze opseg roditelja za date osobine.



Grafik 6. Box-plot dijagrami za 12 ispitivanih osobina pšenice roditelja i F1 generacije u fazi bokorenja; + u okviru pravougaonika dijagrama predstavlja srednju vrednost za ispitivanu osobinu; horizontalna linija u sredini pravougaonika – medijanu; gornja i donja horizontalna linija iznad pravougaonika dijagrama su maksimalna i minimalna vrednost ispitivane osobine; tačke izvan pravougaonika dijagrama – „outlier“-i – vrednosti koje odstupaju od opšteg trenda podataka

Grafik 6. (nastavak)



Kod ukrštanja sa dobrim heterozisom za očekivati je da se mogu javiti transgresivni potomci sa novim kombinacijama alela i novim poželjnim osobinama koje nadmašuju F1 generaciju, i to je u praksi pokazano (Kearsey i Pooni, 1998; Bradshaw, 2016). Transgresivna segregacija je rezultat preraspodele povoljnih alela između roditelja i samo mali deo potomstva u bilo kom određenom

ukrštanju može biti transgresivan, ali se dešava dovoljno često da ga treba iskoristiti u oplemenjivanju biljaka (Mackay i sar. 2021).

5.3.2 Jednofaktorijalna analiza varijanse ispitivanih osobina pšenice u fazi bokorenja

Jednofaktorijalnom analizom varijanse utvrđena je značajnost razlika između srednjih vrednosti 12 ispitivanih osobina korena, stabla i listova kod 19 genotipova hlebne pšenice (11 roditeljskih i 8 F1 potomstva) gajenih u saksijama u stakleniku (Tabela 18). Razlika između ispitivanih genotipova je bila statistički veoma značajna ($P < 0,01$) za sve osobine, što ukazuje na značajnu genetičku varijabilnost ispitivanih genotipova pšenice u ovoj fazi rasta.

Tabela 18. Jednofaktorijalna analiza varijanse i heritabilnost u širem smislu 12 ispitivanih osobina korena, stable i listova 19 genotipova pšenice u fazi bokorenja

Osobina	Izvor varijacije	Stepeni slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	F-test	h^2 (%)
BBK	Genotip	18	147,579	8,199	16,30**	93,86
	Greška	171	86,000	0,503		
UDK	Genotip	18	158123	8785	84,59**	89,30
	Greška	171	17758	104		
SMK	Genotip	18	25690,89	1427,27	403,15**	97,57
	Greška	171	605,38	3,54		
BS	Genotip	18	24,179	1,343	5,84**	32,61
	Greška	171	39,300	0,230		
DS	Genotip	18	165,4818	9,1934	102,87**	91,06
	Greška	171	15,2824	0,0894		
SMS	Genotip	18	16020,45	890,03	145,35**	93,52
	Greška	171	1047,07	6,12		
BL	Genotip	18	139,074	7,726	14,01**	56,56
	Greška	171	94,300	0,551		
SML	Genotip	18	85297,9	4738,8	72,56**	87,74
	Greška	171	11167,1	65,3		
LP	Genotip	18	4518,41	251,02	68,62**	87,11
	Greška	171	625,55	3,66		
SMN	Genotip	18	163303,1	9072,4	126,34**	92,61
	Greška	171	12279,6	71,8		
S/L	Genotip	18	0,131747	0,007319	13,45**	55,46
	Greška	171	0,093088	0,000544		
K/N	Genotip	18	0,1501813	0,0083434	91,74**	90,08
	Greška	171	0,0155513	0,0000909		

* statistički značajno na nivou ($P < 0,05$); ** statistički značajno na nivou ($P < 0,01$); BBK – broj bočnih korenova, UDK – ukupna dužina svih korenova; SMK – suva masa korena; BS – broj satabala; DS – dužina primarnog stabla; SMS – suva masa stabla; BL – broj listova; SML – suva masa lista; LP – lisna površina; SMS – suva masa nadzemnog dela (list + stablo); S/L – odnos stablo/list; K/N – odnos koren/nadzemni deo

Ovi rezultati u skladu su sa istraživanjem Liu i sar. (2021) koji su proučavajući osobine korena i nadzemnog dela biljke (stabla i listova) kod devet genotipova hlebne pšenice uzgajanih u stakleniku u zemljišnom supstratu utvrdili veoma značajne ($P < 0,01$) razlike među ispitivanim

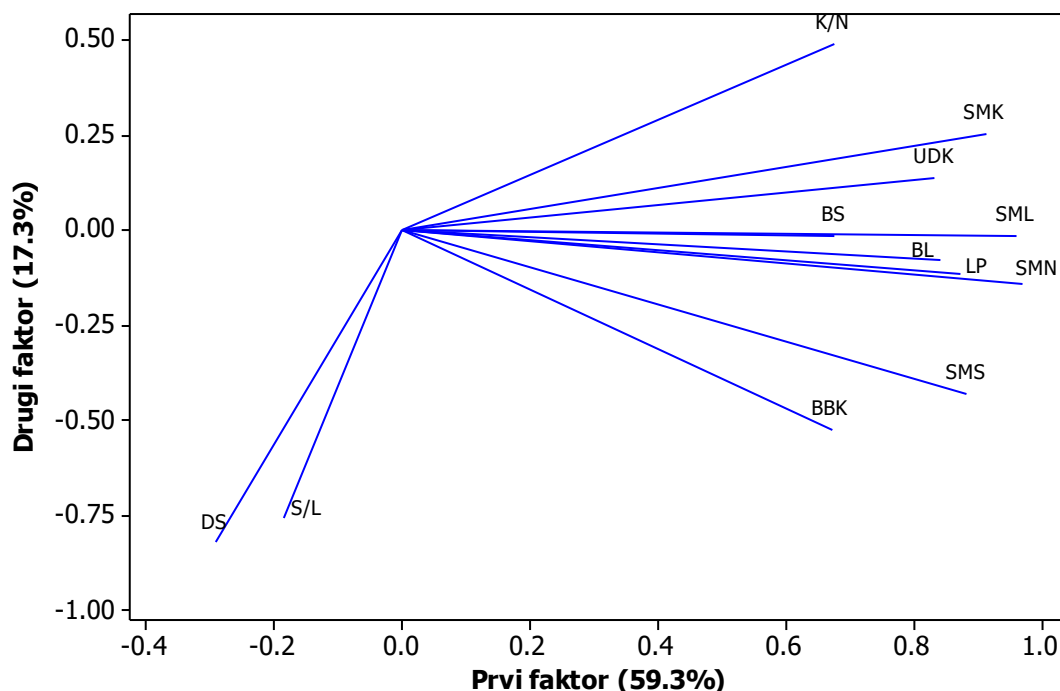
genotipovima za većinu istih osobina ispitivanih kao i u ovom radu: broj listova, lisnu površinu, ukupnu dužinu korena, broj bočnih (seminalnih) korenova, suhu masu korena, suhu masu stabla i suhu masu nadzemnog dela biljke. Junaidi i sar. (2018) su u svom istraživanju na četiri genotipa prolećne pšenice uzgajane u stakleniku u kompostu utvrdili da je genotip značajno uticao na alokaciju biomase u korenu - suhu masu korena i odnos koren/stablo, kao i na nadzemne karakteristike biljke – broj stabala/izdanaka i nadzemnu biomasu. Dobijeni rezultati potvrđuju već pokazano postojanje genetičke varijabilnosti između ispitivanih genotipova pšenice testiranih u fazi klijanaca u hidroponskim uslovima, što može pomoći u oplemenjivanju ekstrapolacijom na kasnije faze razvića, što nije uvek slučaj. U istraživanju Figueroa-Bustos i sar. (2018) nije postojala značajna razlika između pet genotipova hlebne pšenice u ispitivanim osobinama korena i nadzemnog dela biljke (ukupna dužina korena, suva masa korena, specifična dužina korena, gustina korena, suva masa stabla, odnos koren/stablo, lisna površina, specifična lisna površina, suva masa listova, broj izdanaka po biljci) pri uzgajanju u hidroponskim uslovima na biljkama starosti 14-18 dana, dok je postojanje značajne razlike među genotipovima ustanovljeno u kasnijoj fazi rasta biljaka (fazi bokorenja i cvetanja) gajenih u stakleniku u zemljišnom supstratu. Dobijeni rezultati ukazuju da između roditelja i F1 generacije postoji značajna genetička varijabilnost kako za već potvrđene (osobine korena i stabla) tako i za novoispitivane osobine (osobine stabla i listova) u fazi bokorenja. Postojanje visoke genetičke varijabilnosti će omogućiti dovoljno široku rekombinaciju gena u potomstvu. Veliki broj rekombinacija gena osigurava i veliki raspon selekcije među potomstvom i sigurniji put do superiornih genotipova za željene osobine (Bede i Petrović, 2006).

Iz analize varijanse izračunate su vrednosti za heritabilnost u širem smislu za ispitivane osobine korena, stabla i listova biljaka pšenice u fazi bokorenja i njihove vrednosti prikazane su u Tabeli 18. Vrednosti heritabilnosti u širem smislu su bile veoma visoke (preko 80 i 90%) za većinu (9) ispitivanih osobina: broj bočnih (seminalnih) korenova, ukupnu dužinu korenova, suhu masu korena, dužinu primarnog stabla, suhu masu stabla, suhu masu listova, lisnu površinu, suhu masu nadzemnog dela i odnos koren/nadzemni deo. Umerenu heritabilnost (50-60%) imale su osobine: broj listova i odnos stablo/list. Nizak do umeren (30-60%) nivo naslednosti ovih osobina utvrdili su i Pariyar i sar. (2021). Osobina za koju se pokazalo da je najmanje genetički determinisana (32,61%) bila je broj stabala/izdanaka. Mollasadeghi i sar. (2012) su utvrdili nisku heritabilnost za broj izdanaka po biljci (29,78%). Messele i sar. (2016) su takođe procenili nisku heritabilnost (4,57%) za broj izdanaka po biljci kod 26 genotipova hlebne pšenice kao i veliku razliku između fenotipskog i genotipskog koeficijenta varijacije. Ovi autori navode da ovakvi rezultati ukazuju na veći uticaj faktora spoljašnje sredine na fenotipsku ekspresiju broja izdanaka po biljci što otežava ili praktično onemogućava vršenje selekcije na osnovu fenotipskih performansi genotipova za poboljšanje ove osobine. Genetička determinisanost ispitanih osobina ukazuje na njihov stepen naslednosti i to u kojoj meri će se data osobina preneti na potomstvo. Što je osobina više genetički determinisana, jednostavniji će biti proces selekcije i veći će biti odgovor na selekciju (Khan i sar., 2003). Kako je udeo genetičke komponente u variranju većine ispitivanih osobina bio visok, može se predvideti uspešna selekcija na povećanu vrednost za proučavane osobine pšenice. Takođe, usled niske do umerene heritabilnosti broja stabala, broja listova i odnosa stablo/list, može se reći da se ove osobine mogu smatrati manje pouzdanim kriterijumima za selekciju u fazi bokorenja biljaka pšenice u odnosu na druge ispitivane osobine korena, stabla i listova.

5.3.3 Korelisanost ispitivanih osobina pšenice u fazi bokorenja

Biplot dobijen faktorskom analizom koja ukazuje na stepen zavisnosti između ispitivanih osobina korena, stabla i listova u fazi bokorenja biljaka pšenice prikazan je na Grafiku 7. Većina ispitivanih osobina bila je međusobno pozitivno korelisan, na šta ukazuju oštri uglovi između vektora biplota. Od svih ispitivanih osobina korena, stabla i listova, najviše su međusobno bile

povezane osobine nadzemnog dela biljke - listova, stabla kao i suva masa nadzemnog dela. Najjača pozitivna zavisnost ustanovljena je između broja stabala/izdanaka po biljci i suve mase listova, kao i između lisne površine i suve mase nadzemnog dela, jer su se vektori biplota koji opisuju ove osobine praktično preklapali. Takođe, broj listova je bio visoko pozitivno korelisan sa lisnom površinom, suvom masom nadzemnog dela, suvom masom listova i brojem stabala/izdanaka. Broj stabala je bio u jakoj pozitivnoj korelaciji sa lisnom površinom i suvom masom nadzemnog dela, a lisna površina sa suvom masom listova. Takođe, suva masa listova i suva masa nadzemnog dela bile su u jakoj pozitivnoj zavisnosti. Visoku pozitivnu korelisanost ovih osobina kod hlebne pšenice utvrdili su i Figueroa-Bustos i sar. (2018).



Grafik 7. Faktorska analiza ispitivanih osobina korena, stabla i listova pšenice u fazi bokorenja; BBK – broj bočnih korenova; UDK – ukupna dužina svih korenova; SMK – suva masa korena; BS – broj stabala; DS – dužina primarnog stabla; BL – broj listova; SML – suva masa listova; LP – lisna površina; SMN – suva masa nadzemnog dela; S/ L- odnos stablo/list; K/N – odnos koren/nadzemni deo

Genotipovi sa većim brojem stabala/izdanaka po biljci imali su veći broj listova sa većom lisnom površinom, većom suvom masom listova, i ukupnom suvom masom nadzemnog dela. Dinamika broja listova određena je pojavom novih listova, a što je u funkciji pojave izdanaka i listova po izdanku. Tako su ove dve osobine nerazdvojive kada je u pitanju proizvodnja listova (Bos i Neuteboom, 1998). Takođe, genotipovi koji su imali veći broj listova imali su i listove veće površine. Veća površina listova obično odražava povećanje u širini i dužini listova, tako da su genotipovi sa većim brojem listova, imali pri tom i šire i duže listove. Veći broj stabala i veći broj širih i dužih listova doprinosili su većoj suvoj masi listova i ukupnoj biomasi nadzemnog dela. Rebetzke i sar. (2014) su takođe utvrdili da je povećanje površine listova bilo povezano sa značajnim povećanjem nadzemne biomase (najjača korelacija u ovom radu), ali smanjenjem broja listova i izdanaka. Uopšteno, sve ispitivane osobine nadzemnog dela biljke bile su u visokom stepenu međusobno pozitivno korelisane, osim dužine primarnog stabla. Dužina primarnog stabla je bila ili u slaboj pozitivnoj korelaciji ili bez korelacije sa ostalim nadzemnim osobinama, osim

osobine stablo/list, sa kojom je bila u najjačoj pozitivnoj povezanosti. Genotipovi dužeg primarnog stabla doprinosili su većim vrednostima ovog odnosa. Sa druge strane, dužina primarnog stabla je bila u negativnoj korelaciji sa osobinama korena, ukupnom dužinom korena i suvom masom korena, kao i odnosom koren/nadzemni deo. Wang i sar. (2008) su utvrdili da je odnos koren/nadzemni deo u negativnoj korelaciji sa biomasom i dužinom stabla. Sve ove opisane nadzemne karakteristike koje su bile međusobno visoko pozitivno korelisane zajedno predstavljaju osobine ranog porasta (ranog vigora) biljaka. Rani porast opisuje brz razvoj površine listova i/ili biomase izdanaka (Richards i Lukacs, 2002). Smatra se da su ove osobine od izuzetnog značaja za povećanje prinosa i stoga često predstavljaju cilj u programima oplemenjivanja pšenice (Rebetzke i sar., 2004). Veća rana bujnost može povećati efikasnost usvajanja vode za čak 25% i time povećati ukupnu biomasu useva i prinos zrna (Siddique i sar., 1990; López-Castañeda i Richards 1994).

