

Оплемењивање биљака за услове суше

Ново Пржуљ, Зоран Јововић

Сажетак. Суша се сматра једним од највећих проблема у производњи хране. Климатске промјене имају негативан утицај на укупну свјетску производњу хране, без обзира на повећање које је остварено оплемењивањем и новим технологијама гајења. Недостатак воде обично доводи до смањеног раста биљке, пада интензитета фотосинтезе и поремећаја метаболизма. Реакција биљака на сушу сложена је, јер сушни стрес изазива проблеме код усвајања биогених елемената и транспорта хранива и асимилата, што се одражава на цјелокупан метаболизам биљке. Начини борбе против суше вишеструки су, комплексни и комплементарни, гдје је оплемењивање и стварање генотипова, који остварују принос у условима ограничене количине воде, посебно значајно. Побољшана генетика уводи се лакше и брже у производњу него побољшана агротехника, која зависи много више од могућности инпута, инфраструктуре, приступа тржишту и искуства у агрономији.

Отпорност биљака на сушу огледа се у способности неутрализације неповољних промјена метаболизма и одржавању високе синтетске

Цитирање: Пржуљ Н, Јововић З (2020) Оплемењивање биљака за услове суше. У: Пржуљ Н, Тркуља В (уредници) Од генетике и спољне средине до хране. Академија наука и умјетности Републике Српске, Бања Лука, Монографија XLI:127–180

Cite as: Pržulj N, Jovović Z (2020) Plant breeding for drought conditions. In: Pržulj N, Trkulja V (eds) From genetics and environment to food. Academy of Sciences and Arts of the Republic of Srpska, Banja Luka, Monograph XLI:127–180

способности. Отпорност се састоји из отпорности на високе температуре и отпорности на недостатак воде. Отпорност на недостатак воде у земљишту комплексна је особина и гајене биљке могу је постићи избегавањем суше, смањењем дехидратације и толерантношћу на дехидратацију. Реакција на сушу започиње затварањем стома како би се спријечило исушивање листа и смањила потрошња воде, али тиме се смањује усвајање CO_2 и фотосинтеза. Захваљујући осмотској регулацији, код отпорних генотипова стоме остају отворене, што омогућава одвијање фотосинтезе, дјелимично издуживање листова, раст коријена, усвајање воде из земљишта, одлагање већења листова, ефикасније накупљање суве материје и формирање већег приноса у стресним условима. У условима сушног стреса, одлагање одумирања листова посебно је важно за повећање толерантности на сушу.

Климатске промјене и скромнији резултати класичног оплемењивања у XXI вијеку наметнули су неопходност изналажења и увођења и других метода у процес оплемењивања биљака. Физиолошки приступ данас се користи као најзначајнија подршка емпиријском оплемењивању. Истовременом примјеном оба метода омогућава се брже и ефикасније стварање генотипова отпорних на сушу. Овај метод омогућава лакше и ефикасније идентификовање кључних особина које ограничавају принос у условима суше, тестирање више генерација годишње и бржу селекцију, успјешније тестирање великог броја генотипова у радним колекцијама, crossing блоку и генерацијама раздвајања, на основу чега се у компаративним огледима на принос испитује мањи број селекционисаних линија. Ако се пожељна особина налази у позитивној корелацији са приносом, повољније је у млађим генерацијама раздвајања радити селекцију на особину него у каснијим на принос, с обзиром на присутну јаку интеракцију GxE за принос. Због тешкоћа у оцјењивању физиолошких особина и њихове ниске херитабилности, отежано је и оплемењивање на специфичне физиолошке особине које обезбјеђују биљкама толерантност на сушу и до сада су постигнути релативно скромни резултати.