Što se tiče ispitivanih osobina korena (ukupne dužine korena, suve mase korena, broja bočnih korenova) one su bile međusobno pozitivno korelisane, dok je najjača korelacija uspostavljena između ukupne dužine korena i suve mase korena. Odnos koren/nadzemni deo je bio u najjačoj pozitivnoj korelaciji sa suvom masom korena, a zatim sa ukupnom dužinom korena. Ukupna dužina korena je bila jako pozitivno povezana sa brojem stabala, suvom masom listova, brojem listova, suvom masom nadzemnog dela, dok je pozitivno, ali u manjem stepenu bila korelisana sa suvom masom stabla i brojem bočnih (seminalnih) korenova. Suva masa korena i odnos koren/nadzemni deo bili su takođe u jakoj pozitivnoj korelaciji sa osobinama stabla i listova (brojem stabala, suvom masom listova, brojem listova, lisnom površinom i suvom masom nadzemnog dela). Ovakve korelacije ukazuju da su genotipovi koji su imali veliki korenov sistem, veću biomasu korena i ukupnu dužinu korena, imali i bolje performanse nadzemnog dela biljke (broj stabala, broj listova, lisnu površinu, suhu masu listova, suhu masu nadzemnog dela) u odnosu na genotipove sa slabije razvijenim korenovim sistemom. Ovo je u skladu sa nalazima da je biomasa korena blisko korelisana sa osobinama izdanaka, naročito sa površinom lista i biomasom lista (Watt i sar., 2005; Palta i sar., 2011). Genotipovi koji su imali veću lisnu površinu i suhu masu listova, imali su i veću stopu fotosinteze po biljci, što je moglo da dovede do veće količine asimilata preraspoređenih u korenov sistem (Palta i sar., 2011). Jaka pozitivna korelacija odnosa koren/nadzemni deo i suve mase korena i ukupne dužine korena, ukazuje da su genotipovi sa bolje razvijenim korenovim sistemom imali veće vrednosti ovog odnosa, tj. da je veći udeo ukupne biljne biomase bio preraspoređen ka korenovima (Pang i sar., 2015) čemu u prilog govori i slabija pozitivna korelacija odnosa koren/nadzemni deo sa suvom masom nadzemnog dela i suvom masom stabla. Broj bočnih (seminalnih) korenova je bio u najjačoj pozitivnoj korelaciji sa suvom masom stabla. Pokazano je da genotipovi pšenice sa snažnim izdancima imaju veću biomasu korena od onih koje nisu bujne u pogledu izdanaka (Liao i sar., 2004; Watt i sar., 2005; Palta i sar., 2007). Sa druge strane, pokazano je da je veća biomasa korena bujnijih genotipova uglavnom rezultat brojnijih i dužih bočnih korenova, a ne težih ili debljih korenova. Snažni korenov sistem pšenice ima duplo veći broj korena usled obilnog grananja korena (Palta i sar., 2004, 2007; Liao i sar., 2006). Veći broj bočnih (seminalnih) korenova usled većeg grananja korena, odnosno većeg ulaganja u korenov sistem verovatno je bio rezultat veće asimilacije ugljenika u stablima/izdancima bujnijih genotipova sa većom suvom masom stabla, u odnosu na manje bujne genotipove sa manjom težinom stabla. Palta i Watt (2009) navode da je veće ulaganje ugljenika u korenov sistem verovatno rezultat veće asimilacije ugljenika u sklopu bujnijih genotipova pšenice, i da ona može biti i do čak 54-61% veća kod genotipova sa bržim ranim porastom, sa bolje razvijenim stablima, u odnosu na genotipove sporijeg ranog porasta, kod kojih su izdanci slabije razvijeni.

Pokazalo se da su dobijeni rezultati međusobne zavisnosti ispitivanih osobina kod biljaka u fazi bokorenja, uzgajanih u zemljišnom supstratu u stakleniku, potpuno u saglasnosti sa rezultatima o korelisanosti istih ispitivanih osobina u fazi klijanaca u hidroponskim uslovima. Upoređen je biplot dobijen faktorskom analizom u odeljku 5.2.6 (Grafik 2) i biplot iz ovog odeljka (Grafik 7). I u fazi klijanaca i u fazi bokorenja biljaka, osobine korenovog sistema bile su međusobno pozitivno korelisane, a u oba slučaja najveću međusobnu zavisnost pokazivale su ukupna dužina korena i suva

masa korena, što znači da su za ukupnu biomasu korena važni svi korenovi jedne biljke, i primarni i bočni (seminalni), što potvrđuje i slabija pozitivna korelisanost suve mase korena i broja bočnih korenova, u odnosu na suhu masu korena i ukupnu dužinu svih korenova. Takođe, u obe faze rasta pšenice, odnos suve mase korena i suve mase nadzemnog dela bio je visoko pozitivno korelisan sa suvom masom korena, a u manjem stepenu sa suvom masom stabla, što ukazuje na to da je u oba slučaja veći udeo ukupne biomase biljke bio preusmeren ka korenu. Broj bočnih (seminalnih) korenova i suva masa stabla su bili međusobno u najjačoj pozitivnoj korelisanosti, kod klijanaca i kod biljaka u fazi bokorenja. Veći broj bočnih (seminalnih) korenova doprinosa je bolje razvijenom korenovom sistemu, što je dovelo do povećanog unosa resursa usled veće mase korena, a što je onda moglo da dovede do preraspodele stvorene biomase ka stablu/izdancima i povećanju suve mase stabla (Narayanan i sar., 2014). Sa druge strane, snažnije razvijen nadzemni deo biljke omogućio je veći nivo fotosinteze, što je onda dovelo do većeg preusmeravanja ugljenika ka korenu, a to onda uslovlilo razvijeniji, snažniji korenov sistem, sa većim brojem bočnih (seminalnih) korenova (Palta i Watt, 2009). Interesantno je da se u obe faze rasta biljaka dužina primarnog stabla izdvojila od ostalih ispitivanih osobina na drugoj polovini biplota. Dužina primarnog stabla bila je u slabijoj pozitivnoj korelisanosti sa ostalim osobinama stabla i osobinama listova, i negativno korelisan sa osobinama korena, ukupnom dužinom korena, suvom masom korena i odnosom koren/stablo odnosno koren/nadzemni deo. Genotipovi sa kraćim primarnim stablom, imali su bolje razvijen korenov sistem, veću ukupnu dužinu svih korenova i veću biomasu korena, što je onda rezultiralo većim odnosom koren/nadzemni deo. Sa druge strane, duže stablo, utiče na višu stopu fotosinteze usled čega biljke stvaraju više nadzemne biomase, što onda rezultira smanjenjem odnosa koren/nadzemni deo (Qi i sar., 2019). Kako Qi i sar. (2019) navode, uprkos svim promenljivim spoljnim uticajima sredine, masivniji korenov sistem i veći odnos koren/nadzemni deo je gotovo uvek garancija stabilnijih performansi kod svake vrste useva i njihovih sorti. Pokazalo se da je ovaj odnos bio niži u ovoj fazi ispitivanja nego u fazi klijanaca, što potvrđuje činjenicu da biljke više svoje biomase ulažu u koren u fazi klijanaca, a da se udeo biomase izdanka (nadzemnog dela) povećava kako korenovi sistemi rastu i postaju sve veći (Qi i sar., 2019).

Visoko slaganje rezultata o korelisanosti osobina korena i nadzemnog dela biljke u fazi klijanaca gajenih u hidroponskoj kulturi i fazi bokorenja biljaka pšenice gajenih u zemljišnom supstratu u stakleniku, predstavlja ohrabrenje za oplemenjivače za buduće programe oplemenjivanja, jer dobijene rezultate na klijanacima mogu ekstrapolirati na kasnije faze vegetativnog razvića, te na taj način predvideti proces selekcije.

5.3.4 Heterozis za ispitivane osobine korena, stabla i listova biljaka pšenice u fazi bokorenja

Procenjene vrednosti heterozisa kod 8 F1 potomstva iz ukrštanja odabranih roditeljskih genotipova za 12 ispitivanih osobina korena, stabla i listova pšenice u fazi bokorenja date su u Tabeli 19. Za sve ispitivane osobine, osim broja stabala/izdanaka procenjene su negativne prosečne vrednosti heterozisa (prosek svih osam ukrštanja). Procenjeni prosečan heterozis broja stabala/izdanaka iznosio je 1,60%. Najviša negativna prosečna vrednost heterozisa bila je za broj bočnih korenova (-7,85%). Sve procenjene prosečne vrednosti heterozisa bile su manje od 10%. Međutim heterozis može da varira kako između osobina unutar jednog organizma tako i između različitih organizama za jednu osobinu (Mackay i sar., 2021). Ukoliko se među potomstvom iz ukrštanja jave potomci od kojih neki ne spadaju u opseg vrednosti osobina za dva roditelja govori se o transgresivnoj segregaciji. Transgresivna segregacija je rezultat preraspodele povoljnih alela između roditelja.

Tabela 19. Procenjeni heterozis kod 8 F1 potomstva iz ukrštanja za 12 osobina korena, stabla i listova biljaka pšenice u fazi bokorenja (%)

Ukrštanja	Osobina											
	BBK	UDK	SMK	BS	DS	SMS	BL	SML	LP	SMN	S/L	K/N
Euklid x CHI-4	8,88	34,08	23,09	19,05	-5,53	23,74	16,67	16,11	14,29	18,38	5,88	2,86
Dika x Ingenio	-11,01	-9,72	-21,38	3,70	5,05	-5,56	1,02	-5,85	-2,38	-5,76	-1,12	-15,56
Pobeda x Donska	-6,91	-7,95	-3,99	-1,96	-10,8	-11,22	-9,74	-6,41	-4,38	-7,62	-5,38	6,98
Phoenix x NS 40S	-13,17	-11,79	-2,17	-5,26	2,15	-9,09	-9,45	-5,66	-4,93	-6,19	-5,75	2,56
Pobeda x Brigant	-12,50	-7,48	-16,3	-5,88	-4,05	-14,75	-11,22	-13,06	-11,76	-13,6	-2,17	0,00
Dika x Donska	-13,04	-20,26	-17,68	-6,12	-1,90	-19,56	-9,95	-17,76	-13,54	-18,32	-2,22	4,54
Z. Rosa x Ingenio	-16,43	-10,62	-12,27	-1,82	-6,47	-15,56	-7,54	-11,81	-7,01	-12,94	-6,82	2,22
WWBMC2 x Ingenio	1,41	14,18	28,60	11,11	-5,94	3,11	7,78	24,65	26,77	17,90	-17,39	-13,51
Prosek	-7,85	-2,44	-2,76	1,60	-3,49	-6,11	-2,80	-2,47	-0,37	-3,52	-4,37	-1,24

BBK – broj bočnih korenova; UDK – ukupna dužina svih korenova; SMK – suva masa korena; BS – broj stabala; DS – dužina primarnog stabla; SMS – suva masa stabla; BL – broj listova; SML – suva masa listova; LP – lisna površina; SMN – suva masa nadzemnog dela; S/L – odnos stablo/list; K/N – odnos koren/nadzemni deo