Промјеном дужине трајања појединих фенофаза може се регулисати количина воде усвојене до цвјетања и након цвјетања. Генетичке манипулације у времену цвјетања имале су највећи значај у прилагођавању вегетативног и репродуктивног периода на расположиву воду и евапорацију. Раније сазријевање и плодоношење физиолошка је особина која у многим подручјима обезбјеђује избегавање суше. Генотипови који се одликују овом особином завршавају животни циклус

прије наступања периода јаког дефицита воде, што постижу појачаном метаболичком активношћу и убрзаним растом. Сјетвом генотипова који раније цвјетају, не остварује се увијек очекивани принос због мање акумулације надземне суве материје.

Архитектура коријена представља особину биљке која пружа највише могућности у стварању генотипова толерантних на сушу. У досадашњим проучавањима гајених биљака, најмање је истраживања на коријену, тако да и не постоји информација да ли је корјенов систем модерних сорти прилагођен земљишним и еколошким факторима и да ли је неопходно оплемењивањем вршити његове измјене. Дубок корјенов систем подразумијева толерантноист на сушу и способност да усвоји више воде из земљишта. Ужи проводни снопићи ксилема у семиналном коријену смањују коришћење воде прије цвјетања у условима сушног стреса, што доприноси повећању количине доступне воде у периоду наливања зрна. Сорте са већим раним вигором имају бржи пораст коријена, дубље продирање у земљиште и развијенији систем адвентивног коријена. Нижа температура склопа усјева или већа проводљивост стома показатељи су повољног водног режима земљишта и дубљег корјеновог система.

Ефикасност транспирације (ТЕ) представља важну компоненту ефикасности коришћења воде. Постоје разни начини повећања ТЕ код биљака, од којих је најефикаснији гајење генотипова код којих се период максималног повећања биомасе одвија током периода умјерених температура, када се троши мања количина воде за раст. Процеси који утичу на обим дискриминације изотопа угљеника ^{13}C (Δ) имају значајан утицај на ТЕ, при чему је дискриминација смањена када је вриједност ТЕ висока. Дискриминација изотопа угљеника блиско је повезана са ТЕ током читаве вегетације, због чега се овај метод може користити за стварање сорти са већим ТЕ. Предност употребе Δ , као потенцијалне индиректне методе у оплемењивању, огледа се у много једноставнијем и бржем мјерењу у односу на мјерење ТЕ.

Код неких биљних врста значајан напредак у оплемењивању на веће приносе постиже се повећањем жетвеног индекса (НІ). Повећање НІ није довело до значајније промјене у количини воде коју усвајају стрна жита, али је довело до природног повећања ефикасности коришћења воде. У условима високих температура, просјечан принос зрна пшенице налази се у позитивној корелацији са НІ. Даље повећање приноса зрна код жита преко промјене НІ не може дати значајније резултате, због чега се оплемењивањем повећава надземна биомаса уз задржавање постигнутог

Н1. Мање бокорење, посебно формирање мањег броја стерилних класова, доприноси реализацији већег Н1 у условима суше, јер се формира мања лисна површина прије цвјетања, чиме се смањује транспирација и обезбјеђује већа количина воде за период наливања зрна.

Код великог броја гајених биљака вишак асимилата, који се синтетички до цвјетања, акумулира се у форми растворљивих угљених хидрата у стаблу, које биљке користе у периоду наливања зрна (ПНЗ). Продужење ПНЗ представља кључни фактор повећања приноса стрних жита. Током ПНЗ асимилати из стабла транслоцирају се у зрно, и у екстремно сушним условима могу учествовати 100% у коначној маси зрна. Код стрних жита утврђено је велико генетичко варирање у акумулацији и ремобилизацији асимилата синтетисаних до цвјетања.

Физиолошки приступ у оплемењивању гајених биљака подразумијева нови, детаљнији и дубљи начин размишљања, повезивање развића биљака са факторима средине, поклањање више пажње факторима који утичу на принос, коришћење разноврсније гермплазме у оплемењивању и ефикаснију евалуацију генерација раздвајања. Такав, емпиријски и физиолошки програм оплемењивања захтијева значајна и дуготрајна улагања.