Kako Mackay i sar. (2021) navode, ne pokazuju ga sva ukrštanja, i samo mali deo potomstva u bilo kom određenom ukrštanju može biti transgresivan, ali se dešava dovoljno često da ga treba iskoristiti u oplemenjivanju biljaka. Shodno navodima Mackay i sar. (2021) bilo je potrebno utvrditi da li su se javile kombinacije ukrštanja čije su vrednosti osobina odudarale od opsega vrednosti za oba roditelja, i koje bi se u nekim narednim ukrštanjima mogle iskoristiti za dobijanje linija koje nadmašuju roditeljsku generaciju. Kombinacije ukrštanja koje su odudarale od ostalih i koje su se mogle izdvojiti bile su: Euklid x CHI-4 i WWBMC2 x Ingenio. Obe kombinacije su imale pozitivne vrednosti heterozisa za većinu osobina, dok su ostale kombinacije pokazivale negativne vrednosti heterozisa gotovo za sve osobine. Izuzetak je bila osobina odnos koren/nadzemni deo gde su sve kombinacije ukrštanja imale pozitivne vrednosti heterozisa osim: Dika x Ingenio i WWBMC2 x Ingenio. Ovo pokazuje da je ipak kod većine nove germplazme došlo do povećane preraspodele suve materije u koren u odnosu na stablo, za šta se može reći da je bila jedna od ideja prilikom ukrštanja s'obzirom da je direktna selekcija na korenov sistem do sada bila praktično zanemarljiva u lokalnim oplemenjivačkim programima. Iako korenovi doprinose samo 10-20% ukupnoj težini biljke, veća biomasa korena je od suštinskog značaja za usvajanje vode i hranljivih materija, a samim tim i za rast i konačni prinos useva (Amato i Ritchie, 2002; Fageria, 2004; Donssan i sar., 2006). Qi i sar. (2019) navode da je uprkos svim promenljivim spoljnim uticajima sredine, veći odnos koren/nadzemni deo (masivniji korenov sistem) gotovo uvek garancija stabilnijih performansi kod svake vrste, useva i njihovih sorti. Kombinacija Euklid x CHI-4 je imala pozitivne vrednosti heterozisa za sve osobine osim za dužinu stabla (-5,35%). Najveće pozitivne vrednosti heterozisa ova kombinacija je imala za ukupnu dužinu svih korenova (34,08%), što je ujedno i najveća procenjena vrednost heterozisa za sve kombinacije, suhu masu stabla (23,74%) i suhu masu korena (23,09%). Uopšteno, za većinu osobina (8 od 12) procenjene vrednosti heterozisa kod Euklid x CHI-4 kombinacije su bile relativno visoke, preko 10%. Ova kombinacija se izdvojila kao superiorna u pogledu dužine i težine korenovog sistema i dobrih performansi nadzemnog dela biljke: broja stabala, broja listova i ukupne biomase nadzemnog dela (suve mase stabla i suve mase listova). Iako se ova kombinacija nije pokazala heterotičnom u pogledu dužine i težine korenovog sistema u fazi klijanaca, od nje se može očekivati sa velikom verovatnoćom izdvajanje linija sa boljim ranim porastom kako stabla tako i korena. Još jedna kombinacija, WWBMC2 x Ingenio je imala pozitivne vrednosti heterozisa za većinu osobina sa izuzetkom dužine stabla (-5,94%), odnosa stablo/list (-17,39%) i koren/nadzemni deo (-13,51%). Najveće pozitivne vrednosti heterozisa ova kombinacija je imala za suhu masu korena (28,60%), lisnu površinu (26,77%) i suhu masu lista (24,65%). Kao i kod kombinacije Euklid x CHI-4, 8 od 12 osobina je imalo relativno visoke vrednosti heterozisa, veće od 10%. Ovu kombinaciju ukrštanja karakterisao je teži korenov sistem, i dobre performanse listova, veća lisna površina i suva masa listova. U rezultatima na klijanacima pokazano je da je ova kombinacija imala u odnosu na druge najvišu vrednost heterozisa za dužinu primarnog korena i dužinu stabla. Veća dužina primarnog korena u fazi klijanaca mogla je doprineti većoj suvoj masi korena u vegetativnoj fazi rasta biljaka, jer je dužina primarnog korena bila u pozitivnoj korelaciji sa suvom masom korena i ukupnom dužinom bočnih korenova u fazi klijanaca, a ukupna dužina korenova sa suvom masom korena u fazi bokorenja. Sa druge strane, kako je dužina stabla u fazi klijanaca merena kao dužina prvog lista, bolji rani porast kod ove kombinacije mogao je da utiče na bolje performanse listova, veću lisnu površinu i suhu masu listova u kasnijoj vegetativnoj fazi rasta, s'obzirom da je dužina stabla u fazi klijanaca bila pozitivno korelisana sa osobinama listova u fazi bokorenja, naročito sa lisnom površinom. Kako je brz razvoj lisne površine i/ili biomase izdanaka od izuzetnog značaja za povećanje prinosa u programima oplemenjivanja pšenice (Richards i Lukacs, 2002; Rebetzke i sar., 2004), može se reći da se od ove kombinacije ukrštanja očekuje veća verovatnoća izdvajanja linija sa boljim ranim porastom te boljim prinosom u nekim kasnijim fazama ispitivanja biljaka pšenice.

Visok heterotični učinak za većinu ispitivanih osobina za dve kombinacije ukrštanja koje su se izdvojile opravdava navode iz literature da će se heterozis javiti ukoliko roditelji imaju različito poreklo ili su iz dve germplazme (Barić i sar., 2004), i da će biti veći što je veća genetska

divergentnost između ukrštenih roditelja (Melchinger, 1999). Kombinacija WWBMC2 x Ingenio nastala je ukrštanjem genotipova: WWBMC2 poreklom iz Sjedinjenih Američkih Država i Ingenio poreklom iz Francuske, dok su kod kombinacije Euklid x CHI-4 roditeljski genotipovi bili poreklom iz Francuske (Euklid) i Kine (CHI-4). Velika geografska udaljenost zemalja porekla ovih genotipova mogla je biti uzrok njihove genetske divergentnosti, usled stvorenih različitih adaptacija na različite uslove sredine u ovim regionima, što je onda doprinelo i visokim vrednostima heterozisa pri njihovom ukrštanju.

5.3.5 Multivarijaciona analiza ispitivanih genotipova pšenice u fazi bokorenja

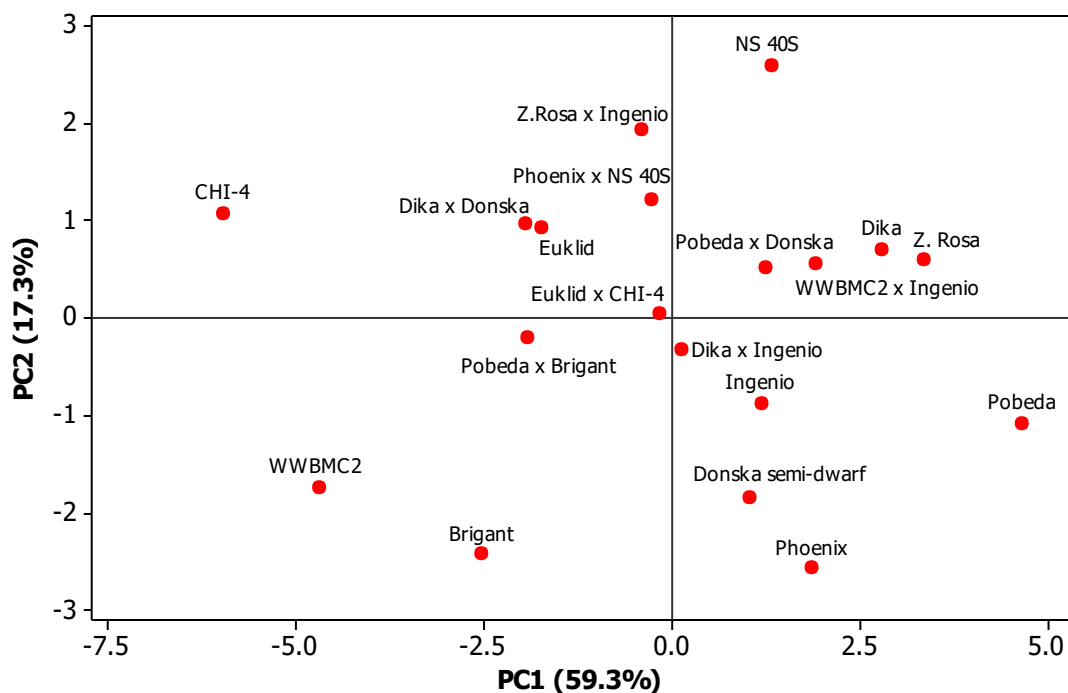
Analizom glavnih komponenti (Principal Components Analyses – PCA) kao jednom od multivarijacionih statističkih analiza dobijeno je ukupno 12 glavnih komponenti, od čega su prve tri pokazivale ajgenvrednosti veće od jedan. Vrednosti prve dve glavne komponente (PC1 i PC2) bile su najveće i one su objasnile 76,6% ukupne varijanse standardizovanih podataka (Tabela 20 i Grafik 8), te su one uzete u dalje razmatranje. PC1 je objasnila 59,3% ukupne varijanse, a PC2 17,3%. Biplot dobijen PCA analizom prikazan na Grafiku 8 ukazuje na međusobne odnose između ispitivanih roditeljskih (11) i F1 genotipova (8) na osnovu 12 ispitivanih osobina biljaka pšenice u fazi bokorenja.

Tabela 20. Izdvojene ajgenvrednosti i latentni vektori osobina pšenice u fazi bokorenja povezanih sa prve dve glavne komponente

Varijable	Glavne komponente	
	PC1	PC2
Izdvojene ajgenvrednosti	7,12	2,07
Objašnjena varijansa (%)	59,3	17,3
Kumulativna varijansa (%)	59,3	76,6
Osobine	Latentni vektori	
BBK	0,252	-0,364
UDK	0,312	0,095
SMK	0,342	0,175
BS	0,254	-0,011
DS	-0,109	-0,571
SMS	0,331	-0,297
BL	0,315	-0,053
SML	0,360	-0,009
LP	0,327	-0,081
SMN	0,363	-0,098
S/L	-0,069	-0,527
K/N	0,253	0,341

BBK – broj bočnih korenova; UDK – ukupna dužina svih korenova; SMK – suva masa korena; BS – broj stabala; DS – dužina primarnog stabla; SMS – suva masa stabla; BL – broj listova; SML – suva masa listova; LP – lisna površina; SMN – suva masa nadzemnog dela; S/L – odnos stablo/list; K/N – odnos koren/nadzemni deo

Na biplotu su se genotipovi grupisali u četiri grupe. U prvoj grupi se nalazilo tri genotipa: WWBMC2, Brigant i Pobeda x Brigant (donji levi kvadrant). Ti genotipovi su imali najviše vrednosti za dužinu primarnog stabla i odnos stablo/list kao i najniže vrednosti za odnos koren/nadzemni deo i osobine korena – suhu masu korena i ukupnu dužinu svih korenova. Vrednosti broja bočnih (seminalnih) korenova i suve mase stabla bile su oko proseka, dok su vrednosti ostalih ispitivanih osobina stabla i listova bile niske.



Grafik 8. Biplot dobijen PCA analizom prikazuje odnos između ispitivanih genotipova pšenice u fazi bokorenja

Drugu grupu činilo je pet genotipova: Dika x Ingenio, Ingenio, Donska semi-dwarf, Phoenix i Pobeda, sa najvišim vrednostima za broj bočnih (seminalnih) korenova i suhu masu stabla (donji desni kvadrant). Njihove vrednosti za druge ispitivane osobine bile su oko proseka. Najniže vrednosti imali su za odnos koren/nadzemni deo. U trećoj grupi našlo se pet genotipova: WWBMC2 x Ingenio, Pobeda x Donska, Dika, Z. Rosa i NS 40S (gornji desni kvadrant). Ovi genotipovi imali su najviše vrednosti suve mase korena, ukupne dužine svih korenova i odnosa koren/nadzemni deo. Takođe, njihove vrednosti za osobine: broj stabala, broj listova, suva masa listova i suva masa nadzemnog dela su bile visoke. Vrednosti za broj bočnih (seminalnih) korenova i suhu masu stabla bile su oko proseka, dok su najniže vrednosti ovi genotipovi imali za dužinu stabla i odnos stablo/list. Poslednja, četvrta grupa bila je najbrojnija i činilo je šest genotipova sa uopšteno niskim vrednostima za sve ispitivane osobine (gornji levi kvadrant). U ovoj grupi bili su genotipovi: Euklid x CHI-4, Euklid, Dika x Donska, Phoenix x NS 40S, Z. Rosa x Ingenio i CHI-4. Dva genotipa koja su pripala trećoj (WWBMC2 x Ingenio) i četvrtoj (Euklid x CHI-4) grupi isticala su se po nizu osobina za koje su procenjene visoke vrednosti heterozisa u odeljku 5.3.4. Genotip Euklid x CHI-4 imao je visoke vrednosti za osobine korene, ukupnu dužinu i suhu masu korena, kao i za odnos koren/nadzemni deo, a genotip WWBMC2 x Ingenio i za broj stabala, broj listova, lisnu površinu, suhu masu listova i nadzemnog dela.

Dok je situacija sa ispitivanjem roditeljskih i F1 genotipova na klijanacima, u uslovima bez osmotskog stresa PCA analizom (odjeljak 5.2.8) bila potpuno jasna – dve osobine (dužina primarnog korena i ugao seminalnih korenova) su uticale na jasno razdvajanje F1 potomstva od roditelja; F1 potomstvo se grupisalo u gornjim kvadrantima biplota - rezultati na biljkama u fazi bokorenja pokazuju veću rasutost genotipova po celom biplotu. Ne može se reći da je određena osobina/osobine uticala na jasno razdvajanje genotipova dve generacije, roditeljske i F1. Dakle, variranje između ispitivanih F1 genotipova u vegetativnoj fazi rasta biljaka je bilo veće, u odnosu na fazu klijanaca, što je i očekivano, jer razlike u arhitekturi biljaka postaju izraženije tokom njihovog rasta (Ge i sar., 2016). Uopšteno, roditeljski genotipovi su pokazali veću varijabilnost u ispitivanim osobinama u odnosu na potomstvo u fazi bokorenja, kao i u fazi klijanaca. Međutim, iako se najveći broj F1 genotipova (4) našao u gornjem, levom kvadrantu – četvrtoj grupi koju su odlikovale niske vrednosti većine ispitivanih osobina, postoje potomstva koja su se po nekim svojstvima izdvojila i našla u preostala tri kvadranta biplota: genotip Pobeda x Brigat (donji levi kvadrant – prva grupa) po visokoj vrednosti za dužinu stabla; genotip Dika x Ingenio (donji desni kvadrant – druga grupa) po broju bočnih (seminalnih) korenova; WWBMC2 x Ingenio po suvoj masi korena i ukupnoj dužini svih korenova (gornji desni kvadrant – treća grupa) kao i po visokim vrednostima za broj stabala, broj listova, lisnu površinu, suhu masu listova i nadzemnog dela; genotip Pobeda x Donska po visokoj vrednosti odnosa koren/nadzemni deo, takođe gornji desni kvadrant – treća grupa.

6. ZAKLJUČAK

- Ispitivani genotipovi hlebne pšenice (101) u fazi klijanaca starosti deset dana su se najviše razlikovali u osobinama koje opisuju arhitekturu korenovog sistema (RSA - Root System Architecture): distanci do prve grane na primarnom korenu, broju bočnih (seminalnih) korenova i uglu rasta seminalnih korenova. Najmanju varijabilnost imala je dužina stabla i suva masa stabla. Variranje osobina stabla je bilo manje u odnosu na osobine korena.
- U fazi klijanaca, osobine korena i stabla su bile u najvećem broju međusobno pozitivno korelisane, osim distance do prve grane na primarnom korenu koja je bila u negativnoj korelaciji sa većinom drugih ispitivanih osobina korena. Ispitivane osobine korena i stabla bile su visoko pozitivno korelisane, a najveću pozitivnu korelaciju imale su suva masa stabla i suva masa korena.
- Klaster analiza na osnovu morfoloških osobina korena i stabla klijanaca pokazala je jasno razdvajanje 101 genotipa hlebne pšenice u dva klastera. Razdvajanju genotipova u dva klastera najviše su doprinele razlike u vrednostima osobina dužine i težine korena i stabla, dok su se klasteri i podklasteri najviše razlikovali u vrednostima osobina koje opisuju arhitekturu korenovog sistema: ugao rasta bočnih/seminalnih korenova, broj bočnih/seminalnih korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu. Najveći broj ispitivanih genotipova poreklom iz Srbije grupisao se u okviru jednog klastera sa podprosečnim vrednostima dužine i težine korena i stabla, a nadprosečnim vrednostima osobina arhitekture korenovog sistema. Genotipovi sa područja Srbije imali su kraći, a širi korenov sistem u fazi klijanaca, što je adaptacija na klimatske uslove koji vladaju na području jugo-istočne Evrope, kome Srbija pripada.
- Na osnovu rezultata fenotipske varijabilnosti osobina klijanaca odabrani su roditeljski genotipovi za dalja ukrštanja. Birani su najbolji genotipovi - oni koji su imali najviše vrednosti za jednu ili više ispitivanih osobina korena i stabla, osim za osobine ugao seminalnih korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu, gde su za roditeljske komponente birani kontrastni genotipovi (sa uskim i sa širokim uglom rasta bočnih/seminalnih korenova odnosno kratkom i dugom distancom do prve grane na primarnom korenu). Od 101 ispitivanog genotipa pšenice u fazi klijanaca za roditeljske komponente odabrano je ukupno 18 genotipova sa kojima je izvršeno 16 kombinacionih ukrštanja. Roditeljski genotipovi (Pobeda, WWBMC2, Euklid, Phoenix, Z.Rosa, Dika, Brigant, Ingenio, CHI-4, Donska semi-dwarf, NS 40S) i F1 potomstvo iz osam ukrštanja Euklid x CHI-4, Dika x Ingenio, Pobeda x Donska, Phoenix x NS 40S, Pobeda x Brigant, Dika x Donska, Z. Rosa x Ingenio, WWWBMC2 x Ingenio korišćeni su za dalja ispitivanja (testiranje tolerantnosti na osmotski stres u fazi klijanaca i potvrda rezultata u fazi bokorenja) u ovoj doktorskoj tezi.
- Osmotski stres usled primenjenog tretmana PEG-om u fazi klijanaca doveo je do smanjenja srednjih vrednosti svih ispitivanih osobina korena i stabla u proseku za 11% u odnosu na kontrolu – uslove bez osmotskog stresa, osim odnosa suve mase korena i suve mase stabla. Najosetljivijom osobinom na osmotski stres pokazala se distanca do prve grane na primarnom korenu (smanjenje od 25%), a najmanje osetljivom ukupna dužina bočnih korenova (smanjenje od 6%). Ispitivane osobine korena bile su otpornije na osmotski stres u odnosu na ispitivane osobine stabla.
- Faktor genotip je imao najveći uticaj na osobine: ugao seminalnih korenova 87.12% i dužinu primarnog korena 60.97%, dok je najmanji uticaj imao na suhu masu stabla, 17.26%. Faktor sredine je najveći uticaj imao na dužinu stabla 43.23% i suhu masu stabla 40.09%, a

- najmanji na ugao seminalnih korenova 0.28%. Interakcija genotip x sredina imala je najveći uticaj na distancu do prve grane na primarnom korenu, 36.71%. Efekat genotipa je u proseku bio za duplo veći za variranje osobina korena, u odnosu na osobine stabla, čime se još jednom potvrđuje da ispitivane osobine korena predstavljaju pouzdaniji kriterijum za selekciju na otpornost na sušu u fazi klijanaca u odnosu na osobine stabla.
- Testiranjem roditelja i F1 generacije u uslovima bez i sa osmotskim stresom usled primenjenog PEG tretmana pokazalo se da su se ove dve generacije u uslovima bez osmotskog stresa najviše razlikovale u vrednostima dužine primarnog korena i ugla rasta seminalnih korenova, a pri tretmanu PEG-om i u vrednostima dužine stabla. Za ove osobine F1 potomstvo je bilo heterotično, te su ove osobine mogle doprineti njegovoj većoj tolerantnosti na stres. F1 potomstvo je bilo najosetljivije na primenjeni tretman PEG-om u pogledu broja bočnih (seminalnih) korenova.
 - U uslovima bez osmotskog stresa najveću pozitivnu korelaciju pokazivale su dužina stabla i ugao seminalnih korenova. Najjaču negativnu povezanost u uslovima bez osmotskog stresa pokazivali su ugao seminalnih korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu. U uslovima osmotskog stresa najjača pozitivna korelisanost bila je između suve mase korena i odnosa suve mase korena i suve mase stabla što znači da su biljke u stresnim uslovima sredine više svoje biomase ulagale u koren, nego u stablo.
 - Indeksi stresa – indeks osetljivosti na stres i indeks tolerantnosti na stres - ispitivanih 19 genotipova (11 roditeljskih i 8 F1) pšenice su pokazali da su najosetljiviji na osmotski stres u fazi klijanaca bili roditeljski genotipovi Pobeda i Ingenio. Međutim, ovi genotipovi su pokazali visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase u optimalnim uslovima, i zadovoljavajući u stresnim. Najmanje osetljivim na sušu u fazi klijanaca pokazao se F1 genotip Pobeda x Brigant, ali nije imao visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase. Pet genotipova su se izdvojili kao superiorni u fazi klijanaca i u optimalnim i u uslovima osmotskog stresa: Dika x Donska, WWBMC2 x Ingenio, Dika x Ingenio, Pobeda x Donska, Phoenix x NS 40S. Ispitivani genotipovi sa područja Srbije pokazali su visoku osetljivost na osmotski stres i visok potencijal za proizvodnju ukupne biomase.
 - Procenjene vrednosti heterozisa za ispitivane osobine korena i stabla klijanaca pšenice bile su relativno visoke (preko 10%), naročito u uslovima osmotskog stresa. Najbolje kombinacije ukrštanja koje su imale značajne heterotične efekte i u uslovima bez i sa primenjenim tretmanom PEG-om bile su: Pobeda x Donska i WWBMC2 x Ingenio. Pobeda x Donska je bila heterotična za većinu ispitivanih osobina korena, naročito u uslovima osmotskog stresa, a WWBMC2 x Ingenio za dužinu primarnog korena i dužinu stabla.
 - Rezultati PCA analize pokazali su jasno razdvajanje roditeljske od F1 generacije na osnovu ispitivanih osobina korena i stabla pšenice, pri čemu su dužina primarnog korena i osobine arhitekture korenovog sistema (ugao bočnih (seminalnih) korenova, broj bočnih (seminalnih) korenova i distanca do prve grane na primarnom korenu) najviše uticale na disperziju između dve generacije u uslovima bez osmotskog stresa. Broj bočnih (seminalnih) korenova je najviše uticao na razdvajanje genotipova roditeljske i F1 generacije u uslovima osmotskog stresa, pri primenjenom tretmanu PEG-om. F1 potomstvo je imalo manji broj bočnih (seminalnih) korenova u odnosu na roditelje.
 - Rezultati ispitivanja osobina korena, stabla i listova biljaka pšenice u fazi bokorenja pokazali su da je variranje osobina stabla bilo manje nego variranje osobina korena, baš kao i u fazi klijanaca. F1 potomstvo pokazalo je manji opseg variranja za ispitivane osobine u odnosu na roditelje.
 - Većina ispitivanih osobina korena, stabla i listova biljaka pšenice u fazi bokorenja bila je visoko genetički determinisana (preko 90%) te se može predvideti uspešna selekcija na

- povećanu vrednost ispitivanih osobina u ovoj fazi rasta biljaka pšenice. Izuzetak su bili broj stabala/izdanaka (32,61%), broj listova (56,56%) i odnos stablo/list (55,46%).
- U fazi bokorenja biljaka kod većine nove germplazme došlo je do povećane preraspodele suve materije u koren u odnosu na stablo, za šta se može reći da je bila jedna od ideja prilikom ukrštanja s'obzirom da je direktna selekcija na korenov sistem do sada bila praktično zanemarljiva u lokalnim oplemenjivačkim programima. Heterotično potomstvo za ispitivane osobine korena, stabla i listova dobijeno je iz ukrštanja: Euklid x CHI-4 i WWBMC2 x Ingenio. Obe kombinacije imale su visoke vrednosti heterozisa (preko 10%) za većinu ispitivanih osobina.
 - Variranje između ispitivanih F1 genotipova u vegetativnoj fazi rasta biljaka je bilo veće, u odnosu na fazu klijanaca, što je očekivano jer što su biljke veće to su razlike u njihovoj arhitekturi izraženije.
 - Rezultati ispitivanja u fazi bokorenja biljaka pšenice pokazali su da su se od svih kombinacija ukrštanja odabranih roditeljskih genotipova kao superiorne u pogledu osobina korena i nadzemnog dela biljke, stabla i listova izdvojile: WWBMC2 x Ingenio i Euklid x CHI-4. Kombinacija WWBMC2 x Ingenio bila je superiorna i u uslovima bez i sa osmotskim stresom u fazi klijanaca zbog svojih dobrih performansi osobina korena i stabla, prvenstveno dužine primarnog korena i dužine stabla. Kombinacija Euklid x CHI-4 izdvojila se u pogledu većine ispitivanih osobina, naročito ukupne dužine svih korenova, suve mase korena i suve mase stabla. Potomstvo nastalo iz ukrštanja ovih genotipova trebalo bi iskoristiti kao donore poželjnih alela koji determinišu osobine od interesa za buduće programe oplemenjivanja u cilju unapređenja produktivnosti pšenice i tolerantnosti na sušu u uslovima klimatskih promena.
 - Rezultati većine analiza u fazi bokorenja biljaka pšenice uzgajanih u zemljišnom supstratu u stakleniku u velikoj meri potvrđuju rezultate ispitivanja na klijanacima u hidroponskoj kulturi. Ovim se potvrđuje pretpostavka da se rezultati testiranja osobina korena i stabla biljaka pšenice u fazi klijanaca mogu ekstrapolirati i na kasnije faze razvića, što može pružiti prednost oplemenjivačima, s obzirom da je selekcija u fazi klijanaca lakša, jeftinija i manje zahtevna od selekcije biljaka u kasnijim fazama razvoja u polju.
 - Nastavak ovog istraživanja bi bio testiranje roditeljskih i F1 genotipova u poljskim uslovima do faze pune zrelosti i merenje komponenti prinosa kako bi se stekla još realnija slika o mogućnostima da se na osnovu testiranja biljaka u ranim fazama porasta, posebno kada je koren u pitanju, predvidi njihova produktivnost u poljskim uslovima stresa. Takođe, pored izdvajanja homozigotnih linija postojećih ukrštanja, mogla bi se uraditi nova (složena) ukrštanja između najboljih F1 potomstava (recimo WWBMC2/Ingenio x Euklid/CHI-4 ili WWBMC2/Ingenio x Pobeda/Donska) u cilju akumulacije što većeg broja poželjnih alela u jednom genotipu.

7. PREGLED LITERATURE

- Abhinandan, K., Skori, L., Stanic, M., Hickerson, N.M.N., Jamshed, M., Samuel, M.A. (2018): Abiotic stress signaling in wheat—an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1–25.
- Ahmad, M., Shabbir, G., Minhas, N.M., Shah, M.K.N (2013): Identification of drought tolerant wheat genotypes based on seedling traits. *Sarhad Journal of Agriculture*, 29(1): 21-27.
- Ahmad, I., Ali, N., Ahmad, H., Ullah, I. (2017): Association mapping of rot traits for drought tolerance in bread wheat. In: *Wheat Improvement, Management and Utilization*. IntechOpen, London, United Kingdom.
- Ahmed, H.G.M.D., Sajjad, M., Li, M., Azmat, M.A., Rizwan, M., Maqsood, R.H., Khan, S.H. (2019): Selection criteria for drought-tolerant bread wheat genotypes at seedling stage. *Sustainability*, 11: 2584.
- Akman, H. & Topal, A. (2014): Distribution of root biomass in different growth stages of wheat grown under field conditions. In: *International conference on Plant Biology and Biotechnology*. Session 3. *Plant Physiology and Biochemistry*, Almaty, Kazakhstan.
- Al-Othman, Z.A., Ali, R., Al-Othman, A.M., Ali, J.A., Habila, M. (2016): Assessment of toxic metals in wheat crops grown on selected soils, irrigated by different water sources. *Arabian Journal of Chemistry*, 9: 1555–1562.
- Amare, A., Mekbib, F., Tadesse, W., Tesfaye, K. (2020): Genotype x environmental interaction and stability of drought tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in Ethiopia. *International Journal of research Studies in Agricultural Sciences*, 6(3): 26-35.
- Amato, M. & Ritchie, J. T. (2002): Spatial distribution of roots and water uptake of maize (*Zea mays* L.) as affected by soil structure. *Crop Science*, 42: 773–780.
- An, D., Su, J., Liu, Q., Zhu, Y., Tong, Y., Li, J., Jing, R., Li, B., Li, Z. (2006): Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*, 284: 73–84.
- Araki, H. & Iijima M. (2001): Deep Rooting in Winter Wheat: Rooting Nodes of Deep Roots in Two Cultivars with Deep and Shallow Root Systems. *Plant Production Science*, 4(3): 215-219.
- Asseng, S., Turner, N.C., Spiertz, J.H.J., Struik, P.C., Van Laar, H.H. (2007): Modelling genotype x environment x management interactions to improve yield, water use efficiency and grain protein in wheat, *Scale and complexity in plant systems research: gene-plant-crop relations*. Wageningen, UR Frontis Series, The Netherlands Springer, 21: 93-103.
- Atkinson, J.A., Rasmussen, A., Traini, R., Voß, U., Sturrock, C., Mooney, S.J., Weels, D.M., Bennet, M.J. (2014): Branching outs in roots: uncovering form, function, and regulation. *Plant Physiology*, 166: 538-550.
- Ayalew, H., Ma, X., Yan, G. (2015): Screening wheat (*Triticum* spp.) genotypes for root length under contrasting water regimes: potential sources of variability for drought resistance breeding. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201(3): 189-194.