Кључне ријечи: Климатске промјене, суша, фотосинтеза, дехидратација, осмоза, конвенционално оплемењивање, физиолошки приступ, вријеме цвјетања, архитектура коријена, транспирација, дискриминације изотопа угљеника, жетвени индекс, период наливања зрна

4.1. Увод

Производња хране човјекова је дјелатност која се налази под великим утицајем климе. Године са мањком или вишком воде, високим или ниским температурама, у периоду када наносе штете нормалном развићу и расту гајених биљака, као и године са екстремним временским појавама, као што су поплаве и олује, могу значајно утицати на биљну и сточарску производњу. Иако су модерне технологије и технике које се примјењују у пољопривреди помогле да се смање ови негативни утицаји и подстакне производња, утицај суше која има негативне посљедице на производњу жита у посљедње двије деценије указује на несигурност ове производње и њену велику зависност од временских услова (Bindi and Olesen 2011).

Посматрајући у цјелини, климатске промјене имају негативан утицај на укупну свјетску производњу хране, без обзира на повећање које је остварено оплемењивањем и унапређењем технологија гајења (Morgounov et al. 2018). Tripathi et al. (2016) наводе да су климатске промјене од 1980. смањиле укупну свјетску производњу кукуруза и пшенице за 5%. Губици у производњи због суше посљедица су смањења пожњевених површина и приноса, док екстремно високе температуре имају негативан утицај на просјечан принос и укупну производњу. Губици на свјетском нивоу у производњи гајених биљака, због стреса изазваног сушом, износе десетине милијарди долара годишње (Guha-Sapir et al. 2004).

Повећање концентрације гасова стаклене баште – угљен-диоксида (CO_2), метана (CH_4), водене паре (H_2O), озона (O_3) и флуоридних гасова (F гасови) – у ваздуху главни је разлог због чега долази до климатских промјена (Shine et al. 2005). Просјечна годишња концентрација CO_2 у ваздуху повећана је од $320 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ у 1965. години, на око $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ у 2017. (Bunce 2017). Досадашња искуства и истраживања показују да повећање концентрације CO_2 изнад актуелних вриједности има за посљедицу генерално повећање раста и приноса С-3 биљних врста. Сматра се да ће повећана концентрација CO_2 и даље позитивно утицати на повећање приноса ових биљних врста, без обзира на друге климатске промјене, као што је повећање просјечних температура ваздуха и промјене у количини падавина. Већи приноси зрна при повишеним концентрацијама CO_2 утврђени су код јечма (Clausen et al. 2011), пасуља (Bunce 2008), грахорице (Ahmed et al. 1993), соје (Bishop et al. 2015; Bunce 2016), пшенице (Batts et al. 1998; Bunce 2017), овса (Johannessen et al. 2005), уљане репице (Jorgensen 2005; Clausenet al. 2011) и пиринча (Hasegawa et al. 2013). Детерминација особина код гајених биљака/сорта које су у позитивној корелацији са позитивним ефектом повећане концентрације CO_2 на принос, може се користити у стварању сорта погодних за гајење у условима повећане концентрације CO_2 .

Olesen and Bindi (2002) сматрају да ће климатске промјене у сјеверним дијеловима Европе довести до ширења подручја погодних за биљну производњу и до скраћења дужине вегетационог периода одређених усјева, нпр. стрних жита. У суштини, у сјеверним дијеловима Европе климатске промјене имаће позитиван ефекат на пољопривреду преко увођења у производњу нових биљних врста и генотипова, веће продуктивности гајених биљака и проширења подручја погодних за гајење пољопривредних биљака. Негативни ефекти климатских промјена у овим подручјима могу се манифестовати кроз потребу веће заштите

гајених биљака, ризика од испирања хранљивих материја и интензивнијег смањења органске материје у земљишту (Kahiluoto et al. 2019). За разлику од сјеверних подручја, посљедице климатских промјена у јужним подручјима Европе биће углавном негативне (Iglesias et al. 2011; Semenov et al. 2014; Nožinić et al. 2016). Очекивани дефицит воде, суше и екстремни временски услови могу довести до већег варирања и нижих приноса, као и смањења подручја погодних за традиционалну пољопривреду (Grillakis 2019). Ови процеси могу допринијети смањењу укупне пољопривредне производње, посебно биљне, у југоисточном и средоземном дијелу Европе, гдје спада и западни Балкан.