- Ayalew, H., Liu, H., Börner, A., Kobiljski, B., Liu, C., Yan, G. (2018): Genome-wide association mapping of major root length QTLs under PEG induced water stress in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1759.
- Baloch, M.J., Dunwell, J., Khakwani, A.A., Dennett, M., Jatoi, W.A., Channa, S.A. (2012): Assessment of wheat cultivars for drought tolerance via osmotic stress imposed at early seedling growth stages. *Journal of Agricultural Research*, 50: 299-310.
- Bao, Y., Aggarwal, P., Robbins, N.E., Sturrock, C.J., Thompson, M.C., Tan, H.Q., Tham, C., Duan, L., Rodriguez, P.L., Vernoux, T. (2014): Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111: 9319–9324.
- Barić, M., Martinić-Jerčić, Z., Šarčević, H., Kereša, S. (2000): Genetic analysis of some quantitative traits in domestic winter wheat varieties (*Triticum aestivum* L.). Book of abstracts of the 6th International wheat conference, Budapest, Hungary, pp. 245.
- Barić, M., Šarčević, H., Kereša, S. (2004): Analysis of yield components of F1 hybrids of crosses between spring and winter wheat types (*Triticum aestivum* L.). *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 69 (1): 11-15.
- Barić, M., Habuš Jerčić, I., Kereša, S., Šarčević, H. (2008): Procjena heterozisa za važna kvantitativna svojstva u križanjima ozime pšenice (*Triticum aestivum* L.). *Sjemenarstvo*, 25(1): 5-12.
- Bayoumi, T.Y., Eid, M.H., Metwali, E.M. (2008): Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes. *African Journal of Biotechnology*, 7(14): 2341-2352.
- Bede, M & Petrović, S. (2006): Genetska varijabilnost roditelja – uvjet uspješnom oplemenjivanju pšenice. *Sjemenarstvo*, 23: 5-11.
- Bektas, H., Hohn, C.E., Waines, J.G. (2016): Root and shoot traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) landraces and cultivars. *Euphytica*, 212: 297-311.
- Belay, G.A., Recha, J.W., Woldeamanuel, T., Morton, J.F. (2017): Smallholder farmers' adaptation to climate change and determinants of their adaptation decisions in the Central Rift Valley of Ethiopia. *Agriculture & Food Security*, 6: 1–14.
- Belay, G.A., Zhang, Z., Xu, P. (2021): Physio-morphological and biochemical trait-based evaluation of ethiopian and chinese wheat germplasm for drought tolerance at the seedling stage. *Sustainability*, 13(9): 4605.
- Bengough, A.G, Gordon, D.C, Al-Menaie, H., Ellis, R.P., Allan, D., Keith, R., i sar. (2004): Gel observation chamber for rapid screening of root traits in cereal seedlings. *Plant Soil*, 262: 63–70.
- Biglari, T., Maleksaeidi, H., Eskandari, F., Jalali, M. (2019): Livestock insurance as a mechanism for household resilience of livestock herders to climate change: Evidence from Iran. *Land Use policy*, 87:104043.
- Bishopp, A. & Lynch, J.P. (2015): The hidden half of crop yields. *Nature Plants*, 1: 1–2.
- Blum, A. (1988): *Plant Breeding for Stress environments*. CRC Press, Florida. pp: 212.

- Blum, A., (2005): Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*, 56: 1159–1168.
- Blum, A. (2011): Drought resistance – is it really a complex trait? *Functional Plant Biology*, 38: 753–757.
- Bos, H.J & Neuteboom, J.H. (1998): Morphological analysis of leaf and tiller number dynamics of wheat (*Triticum aestivum* L.): responses to temperature and light intensity. *Annals of Botany*: 81: 131-139.
- Botwright, T.L., Condon, A.G., Rebetzke, G.J., Richards R.A. (2002): Field evaluation for early vigour for genetic improvement of grain yield in wheat. *Australian Journal Agriculture Research.*, 53: 1137–1145.
- Boudiar, R., Casas, A.M., Gioia, T., Fiorani, F., Nagel, K.A., Igartua, E. (2020): Effects of low water availability on root placement and shoot development in landraces and modern barley cultivars. *Agronomy*, 10(1): 134.
- Box, J.E. & Johnson, J.W. (1987): Minirhizotron rooting comparisons of three wheat cultivars. In: Box, J.E. and Johnson, J.W. (Eds.) *Minirhizotron observation tubes: methods and applications for measuring rhizosphere dynamics*, Vol, 50. ASA, Madison, Wisconsin, US.
- Boyer, J.S (1996): Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy*, 56: 187–218.
- Bradshaw, J.E. (2016): *Plant breeding. Past. Present and future*: Springer.
- Braun, H.J., Dixon, J., Crouch, J., Payne, T. (2008): Wheat research to serve the future needs of developing world: In: *Proceedings of the International Symposium ‘Conventional and Molecular Breeding of Field and Vegetable Crops’*, 24-27 November 2008, Novi Sad, Srbija, pp: 28-32.
- Brouwer, R. (1983): Functional equilibrium: sense or nonsense? *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 31: 335-348.
- Bruckner, P.L. & Frohberg, R.C. (1987): Stress tolerance and adaptation in spring wheat. *Crop Science*, 27: 31-36.
- Bruns, R. & Peterson, C.J. (1998): Yield and stability factors associated with hybrid wheat. *Euphytica*, 100: 23–27.
- Burdon, J.J., Rebetzke, G., Morell, M. (2012): Targets and traits in the pre-breeding development pipeline at CSIRO 2012 WA Agribusiness Crop Updates. *Western Australian Agriculture Authority*, Perth.
- Cajero-Sanchez, W., Aceves-Garcia, P., Fernández-Marcos, M., Gutiérrez, C., Rosas, U., García-Ponce, B., Garay-Arroyo, A. (2019): Natural root cellular variation in responses to osmotic stress in *Arabidopsis thaliana* accessions. *Genes*, 10: 983.
- Canè, M.A., Maccaferri, M., Nazemi, G., Salvi, S., Francia, R., Colalongo, C., Tuberosa, R. (2014): Association mapping for root architectural traits in durum wheat seedlings as related to agronomic performance. *Molecular Breeding*, 34: 1629–1645.
- Carpita, N., Sabularse, D., Mofezinos, D., Delmer, D. (1979): Determination of the pore size of cell walls of living plant cells. *Science*, 205: 114-1147.
- Ceccarelli, S. & Grando, S. (1991). Selection environment and environmental sensitivity in barley. *Euphytica*, 57: 157-167.

- Chaudhary, N., Dey, T., Bharti, R., Sandhu, R. (2018): Heterosis studies for grain yield and other morpho-physiological traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L) for drought tolerance. An International Refereed, Peer Reviewed & Indexed Quarterly Journal in Science, Agriculture & Engineering, 8: 333-343.
- Chen, Y.L., Dunbabin, V.M., Diggle, A.J., Siddique, K.H.M., Rengel, Z. (2011): Development of a novel semi-hydroponic phenotyping system for studying root architecture. *Functional Plant Biology*, 38: 355–363.
- Chen, Y.L., Rengel, Z., Đalović, I. (2015): Phenotyping for root traits. In: Kumar, J., Pratap, A., Kumar, S. (Eds.) *Phenomics in crop plants: trends, options and limitations*, Springer India, 102-128.
- Chen, Y., Palta, J.A., Wu, P., Siddique, K.H.M. (2019): Crop root system and rhizosphere interactions. *Plant and Soil*, 439: 1-5.
- Chen, Y., Palta, J.A., Prasad, P.V.V., Siddique, K.H.M. (2020): Phenotypic variability in bread wheat root systems at the early vegetative stage. *BMC Plant Biology*, 20(185): 2-16.
- Chen X., Zhu, Y., Ding, Y., Pan, R., Shen, W., Yu, X., Xiong, F. (2021): The relationship between characteristics of root morphology and grain filling in wheat under drought stress. *PeerJ*, 9: e12015.
- Christopher, J., Christopher, M., Jennings, R., Jones, S., Fletcher, S., Borrel, A., Manschadi, A.M., Jordan, D., Mace, E., Hammer, G. (2013): QTL for root angle and number in a population developed from bread wheat (*Triticum aestivum* L.) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 126: 1563-1574.
- Clarke, J.M., Smith, F.T., McCaig, T.N., Green, D.G. (1984): Growth analysis of spring wheat cultivars of varying drought resistance. *Crop Science*, 24: 537–541.
- Coleman, R.K., Gill, G.S., Rebetzke, G.J. (2001): Identification of quantitative trait loci (QTL) for traits conferring weed competitiveness in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research*, 52: 1235-1246.
- Comas, L.H., Becker, S.R., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F., Dierig, D.A. (2013): Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4: 442.
- Cooper, M. & Byth, D.E. (1996): Understanding plant adaptation to achieve systematic applied crop improvement-a fundamental challenge, in: M. Cooper, G.L. Hammer (Eds.), *Plant adaptation and crop improvement*, CABI Publishing, Wallingford, pp 5-23.
- Cui, K.H., Huang, J.L., Xing, Y.Z., Yu, S.B., Xu, C.G., Peng, S.B. (2008): Mapping QTLs for seedling characteristics under different water supply conditions in rice (*Oryza sativa*). *Plant Physiology*, 132: 53-68.
- Curtis, B.C. (2002): Wheat in the world. In: Curtis, B. C., S. Rajaram and Macpherson, H.G, eds. *Bread wheat, improvement and production*, FAO Plant Production and Protection Series, No. 30. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Daryanto, S., Wang, L., Jacinthe, P.A. (2016): Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PloS One* 11: e0156362.
- Davies, W.J., Wilkinson, S., Loveys, B. (2002): Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytologist*, 153: 449-460.

- Denčić, S., Kobiljski, B., Mladenov, N., Pržulj, N. (2009): Wheat production, yields and demands in the world and in our country. *A Periodical of Scientific Research on Field and Vegetable Crops* 46(2): 367-377.
- Devasirvatham, V., Tan, D.K.Y., Trethowan, R.M. (2016): Breeding strategies for enhanced plant tolerance to heat stress. In: In: Al-Khayri J., Jain., Johnson D. (Eds) *Advances in plant breeding strategies: agronomic, abiotic and biotic stress traits*. Springer, Dodrecht, Netherlands. pp. 447-469.
- Devienne-Barret, F., Richard-Molard, C., Chelle, M., Maury, O., Ney, B. (2006): Ara-rhizotron: An effective culture system to study simultaneously root and shoot development of Arabidopsis. *Plant and Soil*, 280: 253–266.
- Dhanda, S., Sethi, G., Behl, R. (2004): Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190: 6–12.
- Dodig, D. (2010): *Wheat breeding for drought resistance*. Serbian Genetic Society, Belgrade, Serbia: 1-136.
- Dodig, D. (2004): *Ocena genotipova pšenice na otpornost prema suši*. Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Beogradu.
- Dodig, D., Zorić, M., Knežević, D., King, S.R., Šurlan-Momirović, G. (2008): Genotype × environment interaction for wheat yield in different drought stress conditions and agronomic traits suitable for selection. *Australian Journal of Agriculture Research*., 59: 536–545.
- Dodig, D., Zorić, M., Jović, M., Kandić, V., Stanisavljević, R., Šurlan-Momirović, G. (2015): Wheat seedlings growth response to water deficiency and how it correlates with adult plant tolerance to drought. *Journal of Agricultural Science*, 153: 466-480.
- Donssan, C., Pierret, A., Ganigues, E., Pages, L. (2006): Water uptake by plant roots: II-modelling of water transfer in the soil root-system with explicit account of flow within the root system-comparison with experiments. *Plant and Soil*, 283: 99–117.
- Duan, T., Chapman, S.C., Holland, E., Rebetzke, G.J., Guo, Y., Zheng, B. (2016): Dynamic quantification of canopy structure to characterize early plant vigour in wheat genotypes, *Journal of Experimental Botany*, 67(15): 4523–4534.
- Duan, H., Zhu, Y., Li, J., Ding, W., Wang, H., Jiang, L.; Zhou, Y. (2017): Effects of drought stress on growth and development of wheat seedlings. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 19: 1119–1124.
- EEA: *Mapping the impacts of natural hazards and technological accidents in Europe – An overview of the last decade*. EEA Technical Report, 144 pp., 13/2010, European Environment Agency, Copenhagen, Denmark.
- Ehdaie, B., Layne, A. P., Waines, J. G. (2012): Root system plasticity to drought influences grain yield in bread wheat. *Euphytica*, 186(1): 219-232.
- Eid, M.H. (2009): Estimation of heritability and genetic advance of yield traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought conditions. *International Journal of Genetics and Molecular Biology* 1(7): 115-120.

- Elias, A.A., Robbins, K.R., Doerge, R.W., Tunistra, M.R. (2016): Half a century of studying genotype x environment interactions in plant breeding experiments. *Crop Science*, 56: 2090-2105.
- Erayman, M., Abeyo, B.G., Baenziger, P.S., Budak, H., Eskridge, K.M. (2006): Evaluation of seedling characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) through canonical correlation analysis. *Cereal Research Communications*, 34(4): 1231-1238.
- Evans, G. C. (1972): *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Fageria, N. K. (2004): Influence of dry matter and length of roots on growth of five field crops at varying soil zinc and copper levels. *Journal of Plant Nutrition*, 27: 1517–1523.
- Falconer, D. S. (1981): *Introduction to quantitative genetics*. Longman, London & New York.
- Fang, Y., Du, Y., Wang, J., Wu, A., Qiao, S., Xu, B., Zhang, S., Siddique, K.H.M., Chen, Y. (2017): Moderate drought stress affected root growth and grain yield in old, modern and newly released cultivars of winter wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8: 672.
- FAO (2006). Food and agriculture organization of the United Nations. ‘World agriculture: towards 2030/2050’. Interim report. Global Perspective Studies Unit. Rome, Italy.
- FAO (2019): Food and Agriculture Organization of the United Nations, statistical division. Available at: <http://www.fao.org/faostat/en/#home>, (accessed July 9, 2021).
- Feldman, M., Lupton, F.G.H., Miller, T.E. (1995): Wheats, in: J. Smartt, N.W Simmonds, (Eds.), *Evolution of crop plants*, Longman Group Ltd., pp: 184-192.
- Fenta, B.A., Beebe, S.E., Kunert, K.J., Burrige, J.D., Barlow, K.M., Lynch, P.J. (2014): Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. *Agronomy*, 4: 418-435.
- Fernandes, R.C., de Oliveira, V.F., Schroeder, L.D., de Jesus, A.P., Busanello, C., Ferreira Santos, M., Viana, V.E., de Oliveira, A.C., Pegoraro, C. (2020): Morphologically accessing wheat genotypes in response to drought on early stages of development. *Communications in Plant Sciences*, 10: 105-113.
- Fernandez, G.C.J. (1992): Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In: *Proceedings of the international symposium on adaptation of vegetable and other food crops in temperature and water stress*. Taiwan, pp: 257-270.
- Ford, K.E., Gregory, P.J., Gooding, M.J., Pepler, S. (2006): Genotype and fungicide effects on late-season root growth of winter wheat. *Plant and Soil*, 284: 33–44.
- Figuroa-Bustos, V., A. Palta, J., Chen, Y., Siddique, K.H.M. (2018): Characterization of root and shoot traits in wheat cultivars with putative differences in root system size. *Agronomy*, 8(7): 109.
- Fischer, R.A. & Maurer, R. (1978): Drought resistance in spring wheat cultivars: I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29: 897-912.
- Fitter, A.H (1987): An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*, 106: 61-77.

- Gao, Y. & Lynch, J.P. (2016): Reduced crown root number improves water acquisition under water deficit stress in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 67: 4545-4557.
- Ge, Y., Bai, G., Stoerger, V., and Schnable, J. C. (2016): Temporal dynamics of maize plant growth, water use, and leaf water content using automated high throughput RGB and hyperspectral imaging. *Computers and Electronics in Agriculture*, 127: 625–632.
- González, F. G., Miralles, D. J., and Slafer, G. A. (2011): Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth. *Journal of Experimental Botany*, 62: 4889–4901.
- Gregory, P.J., Simmonds, L.P., Pilbeam, C.J. (2000): Soil type, climatic regime and the response of water use efficiency to crop management. *Agronomy Journal*, 92: 814-820.
- Gregory, P.J., Bengough, A.G., Grinev, D., Schmidt, S., Thomas, W.T.B., Wojciechowski, T., Young, I.M. (2009): Root phenomics of crops: opportunities and challenges. *Functional Plant Biology*, 36: 922–929.
- Grzesiak, S., Grzesiak, M.T., Filek, W. et al. (2003): Evaluation of physiological screening tests for breeding drought resistant triticale (*xTriticosecale* Wittmack). *Acta Physiologiae Plantarum*, 25: 29-37.
- Gunn, S., Farrar, J. F., Collis, B. E., Nason, M. (1999): Specific leaf area in barley: individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, 143: 45–51.
- Günther, F., van Velthuizen, H., Nachtergaele, F.O. (2000): Global agro-ecological zones assessment: methodology and results. Interim report IR-00-064., IIASA- International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria and Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO, Rome, Italy.
- Guttieri, M.J., Stark, J.C., Brien, K., Souza E. (2001): Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science*, 41: 327-335.
- Hall, A.E. (1993): Is dehydration tolerance relevant to genotypic differences in leaf senescence and crop adaptation to dry environments? In: *Plant Responses to cellular dehydration during environmental stress*. (Eds.): T.J. Close and E.A. Bray, pp: 1-10.
- Hamada, A., Nitta, M., Nasuda, S., Kato, K., Fujita, M., Matsunaka, H., Okumoto, Y. (2012): Novel QTLs for growth angle of seminal roots in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil*, 354: 395-405.
- Hameed, A., Goher, M., Iqbal, N. (2010): Evaluation of seedling survivability and growth response as selection criteria for breeding drought tolerance in wheat. *Cereal Research Communications*, 38(2): 193-202.
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A., Teixeira da Silva, J.A., Fujita, M. (2012): Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defense is a key factor V. Bandi, A.K. Shanker, C. Shanker, M. Mandapaka (Eds.), *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies*. Springer, Dodrecht, Netherlands, pp. 261–315.
- Herrera, J.M., Verhulst, N., Govaerts, B. (2012): Strategies to identify genetic diversity in root traits. In: Reynolds, M.P., Pask, A.J.D., Mullan, D.M. (Eds) *Physiological breeding I: Interdisciplinary approaches to improve crop adaptation*, Mexico, D.F.: CIMMYT, pp. 95-106.

- Heslot, N., Akdemir, D., Sorrells, M.E., Jannink, J.L. (2014). Integrating environmental covariates and crop modeling into genomics selection framework to predict genotype by environment interactions. *Theoretical and Applied Genetics*, 127: 463-480.
- Hund, A., Trachsel, S., Stamp, P. (2009): Growth of axile and lateral roots of maize: I development of a phenotyping platform. *Plant and Soil*, 325: 335–349.
- Hunt, J.R. & Kirkegaard, J.A. (2012): Re-evaluating the contribution of summer fallow rain to wheat yield in southern Australia. *Crop and Pasture Science*, 62(11): 915-929.
- Jain, N., Singh, G.P., Yadav, R., Pandey, R., Ramya, P., Shine, M.B., Pandey, V.C., Rai, N., Jha, J., Prabhu, K.V. (2014): Root trait characteristics and genotypic response in wheat under different water regimes. *Cereal Research Communications*, 42(3): 426-438.
- Jia, W. & Zhang, J. (2008): Stomatal movements and long-distance signaling in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 3: 772-777.
- Jones, H, Leigh, F.J, Mackay, I, Bower, M.A, Smith, L.M.J, i sar. (2008): Population-based resequencing reveals that the flowering time adaptation of cultivated barley originated east of the Fertile Crescent. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 2211–2219.
- Junaidi J, Kallenbach CM, Byrne PF, Fonte SJ (2018): Root traits and root biomass allocation impact how wheat genotypes respond to organic amendments and earthworms. *PLoS ONE* 13(7): e0200646.
- Kadam, N.N., Tamilselvan, A., Lawas, L.M.F., i sar. (2017): Genetic control of plasticity in root morphology and anatomy of rice in response to water deficit. *Plant Physiology*, 174: 2302-2315.
- Kandić, V., Dodig, D., Jović, M., Nikolić, B., Prodanović, S. (2009): The importance of physiological traits in wheat breeding under irrigation and water stress. *Genetika*, 41: 11–20.
- Kano-Nakata, M., Inukai, Y., Wade, L.J., Siopongco, J.D.L.C., Yamauchi, A. (2011): Root development water uptake and shoot dry matter production under water deficit conditions in two CSSLs of rice: functional roles of root plasticity. *Plant Production Science*, 14: 307-317.
- Kano-Nakata, M., Gowda, V.R., Henry, A., Serraj, R., Inukai, Y., Fujita, D., Yamauchi, A. (2013): Functional roles of the plasticity of root system development in biomass production and water uptake under rainfed lowland conditions. *Field Crop Research*, 144: 288-296.
- Kearsey, M.J. & Pooni, H.S. (1998): *The genetical analysis of quantitative traits*. Kingston upon Thames, UK: Stanley Thornes (Publishers) Ltd.
- Khadka, K., Earl, H.J., Raizada, M.N., Navabi, A. (2020): A physio-morphological trait based approach for breeding drought tolerant wheat. *Frontiers in Plant science*, [doi: org/10.3389/fpls.2020.00715](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00715)
- Khakwani, A.Z., Dennett, M., Munir, M., Abid, M. (2012): Growth and yield response of wheat varieties to water stress at booting and anthesis stages of development. *Pakistan Journal of Botany*, 44(3): 879-886.

- Khan, M.Q., Anwar, S., Khan, M.I. (2002). Genetic variability for seedling traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under moisture stress conditions. *Asian Journal of Plant Sciences*, 1(5): 588-590.
- Khan, A.S., Salim, I., Ali, Z. (2003): Heritability of various morphological traits in wheat. *International Journal of Agriculture & Biology*, 5(2): 138-140.
- Khan, A.S., Allah, S.U., Sadique, S. (2010): Genetic variability and correlation among seedling traits of wheat (*Triticum aestivum* L.) under water stress. *International Journal of Agriculture & Biology*, 12(2): 247-250.
- Khodadadi, M., Fotokian, M.H., Miransari, M. (2011): Genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes based on cluster and principal component analyses for breeding strategies. *Australian Journal of Crop Science*, 5(1): 17-24.
- Kicheva, M.I., Tsonev, T.D., Popova, L.P. (1994): Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica*, 30: 107-116.
- Knežević, D., Paunović, A., Madić, M., Đukić, N., Zečević, V., Šurlan-Momirović, G., Dodig, D., Jelić, M. (2007): Koncept oplemenjivanja strnih žita dostignuća i perspektive. XII Savetovanje o biotehnologiji, Agronomski fakultet, Zbornik radova, Čačak, 2-3. mart 2007, 271-283.
- Knipfer, T. & Fricke, W. (2011): Water uptake by seminal and adventitious roots in relation to whole plant water flow in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 62(2): 717-733.
- Kirby, E.J.M. (2002): Botany of the wheat plant. In: Curtis B, Rajaram S, Macpherson H (Eds.) Bread wheat, improvement and production. FAO Plant Production and Protection Series, No. 30. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Kirkegaard, J.A, Lilley, J.M, Howe G.N, Graham J.M. (2007): Impact of subsoil water use on wheat yield. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58: 303–15.
- Kuijken, R.C.P., van Eeuwijk, F.A., Marcelis, L.F.M., Bouwmeester, H.J. (2015): Root Phenotyping: from component trait in the lab to breeding. *Journal of Experimental Botany*, 66(18): 5389-5401.
- Kulkarni, M., & Deshpande, U. (2007): In Vitro screening of tomato genotypes for drought resistance using polyethylene glycol. *African Journal of Biotechnology*, 6: 691-696.
- Lagerwerff, J.V., Ogata, G., Eagle, H.E. (1961): Control of osmotic pressure of culture solutions with polyethylene glycol. *Science*, 133: 1486-1487.
- Lamaoui, M., Jemo, M., Datla, R., Bekkaoui, F. (2018): Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. *Frontiers in Chemistry*, 6: 1–14.
- Lemoine, R., Camera S.L., Atanassova, R., Dedaldechamp, F., Allario, T., Pourtau, N., Bonnemain, J.L., Laloi, M., Coutoss-Thevenot, P., Maurousset, L., Faucher, M., Girousse, C., Lemonnier, P., Parrilla, J., Durand, M. (2013): Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, doi: [10.3389/fpls.2013.00272](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00272)
- Li, X., Ingvordsen, C.H., Weiss, M., Rebetzke, G.J., Condon, A.G., James, R.A., Richards, R.A. (2019): Deeper roots associated with cooler canopies higher normalized difference vegetation

- index, and greater yield in three wheat populations grown on stored soil water. *Journal of Experimental Botany*, 70: 4963-4974.
- Liao, M.T., Fillery, I.R.P., Palta, J.A. (2004): Early vigorous growth is a major factor influencing nitrogen uptake in wheat. *Functional Plant Biology*, 31: 121-129.
- Liao, M.T., Palta, J.A., Fillery, I.R.P. (2006): Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57: 1097-1107.
- Liang, Y.S., Gao, Y.Q., Zhan, X.D., Chen, Y.L., Chen, D.B., Shen, X.H., Cao, L.Y., Cheng, S.H. (2011): Phenotypic correlation among root and shoot traits in an elite chinese hybrid rice combination and its three derived populations. *Acta Agronomica Sinica*, 37(10): 1711-1723.
- Lilley, J.M. & Kirkegaard, J.A. (2011): Benefits of increased soil exploration by wheat roots. *Field Crops Research*, 122: 118-130.
- Liu, H.S., Li, F.M., Xu, X. (2004): Deficiency of water can enhance root respiration rate of drought-sensitive but not drought-tolerant spring wheat. *Agricultural Water Management*, 64: 41-48.
- Liu, Z., Gao, K., Shan, S., Gu, R., Wang, Z., Craft, E.J., Mi, G., Yuan, L., Chen, F. (2017): Comparative analysis of root traits and the associated QTLs for maize seedlings grown in paperroll, hydroponics and vermiculite culture system. *Frontier in Plant Science*, doi.org/10.3389/fpls.2017.00436
- Liu, H., Fiorani, F., Jäck, O., Colombi, T., Nagel, K.A., Weih, M. (2021): Shoot and root traits underlying genotypic variation in early vigor and nutrient accumulation in spring wheat grown in high-latitude light conditions. *Plants*, 10(1): 174.
- Lobell, D.B. & Gourdji, S.M. (2012): The influence of climate change on global crop productivity. *Plant Physiology*, 160: 1686–1697.
- Lopes, M.S. & Reynolds, M.P. (2010): Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology*, 37: 147–156.
- López-Castañeda, C. & Richards, R.A (1994): Variation in temperate cereals in rainfed environments III water use and water-use efficiency. *Field Crop Research*, 39: 85-98.
- López-Castañeda, C., Richards, R.A., Farquhar, G.D., Williamson, R.E. (1996): Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigour among temperate cereals. *Crop Science*, 36: 1257-1266.
- Lu, Z. & Neumann, P. (1998): Water-stress maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. *Journal of Experimental Botany*, 49: 1945-1952.
- Ludlow, M.M. & Muchow R.C (1990): A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 43: 107–153
- Lynch, J. (1995): Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*, 109: 7-13.
- Lynch, J.P. (2007): Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, 55: 493–512.