Биљке С-3 типа фотосинтезе захтијевају 1 кг воде за синтезу 1,3 до 2,0 г суве материје, односно 500–800 кг воде за синтезу 1 кг суве материје, док су С-4 биљке двоструко ефикасније (Marschner 2012). У суштини, непредвидљива суша може се сматрати највећим проблемом у производњи хране. Недостатак воде обично доводи до смањеног раста, пада интензитета фотосинтезе и поремећаја метаболизма. Реакција биљака на сушу сложена је, јер је сушни стрес најчешће повезан са проблемима усвајања биогених елемената и транспортом хранива и асимилата, што се одражава на цјелокупан метаболизам. У производним условима дефицит воде често може бити и маскиран јер је комбинован са другим типовима стреса. Тако мањи недостатак воде утиче на повећање везане и пад слободне воде у биљци, што доводи до пада интензитета фотосинтезе. Јачи недостатак воде доводи до исушивања биљке и, ако се настави, до увенућа.

4.2. Степен и карактеристике суше у Републици Српској

Трбић (2010) наводи да се, према Кепеновој класификацији климата, територија Републике Српске доминантно налази у С и D климатском типу. Највећи дио сјевера Републике Српске има континентални режим падавина са максимум у љетњим и минимумом у зимским мјесецима. У ниској Херцеговини влада типичан маритимно медитерански режим са максимумом падавина у зимским и минимумом у љетњим мјесецима. У централним дијеловима доминира јесењи максимум, док минимум није изразито просторно диференциран. Исти аутор наводи да је колебање падавина сложеније у односу на температуре и има изражен регионални карактер. Промјене падавина на годишњем нивоу још увијек нису драматичне, мада дефицит воде током љета већ постаје алармантан на готово читавом подручју Републике Српске. Дефицит падавина, уз повећање

температура, има за посљедицу исушивање и смањење влаге у земљишту. У периоду 2003–2012, пет година биле су изузетно или екстремно сушне (2003, 2007, 2008, 2011. и 2012). Пројектоване промјене температуре ваздуха и количина падавина упућују на чињеницу да ће се колебања наставити и у наредном периоду. Према најкатастрофалнијем сценарију А2, до краја вијека очекује се повећање температуре за око 4 °С на годишњем нивоу и смањење падавина до 50% током љетње сезоне. Међутим, током 2012. године на сјеверу Републике Српске годишња количина падавина била је за 50% мања од просјека. На основу климатских промјена које су се дешавале у посљедње двије деценије, потребно је стратегије адаптације на измијењене климатске услове конципирати према сценарију А2.

Простор југоисточне Европе у великој мјери захваћен је климатским промјенама које имају регионални карактер (Spasov i sar. 2007). Климатске промјене манифестују се у виду повећања температуре, колебања водног режима, смањење падавина у вегетационом периоду, повећања интензитета и фреквенција периода суше, поплава и појава већег броја дана са градом и тропским температурама (преко 30 °С). Посљедњих деценија видљив је притисак климатских промјена на животну средину Републике Српске, што се посебно манифестује на водне ресурсе, пољопривреду, шумарство, еколошке системе и људско здравље. Пораст температуре присутан је на читавом простору Републике Српске, али и цијеле Босне и Херцеговине.

На термички режим и климатска обиљежја Републике Српске утичу два акциона центра атмосфере: азорски антициклон који условљава стабилно, а љети и топло вријеме, и исландски циклон, који доноси падавине (Trbić et al. 2017). Зими се повремено региструје и утицај сибирског антициклона, који је праћен хладним и углавном сувим временом, док је љети присутан и утицај антициклона који има сахарско, односно медитеранско поријекло, а условљава изузетно топло и суво вријеме. Температуре ваздуха за период 1981–2010. године показују значајно повећање на готово читавом подручју Републике Српске, а посебно у Посавини, Семберији и јужном дијелу источне Херцеговине. У централном, брдско-планинском простору и у високо-планинском простору високе Херцеговине, пораст температуре није значајан.

4.3. Други фактори који утичу на принос у условима суше

Иако је општеприхваћено да су мале количине падавина најважнији фактор који утиче на смањење приноса у условима суше, ово не мора увијек да буде тачно (Kirkegaard et al. 2008). Други фактори, као што су болести, лоше

физичке и хемијске особине земљишта, проблеми са хранљивим елементима у земљишту, или чак плављење у одређеној фази развића биљака, могу смањити приносе (Suresh and Nagesh 2015). Све ове факторе треба искључити, колико је то могуће, прије анализе физиолошких особина које се налазе у вези реализације приноса у условима суше. Фолијарне болести лако се детерминишу, па се током оплемењивања издвајају генотипови задовољавајуће толерантности на болести. Међутим, други фактори, који се фенотипски јасно не манифестују, а чији се ефекат приписује суши, доводе до смањења приноса. Неки од тих проблема су: токсичан ниво минералних хранива у земљишту због рН вриједности, дуготрајно низак или висок ниво минералних хранива, земљишни патогени, нематодe и болести коријена и чвора бокорења (Arshad and Martin 2002). Дјеловање свих ових фактора доводи до обољења и слабијег развоја коријена, што има за посљедицу слабије усвајање воде, а фенотипски има симптоме реакције биљке на сушу. Детерминација ових фактора релативно је лака – одређивањем рН вриједности земљишта и садржаја макро и микроелемената у земљишту, анализом здравственог стања коријена и прегледом на присуство нематоде. Интензитет бокорења код жита такође може бити показатељ спољашњих услова или здравственог стања биљке (Акрам 2011). Стрна жита припадају породици трава и у повољним условима јако бокоре, док је у условима јаке суше обично продуктиван само примарни клас, а секундарни и терцијарни су стерилни. Соорег and Fox (1996) предлажу идентификацију лимитирајућих фактора гајењем генотипова тестера или других биљних врста, чија је толерантност или отпорност према поремећајима у минералном саставу земљишта или земљишним болестима позната. Израчунавањем ефикасности коришћења воде и одређивањем садржаја воде у земљишту након жетве може се утврдити да ли су неки други фактори, а не суша, одговорни за смањење приноса. Ако се то утврди, проблем се мора рјешавати оплемењивањем и примјеном одговарајуће технологије гајења. Оплемењивањем се морају створити сорте које имају повећану толерантност или отпорност на болести и повећану толерантност на поремећаје садржаја хранива у земљишту. У недостатку генетичке толерантности и отпорности, плодоред може бити један од најефикаснијих начина смањења болести коријена.

4.4. Механизми толерантности на сушу

Биолошки стрес дефинише се као спољашњи фактор који утиче на смањење приноса у односу на максималан генетички потенцијал генотипа (Salisbury and Magieous 1985). Толерантност према стресу представља капацитет

биљке да се боље прилагоди биотичким или абиотичким стресовима, као што су суша, високе и ниске температуре, слана земљишта, присуство токсичних метала, штетних организама и друго (Duvick 1997). Суша се сматра за један од најзначајнијих фактора који ограничава принос гајених биљака широм свијета. С обзиром на то да климатске промјене доводе до топлијих и сувљих љета, повећан је ограничавајући утицај суше на принос и компоненте приноса (Sareen et al. 2018; Mehraban et al. 2019). Неравномјерна дистрибуција постојећих падавина у традиционалним производним рејонима важнијих ратарских усјева додатно повећава смањење приноса. Коришћење генетике у побољшању толерантности на сушу и обезбјеђењу стабилности приноса важан је вид стабилизације глобалне производње гајених биљака (Edmeades et al. 2003). Побољшана генетика, односно родније сорте и хибриди, уводи се лакше и брже у производњу него побољшана агротехника, која зависи много више од могућности инпута-инфраструктуре, приступа тржишту и искустава у агрономији.