- Lynch, J.P. (2014): Root phenes that reduce the metabolic cost of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant, Cell & Environment*, 38: 1775-1784.
- Ma, S.C., Xu, B.C., Li, F.M., Liu, W.Z., Huang, Z.B. (2008): Effects of root pruning on competitive ability and water use efficiency in winter wheat. *Field Crop Research*, 105: 56–63.
- Maccaferri, M., El-Feki, W., Nazemi, G., Salvi, S., Canè, M. A., Colalongo, M. C., i sar. (2016): Prioritizing quantitative trait loci for root system architecture in tetraploid wheat. *Journal of Experimental. Botany*, 67: 1161–1178.
- Mace, E.S., Singh, V., van Oosterom, E.J., Hammer, G.L., Hunt, C.H., Jordan, D.R., (2012): QTL for nodal root angle in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) co-locate with QTL for traits associated with drought adaptation. *Theoretical and Applied Genetics*, 124: 97-109.
- Mackay, I.J., Cockram, J., Howell, P., Powell, W. (2021): Understanding the classics: the unifying concept of transgressive segregation, inbreeding depression and heterosis and their central relevance for crop breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 19(1): 26-34.
- Mahajn, S. & Tuteja, N. (2005): Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444: 139-158.
- Maidup, M.L., Graciano, C., Guiamet, J.J., Tambussi, E.A. (2012): Analysis of early vigour in twenty modern cultivars of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop and Pasture Science*, 63(10): 987.
- Manavalan, L.P., Guttikonda, S.K., Nguyen, V.T., Shannon, J.G., Nguyen, H.T. (2010): Evaluation of diverse soybean germplasm for root growth and architecture. *Plant and Soil*, 330: 503–514.
- Manschadi, A.M., Christopher, J., DeVoil, P., Hammer, G.L. (2006): The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 33: 823-837.
- Manschadi, A.M., Hammer, G.L., Christopher, J.T., deVoil, P. (2008): Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil*, 303: 115-129.
- Manschadi, A.M, Christopher, J.T., Hammer, G.L., Devoil, P. (2010): Experimental and modelling studies of drought-adaptive root architectural traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 144: 458–462.
- Manske, G.G.B. & Vlek, P.L.G. (2002): Root architecture - Wheat as a model plant. In: Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (Eds.) *Plant roots: The hidden half*. Marcel Dekker, New York, US.
- McDonald, G., Dove, H., Culvenor, R.A. (2010): The effect of root angle on root growth and yield of wheat in the Australian cereal belt. *Food Security from Sustainable Agriculture: Proceedings of 15th Agronomy Conference*, Lincoln, New Zeland.
- McGrail, R.K., Van Sanford, D.A., McNear Jr, D.H. (2020): Trait-based root phenotyping as a necessary tool for crop selection and improvement. *Agronomy*, 10: 1328.
- Meister, R., Rajani, M.S., Ruzicka, D., Schachtman, D.P. (2014): Challenges of modifying root traits in crops for agriculture. *Trends in Plant Science*, 19: 779-788.

- Melchinger, A.E. (1999): Genetic diversity and heterosis. In: Genetic and Exploitation of Heterosis in Crops, Coors C.G. and Pandey S., (Eds.) American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin: 439- 450.
- Mesele, A., Mohammed, W., and Dessalegn, T. (2016): Estimation of heritability and genetic advance of yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at Ofla District, Northern Ethiopia. *International Journal of Plant Breeding and Genetics*, 10: 31-37.
- Mian, M.A.R., Nafziger, E.D., Kolb, F.I., Teyker, R.H. (1994): Root size and distribution of field-grown wheat genotypes. *Crop Science*, 34: 810-812.
- Michel, B.E. & Kaufmann, M.R. (1973): The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*, 51: 914–916.
- Mitra, J. (2001): Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science*, 80: 758-762.
- Mohammadijoo, S., Mirasi, A., Saeidi-aboeshaghi, R., Amiri, M. (2015): Evaluation of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes based on resistance indices under field conditions. *International Journal of Biosciences*, 6: 331-7.
- Mohi-Ud-Din, M., Hossain, M.A., Rohman, M.M., Uddin, M.N., Haque, M.S., Ahmed, J.U., Hossain, A., Hassan, M.M., Mostofa, M.G. (2021): Multivariate analysis of morpho-physiological traits reveals differential drought tolerance potential of bread wheat genotypes at the seedling stage. *Plants*, 10: 879.
- Mollasadeghi, V., Elyasi, S., Mirzamasoumzadeh, B. (2012): Genetic variation of 12 bread wheat genotypes based on number of phenological and morphological traits. *Annals of Biological Research*, 3: 4734-4740.
- Moore, C. & Rebetzke, G.J. (2015): Genomic regions for embryo size and early vigour in multiple wheat (*Triticum aestivum* L.) populations. *Agronomy*, 5: 152.
- Morgan, C.L., Chowdhury, S., Austin, R.B., Ford, M.A. (1989): An evaluation of F1 hybrid winter wheat genotypes produced using a chemical hybridizing agent. *Journal of Agricultural Science*, 112: 143–149.
- Moud, A.M. & Maghsoudi, K. (2008): Application of coleoptile growth response method to differentiate osmoregulation capability of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Research Journal of Agronomy*, 2: 36-43.
- Mourad, A.M.I., Alomari, D.Z., Alqudah, A.M., Sallam, A., Salem, K.F.M. (2019): Recent Advances in Wheat (*Triticum* spp.) Breeding. In: Al-Khayri J., Jain., Johnson D. (Eds) *Advances in Plant Breeding Strategies:Cereals and Legumes*. Springer, Dodrecht, Netherlands, pp. 559-593.
- Mwadingeni, L., Shimelis, H., Tesfay, S., Tsilo, T.J. (2016): Screening of bread wheat genotypes for drought tolerance using phenotypic and proline analyses. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1276, doi.org/10.3389/fpls.2016.01276.
- Mwale, S., Hamusimbi, C., Mwansa, K. (2003): Germination, emergence and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in response to osmotic seed priming. *Seed Science and Technology*, 31: 199-206.
- Nakamoto, T. & Oyanagi, A. (1994): The direction of growth of seminal roots of *Triticum aestivum* L. and experimental modification. *Annals of Botany*, 73(4): 363–367.

- Narayanan, S., Mohan, A., Gill, K.S., Prasad, P.V.V. (2014): Variability of Root Traits in Spring Wheat Germplasm. *PLoS One*, 9(6): e100317.
- Nazz, A.A., Arifuzzaman, M., Muzammil, S., Pillen, K., Léon, J. (2014): Wild barley introgression lines revealed novel QTL alleles for root and related shoot traits in the cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genetics*, 15: 107.
- Ndukauba, J., Nwofia, G.E., Okocha, P.I., Ene-Obong. E.E. (2015): Variability in egusi-melon genotypes (*Citrullus lanatus* [Thumb] Matsum and Nakai) in derived savannah environment in South-Eastern Nigeria. *International Journal of Plant Research*, 5(1): 19-26
- Neumann, G., George, T.S., Plassard, C. (2009): Strategies and methods for studying the rhizosphere-the plant science toolbox. *Plant and Soil*, 321: 431–456.
- Nezhadahmadi, A., Prodhon, Z.H, Faruq, G. (2013): Drought tolerance in wheat. *The Scientific World Journal*, <https://doi.org/10.1155/2013/610721>
- Nouraein, M., Mohammadi, S.A., Aharizad, S, Moghaddam, M., Sadeghzadeh, B. (2013): Evaluation of drought tolerance indices in wheat recombinant inbred line population. *Annals of Biological Research*, 4(3): 113-22.
- Oyanagi, A., Nakamoto, T., Wada, M. (1993): Relationship between Root Growth Angle of Seedlings and Vertical Distribution of Roots in the Field in Wheat Cultivars. *Japanese Journal of Crop Science*, 62(4): 565-570.
- Palta, J.A., Liao, M., Fillery, I.R.P., (2004): Rooting patterns in wheat differing in vigour is related to the early uptake of nitrogen in deep sandy soils. In: *New directions for a diverse planet*. International Crops Science Society, Brisbane, Australia.
- Palta, J.A., Fillery, I.R.P., Rebetzke, G.J. (2007): Restricted-tillering wheat does not lead to greater investment in roots and early nitrogen uptake. *Field Crops Research*, 104: 52-59.
- Palta, J.A. & Watt, M. (2009): Vigorous crop root system. In book: *Crop Physiology* (pp. 309-325).
- Palta, J.A., Chen, X., Milroy, S.P., Rebetzke, G.J., Dreccer, M.F., Watt, M. (2011): Large root system: are they useful in adapting wheat to dry environments. *Functional Plant Biology*, 38: 347-354.
- Pandey, R., Lal, M.K., Vengavasi, K. (2018): Differential response of hexaploidy and tetraploid wheat to interactive effects of elevated [CO₂] and low phosphorus. *Plant Cell Reports*, 37: 1231-1244.
- Pang, J., Milroy, S., Rebetzke, G., Palta, J. (2015): The influence of shoot and root size on nitrogen uptake in wheat is affected by nitrate affinity in the roots during early growth. *Functional Plant Biology*, 42: 1179-1189.
- Pariyar, S.R., Nagel, K.A., Lentz, J., Galinski, A., Wilhelm, J., Putz, A., Adels, S., Heinz, K., Froberg, C., Watt, M. (2021): Variation in root system architecture among the founder parents of two 8-way MAGIC wheat populations for selection in breeding. *Agronomy*, 11: 2452.
- Passioura, J.B. (1983): Root and drought resistance. *Agricultural Water management*, 7: 265-280.

- Passioura, J.B. & Angus, J.F. (2010): Improving productivity of crops in water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 106: 37-75.
- Percival, J. (1921): *The wheat plant. A monograph.* New York, NY, USA, E.P. Dutton & Company.
- Pfeiffer, W.H., Trethowan, R.M., van Ginkel, M., Ortiz, M.I., Rajaram, S. (2005): Breeding for abiotic stress tolerance in wheat. In: Ashraf, M., Harris, P.J.C (Eds): *Abiotic stresses. Plant resistance through breeding and molecular approaches.* The Haworth Press, Inc., New York, NY, USA. pp. 401-489.
- Pheloung, P.C. & Siddique, K.H.M. (1991): Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18: 53-64.
- Prince, S.J., Mutava, R.N., Pegoraro, C., Oliveira, A.C.D., Nguyen, H.T. (2013): Root characters. In *genomics and breeding for climate resilient crops*; Kole, C., Eds.; Springer: Berlin, Germany, pp. 67–131.
- Qayyum, A., Razzaq, A., Ahmad, M., Jenks, M.A. (2011): Water stress causes differential effects on germination indices, total soluble sugar and proline content in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *African Journal of Biotechnology*, 10(64): 14038-14045.
- Qi, Y., Wei, W., Chen, C., Chen, L. (2019): Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis, *Global Ecology and Conservation*, 18, e00606.
- Quarrie, S.A, Stojanovic, J., Pekic, S. (1999): Improving drought resistance in small grained cereals: a case study, progress and prospects. *Plant Growth Regulation*, 29: 1-21.
- Rampino, P., Pataleo, S., Gerardi, C.; Mita, G.; Perrotta, C. (2006): Drought stress response in wheat: Physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant, Cell & Environment*, 29: 2143–2152.
- Rauf, M., Munir, M.M., Hassan, M., Ahmad, M., Afzal, M. (2007): Performance of wheat genotypes under osmotic stress at germination and early seedling growth stage. *African Journal of Biotechnology*, 6: 971-975.
- Rawson, H.M., Bagga A.K., Bremmer, P.M. (1977): Aspects of adaptation by wheat and barley to soil moisture deficits. *Australian Journal of Plant Physiology*, 4: 389–401.
- Rebetzke, G.J. & Richards, R.A. (1999): Genetic improvement of early vigour in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 50: 291-301.
- Rebetzke, G.J., Botwright, T., Moore, C., Richards, R., Condon, A.G. (2004): Genotypic variation in specific leaf area for genetic improvement of early vigour in wheat. *Field Crop Research*, 88: 179-189.
- Rebetzke, G.J., López-Castañeda, C., Acuña, T.L.B., Condon, A.G., Richards, R.A. (2008): Inheritance of coleoptile tiller appearance and size in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 59: 863-873.
- Rebetzke, G.J. & Kirkegaard, J.A., Watt, M., Richards, R.A. (2014): Genetically vigorous wheat genotypes maintain superior early growth in no-till soils. *Plant and Soil*, 377: 127-144.
- Reddy, V.R.P., Aski, M.S., Mishra, G.P., Dikshit, H.K., Singh, A., Pandey, R., i sar.: (2020) Genetic variation for root architectural traits in response to phosphorus deficiency in mungbean at the seedling stage. *PLoS ONE*, 15(6): e0221008.

- Reynolds, M., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., *et al.* (2012): Achieving yield gains in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 35: 1799–1823.
- Rich, S.M., Christopher, J., Richards, R., Watt, M. (2020): Root phenotypes of young wheat plants grown in controlled environments show inconsistent correlation with mature root traits in the field. *Journal of Experimental Botany*, 71(16): 4751–4762.
- Richard, C.A., Hickey, L., Fletcher, S., Jennings, R., Chenu, K., Christopher, J.T. (2015): High-throughput phenotyping of seminal root traits in wheat. *Plant Methods*, 11: 13.
- Richards, R.A. & Lukacs, Z. (2002:) Seedling vigour in wheat-sources of variation for genetic and agronomic improvement. *Australian Journal of Agricultural Research* 53: 41–50.
- Richards, R.A., Watt, M., Rebetzke, G.J. (2007): Physiological traits and cereal germplasm for sustainable agricultural systems. *Euphytica* 154: 409–425.
- Richards, R.A., Rebetzke G.J., Watt, M., Condon, A.G.T., Spielmeier, W., Dolferus, R. (2010): Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping, quantitative trait loci, markers and the selection environment. *Functional Plant Biology*, 37: 85-97.
- Robertson, B.M., Waines, J.G., Gill, B.S. (1979): Genetic variability for seedling root numbers in wild and domesticated wheats. *Crop Science*, 19: 843–847.
- Robin, A.H.K., Uddin, M.J., Bayazid, K.N. (2015): Polyethylene glycol (PEG)-treated hydroponic culture reduces length and diameter of root hairs of wheat varieties. *Agronomy*, 5: 506-518.
- Robbins, N.E. & Dinnyen, J.R. (2015): The divining root: Moisture-driven responses of roots at the micro-and macro-scale. *Journal Experimental of Botany*, 10: 1–10.
- Rosegrant, M., Ringler, C., Msangi, S., Zhu, T., Susler, T., *et al.* (2007): Agriculture and food security in Asia: the role of agricultural research and knowledge in a changing environment. *Journal of Semi-Arid Tropical Agricultural Research*, 4(1).
- Ruggiero, C. & Angelino, G. (2011): Changes of root hydraulic conductivity and root/shoot ratio of durum wheat and barley in relation to nitrogen availability and mercury exposure. *Italian Journal of Agronomy*, 3: 281–290.
- Sadhu, D. & Bhaduri, P.N. (1984:) Variable traits of root and shoot of wheat under different cultural conditions and ages. *Zeitschrift Fur Acker Und Pflanzenbau-Journal of Agronomy and Crop Science*, 153: 216–224.
- Saha, R.R., Hannan, A., Nessa, A., Malek, M.A., Islam, M.R. (2018): Selection of drought tolerant wheat genotypes by osmotic stress imposed at germination and early seedling stage. *SAARC Journal of Agriculture*, 15(2): 177-192.
- Salamini, F., Ozkan, H., Brandolini, A., Schafer-Pregl, R., Martin, W. (2002): Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East. *Nature Reviews genetics*, 3 (6): 429-441.
- Sanguineti, M.C., Li, S., Maccaferri, M., Corneti, S., Rotondo, F., Chiari, T., Tuberosa, R. (2007): Genetics dissection of seminal root architecture in elite durum wheat germplasm. *Annals of Applied Biology*, 151: 291-305.
- Sardare, M. & Admane, S. (2013): A review on soil-less culture. *MIT Academy of Engineering Alandi Pune, MS, India* 2: 299–304.