Толерантност према суши састоји се из отпорности на високе температуре и отпорности на недостатак воде. Толерантност генотипова на недостатак воде у земљишту комплексна је особина и гајене биљке могу је постићи на један од следећих начина: (1) избјегавање суше, (2) смањење дехидратације, (3) толерантност на дехидратацију (Fang and Xiong 2015).

Раније сазријевање и плодношење физиолошка је особина која у многим подручјима обезбјеђује избјегавање суше. Генотипови који се одликују овом особином завршавају животни циклус прије наступања периода јаког дефицита воде, што постижу појачаном метаболичком активношћу и убрзаним растом (McKay et al. 2003). Ранозрелост подразумијева правовремено цвјетање, које се иначе налази под контролом мајор гена који контролишу фотопериод, јаровизацију и ранозрелост *per se* (Gomez et al. 2014). У оплемењивању гајених биљака селекција генотипова за особине које омогућавају интензиван раст и убрзан развој, као што су висока проводљивост стома, интензивна фотосинтетска активност, ниска ефикасност коришћења воде и раније цвјетање, омогућавају ранозрелост и избјегавање суше (Kereša i sar. 2008). Код пшенице и јечма фотопериод налази се под контролом *Ppd* гена (Chen et al. 2018). Laurie et al. (1995) и Foulkes et al. (2004) наводе да се *Ppd* гени код пшенице налазе на краћем краку хромозома 2А (*Ppd-A1*), 2В (*Ppd-B1*) и 2D (*Ppd-D1*). Доминантни алел гена *Ppd-A1*, који детерминише неосјетљивост на фотопериод код озиме пшенице која се гаји у условима кратког дана, може убрзати цвјетање за 7 дана у односу на генотипове који имају рецесивни алел овог гена. Оно што

ствара проблем у оплемењивању је плејотропни ефекат гена за фотопериод, који се манифестује у скраћењу стабла и смањењу броја класића у класу (Subira et al. 2016). Генотипови са *Ppd* генима имају краћи период вегетације и нижи принос и до 5%. Форме стрних жита које захтијевају јаровизацију морају проћи период нижих температура да би цвјетале и формирале плод. Јаровизацију контролишу *Vrn* гени, од којих су најважнији *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, а који се налазе на дужем краку хромозома 5A, 5B и 5D (Galiba et al. 1995). Ранозрелост *per se* код пшенице налази се под контролом тзв. *Eps* гена (Prieto et al. 2018).

Физиолошко прилагођавање биљака недостатку воде у земљишту остварује се смањењем дехидратације (McKay et al. 2003). Ниска метаболичка активност, спорији раст и висок водни потенцијал и тургор у ћелијама током периода суше одликује генотипове који посједују механизам за смањење дехидратације. Основу овога механизма представља прогресивно затварање стома, што доводи до смањења транспирације, али и фотосинтезе. Затварање стома не контролише само доступна вода у земљишту већ и интеракција особина листа и спољашњих фактора (Medrano et al. 2002). Као реакција на сушу у коријену се синтетише абсцисинска киселина (*abscisic acid*, ABA) која се транспортује ксилемом до листа и доводи до затварања стома (Schachtman and Goodger 2008). Осјетљивост стома на ABA могу модификовати водни потенцијал листа, статус хранива у биљци и рН биљног сока. Накупљање ABA у биљкама, индуковано сушом, налази се под контролом локуса за квантитативне особине (*Quantitative trait locus*, QTL) који је мапиран код пшенице на дужем краку хромозома 5A, у непосредној близини локуса *Dhn/Dhn2*, под чијом се контролом налази отпорност на ниске температуре (Quarrie et al. 1994).