- Saunders, D.A. & Hettel, G.P. (1994): Wheat in heat stressed environments: irrigated, dry areas and rice-wheat farming systems. Mexico, DF, CIMMYT.
- Schachtman, D.P. & Goodger, J.Q. (2008): Chemical root to shoot signaling under drought. *Trend in Plant Science*, 13: 281-287.
- Schär, C., Vidale, P.L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Liniger, M.A., Appenzeller, C. (2004): The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427: 332–336.
- Shahbazi, H., Bihamta, M.R., Taeb, M., Darvish, F. (2012): Germination characters of wheat under osmotic stress: Heritability and relation with drought tolerance. *International Journal of Agricultural Research. Review*, 2: 689–698.
- Shewry, P.R. (2009): Wheat. *Journal of Experimental Botany*, 60 (6): 1537-1553.
- Shiferaw, B., Smale, M., Braun, H.J., Duveiller, E., Reynolds, M., Muricho G. (2013): Crops that feed the world 10. past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Security*, 5: 291-317.
- Shull, G. H. (1952): Beginnings of the heterosis concept, In: J. W. Gowen (Eds), *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, IA. 14-48.
- Siddique, K.H.M., Belford, R.K., Tennant, D. (1990): Root-shoot ratios of old and modern, tall and semidwarf wheats in a mediterranean environment. *Plant and Soil* 121: 89–98.
- Siddique, K.H.M, Tennant, D., Perry M.W., Belford, R.K (1990): Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivare in a mediterranean-type environment. *Australian Journal of Agricultural Research*, 41:431-447.
- Siddiqui, Md. N., Léon, J., Naz, A. A., Ballvora, A. (2021): Genetics and genomics of root system variation in adaptation to drought stress in cereal crops. *Journal of Experimental Botany*, 72(4): 1007–1019.
- Singh, B.B., Mai-Kodomi, Y., Terao, T. (1999): A simple screening method for drought tolerance in cowpea. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 59: 211-220.
- Skinner, R.H. & Comas, L.H., (2010): Root distribution of temperate forage species subjected to water and nitrogen stress. *Crop Science*, 50: 2178–2185.
- Sio-Se Mardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K., Mohammadi, V. (2006): Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crops Research*, 98(2-3): 222-229.
- Slack, S., York, L.M., Roghazai, Y., Lynch, J., Bennett, M., Foulkes, J. (2018): Wheat shovelomics II: revealing relationships between root crown traits and crop growth, *BioRxiv*280917.
- Slama, I., Messedi, D., Ghnaya, T., Savoure, A., Abdelly, C. (2006): Effects of water deficit on growth and proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum*. *Environmental and Experimental Botany*, 56: 231-238.
- Stangoulis, J. & Nguyen, V.G. (2019): Variation in root system architecture and morphology of two wheat genotypes is a predictor of their tolerance to phosphorus deficiency. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41: 109.

Sultan, M.A.R.F., Hui, L., Yang, L.J., Xian, Z.H. (2012): Assessment of drought tolerance of some triticum l. species through physiological indices. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 48: 178–184.

Špoljarević, M., Mihaljević, A., Štolfa, I., Agić, D., Vuković, R., Lisjak, M., Teklić, T. (2014): Primena polietilen glikola 6000 u istraživanju osmotskog stresa kod soje (*Glycine max* L.). XV Ružičkinci dani “Danas znanost - sutra industrija”, Zbornik radova, Vukovar, Hrvatska, 11-12 rujna, 341-351.

Team, C.W., Pachauri, R.K., Meyer, L. (2014): II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland: 2014. IPCC, 2014: Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, pp. 151.

Tomar, H.P.S., Dadhwal, K.S., Singh, H.P. (1997): Root characteristics and moisture-use pattern of spring sunflower as influenced by irrigation, nitrogen and phosphorus. *Indian Journal of Agronomy*, 42: 515-419.

Tomar, S.M.S. & Kumar, G.T. (2004): Seedling survivability as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Plant Breeding*, 123: 392–394.

Tomar, R.S.S., Tiwari, S., Vinod, Naik, B.K., Chand, S., Deshmukh, R., i sar. (2016): Molecular and morpho-agronomical characterization of root architecture at seedling and reproductive stages for drought tolerance in wheat. *PLoS ONE*, 11(6): e0156528.

Torabi, M., Mokhtarzadeh, A., Mahlooji, M. (2009): The role of hydroponics technique as a standard methodology in various aspects of plant biology researches. In *Hydroponics a Standard Methodology for Plant Biological Researches*, IntechOpen, London, UK.

Tracy, S.R., Nagel, K.A., Postma, J.A., Fassebender, H., Wasson, A., Watt, M. (2020): Crop improvement from phenotyping roots. highlights reveal expanding opportunities. *Trends in Plant Science*, 25(1): 105-118.

Turner, N.C. (1979): Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In: *Mussell H, Staples C.R, (Eds): Stress physiology in crop plants*. New York: John Wiley & Sons, 343–372.

Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N. (2013): Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 45: 1097-1102.

Veslues, P., Ober, E., Sharp, R. (1998): Root growth and oxygen relations at low water potentials. Impact of oxygen availability in polyethylene glycol solutions. *Plant Physiology*, 116: 1403-1412.

Waines, J.G. & Ehdaie, B. (2007): Domestication and Crop physiology: roots of Green-revolution wheat. *Annals of Botany*, 100: 991-998.

Wang, X., Fang, J., Zhu, B. (2008): Forest biomass and root–shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 255(12): 4007-4020.

Wang, H., Ge, Q., Dai, J., Tao, Z. (2015): Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China. *International Journal of Biometeorology*, 59: 961–969.

Wasson, A.P., Richards, A.R., Chatrath, R., Misra, S.C., Prasad, S.V., Rebetzke, G.J., Kirkegaard, J.A., Christophe, J., Watt, M. (2012): Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany*, 63(9): 3485-3498.

Watt, M., Kirkegaard, J.A., Rebetzke, G.J., Gregory, P.J. (2005): A wheat genotype developed for rapid leaf growth copes well with the physical and biological constraints of unploughed soil. *Functional Plant Biology*, 32: 695-706.

Watt, M., Kirkegaard, J.A., Passioura, J.B. (2006): Rhizosphere biology and crop productivity – a review. *Australian Journal of Soil Research*, 44: 299-317.

Watt, M., Magee, L.J., McCully, M.E. (2008): Types, structure and potential for axial water flow in the deepest roots of field-grown cereals. *New Phytologist*, 178(1): 135-146.

Watt, M., Moosavi, S., Cunningham, S.C., Kirkegaard, J.A., Rebetzke, G.J., Richards, R.A. (2013): A rapid, controlled-environment seedling root screen for wheat correlates well with rooting depths at vegetative, but not reproductive, stages at two field sites. *Annals of Applied Botany*, 112(2): 447-455.

West-Eberhard, M.J. (2008): Phenotypic Plasticity. In *Encyclopedia in Ecology*. Eds: Sven Erik Jørgensen, Brian D. Fath, *Encyclopedia of Ecology*, Academic Press, pp. 2701-2707.

Whan, B.R., Carlton, G.P., Anderson, W.K. (1991): Potential for increasing early vigour and total biomass in spring wheat. I Identification of genetic improvements. *Australian Journal of Agricultural Research*, 42: 347-361.

White, R.G. & Kirkegaard, J.A. (2010): The distribution and abundance of wheat roots in a dense, structured subsoil-implications for water uptake. *Plant, Cell and Environment*, 33: 133-148.

Wild, A., Jones, L.H.P., MacDuff, J.H. (1987): Uptake of mineral nutrients and crop growth: the use of flowing nutrient solutions. *Advances in Agronomy*, 41: 171-219.

Wilson, P.B., Rebetzke, G.J., Condon, A.G. (2015): Of growing importance: combining greater early vigour and transpiration efficiency for wheat in variable rainfed environments. *Functional Plant Biology*, 42(12): 1107-1115.

Xie, Q., Fernando, K.M.C., Mayes, S., Sparkes, D.L. (2017): Identifying seedling root architectural traits associated with yield and yield components in wheat. *Annals of Botany*, 119(7): 1115-1129.

Xu, W., Cui, K., Xu, A. et al. (2015): Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(2): 9.

Xu F, Chen S, Yang X, Zhou S, Chen X, Li J, Zhan K and He D (2021): Genome-wide association study on seminal and nodal roots of wheat under different growth environments. *frontiers in plant science*, 11:602399, <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.602399>

Zhan, A. & Lynch, J.P. (2015): Reduced frequency of lateral root branching improves N capture from low-N soils in maize. *Journal of Experimental Botany*, 66: 2055-2065.

- Zhang, X., Chen, S., Sun, H., Wang, Y., Shao, L. (2009): Root size, distribution and soil water depletion as affected by cultivars and environmental factors. *Field Crops Research*, 114: 75–83.
- Zhang, L., Richards, R.A., Condon, A.G., Liu, D.C, Rebetzke, G.J. (2015): Recurrent selection for wider seedling leaves increases early biomass and leaf area in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany*, 66: 1215-1226.
- Zhao, Z., Rebetzke, G.J., Zheng, B., Chapman, S.C., Wang, E. (2019): Modelling impact of early vigour on wheat yield in dryland regions. *Journal of Experimental Botany*, 70(9): 2535-2548.
- Zheng, X., Wen, X., Qiao, L., Zhao, J., Zhang, X., Li, X., et al. (2019): A novel QTL *QTrl.saw-2D.2* associated with the total root length identified by linkage and association analyses in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 250: 129–143.
- Zhu, J., Ingram, P.A., Benfey, P.N., Elich, T. (2011): From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 14: 310-317.
- Zhu, Y.H., Weiner, J., Yu, M.X., Li, F.M. (2019): Evolutionary agroecology: Trends in root architecture during wheat breeding. *Evolutionary Applications*, 12(4): 733-743.

BIOGRAFIJA AUTORA

Milica Blažić rođena je u Požarevcu 08.09.1985. u Požarevcu, gde je završila osnovnu školu i Požarevačku gimnaziju. Osnovne studije završila je 2013. na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu sa prosečnom ocenom 8,41. Doktorske studije upisala je 2015. na Poljoprivrednom fakultetu Univerziteta u Beogradu na odseku za Ratarstvo i povrtarstvo, katedri za genetiku, oplemenjivanje bilja i semenarstvo. Sve ispite predviđene planom i programom doktorskih studija položila je sa prosečnom ocenom 9,26.

Tri godine (2015-2018) radila je u Banci biljnih gena Direkcije za nacionalne referentne laboratorije pri Ministarstvu poljoprivrede, šumarstva i vodoprivrede. Od septembra 2018. godine zaposlena je na Akademiji tehničkih strukovnih studija Beograd na odseku Primenjene inženjerske nauke Požarevac kao asistent za užu naučnu oblast biologija i zaštita životne sredine.

Doktorsku tezu radila je u saradnji sa Institutom za kukuruz "Zemun Polje" kao deo projekta koji je podržan od strane Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja (projekat br. TR31005). Ušestvovala je na više naučnih seminara i skupova iz oblasti biologije, ekologije, genetike i oplemenjivanja biljaka. Član je Društva genetičara Srbije i prvi autor rada koji je objavljen u međunarodnom naučnom časopisu kategorije M23 pod naslovom: "Genotipska varijabilnost svojstava korena i stabla klijanaca hlebne pšenice". Govori engleski jezik. Udata je i ima jedno dete.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора Милица Блажић

Број индекса РА 150031

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

**Оцена генотипова пшенице на основу особина корена и стабла клијанаца као
потенцијал за оплемењивање**

- резултат сопственог истраживачког рада;
- да дисертација у целини ни у деловима није била предложена за стицање друге дипломе према студијским програмима других високошколских установа;
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио/ла интелектуалну својину других лица.

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора: Милица Блажић

Број индекса: РА 150031

Студијски програм: Пољопривредне науке, Ратарство и повртарство

Наслов рада: Оцена генотипова пшенице на основу особина корена и стабла клијанаца као потенцијал за оплемењивање

Ментор: проф. др Томислав Живановић

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањења у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског назива доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

Оцена генотипова пшенице на основу особина корена и стабла клијанаца као потенцијал за оплемењивање

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду и доступну у отвореном приступу могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство (CC BY)
2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)
3. **Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)**
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)
5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.

Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, _____

1. **Ауторство.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.
2. **Ауторство – некомерцијално.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.
3. **Ауторство – некомерцијално – без прерада.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.
4. **Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.
5. **Ауторство – без прерада.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.
6. **Ауторство – делити под истим условима.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.