Толерантност на дехидратацију представља толерантност на промјене које суша изазива на нивоу молекула и ћелије, које биљка постиже осмотском регулацијом или прилагођавањем (Živčák et al. 2009). Осмотска регулација представља смањење потенцијала цитосола због накупљања осмолита током смањеног водног потенцијала у листу, што омогућава одржавање тургора позитивним и наставак одвијања процеса који зависе од тургора до одређеног нивоа и у стресним условима. Органске и неорганске материје које омогућавају осмотску регулацију специфичне су за различите биљне врсте. Ћелијска дехидратација је сигнал за акумулацију осмолита, а осмотско прилагођавање се генерално повећава са смањењем водног потенцијала листа. Осмотско прилагођавање постигнуто је пасивним концентровањем раствора, процесом дехидратације. На овај начин, осмотски потенцијал коријена може да достигне ниже вриједности од

осмотског потенцијала земљишта, чиме се постиже кретање воде из земљишта у биљку дуж градијента концентрације (Stanković i sar. 2006). Синтеза и акумулација органских осмолита широко је распрострањена у биљкама, мада њихова концентрација варира од врсте до врсте (Yin et al. 2009). Такође, степен осмотског прилагођавања у условима суше варира међу биљним врстама и може се користити као један од критеријума за одабир врста које су толерантне на дехидратацију (Chaves et al. 2003). Захваљујући осмотској регулацији, код толерантних генотипова на сушу стоме остају отворене, што омогућава одвијање фотосинтезе, листови се издужују мада смањеним интензитетом, коријен и даље расте и омогућава ефикасније усвајање воде из земљишта, одлаже се већење листова, ефикасније је накупљање суве материје, што све омогућава формирање већег приноса у стресним условима.

Saradadevi et al. (2017) истичу да је способност одржавања стома отвореним у условима водног стреса агрономски облик толерантности на сушу. Guo et al. (2019) наводе да је код пшенице од анорганских јона посебно важан калијум, чије је накупљање у стресним условима контролисано мајор локусом, који се налази на краћем краку хромозома 7А. Без обзира на значај калијума, главну улогу у осмотској регулацији имају органски осмолити (Ahanger et al. 2014). Органски осмолити могу се подијелити у двије групе: (1) осмолити који садрже азот, као што су слободне аминокиселине (нпр. пролин), и кватерна амонијумова једињења, као што су бетаин, полиамини и протеини, (2) угљенохидратни осмолити, као што су шећерни алкохоли (манитол, сорбитол), моносахариди (фруктоза, глукоза), олигосахариди (сахароза, трехалоза) и полисахариди (фруктан).

4.5. Физиолошки и биохемијски ефекти суше на биљке

Отпорност биљака према суши развија се током филогенезе, али је и врло важна адаптација током онтогенезе (Flores and Orozco 1993). Велики значај у отпорности према суши имају колоидно-хемијске особине протоплазме, као што су вискозитет, еластичност и количина везане воде. Изложеност биљака суши најтачније се процјењује из односа стварне (T = измјерена или релативна транспирација) и максимално могуће транспирације (T_p):

$$1 - CWSI = \frac{T}{T_p}$$

гдје је: CWSI = индекс водног стреса (*crop water stress index*, CWSI) који се креће између 0 и 1; кад је већи од 0,15 биљке већ трпе због недостатка воде (Vukadinović 1999). У недостатку воде смањује се способност биљака да синтетишу органску материју, долази до повећане хидролизе протеина, већа је активност оксидаза уз пораст интензитета дисања, те се коначно смањује фотосинтетска активност (Bray 1997). Такође, успорава се фосфорилација шећера, што смањује количину органофосфорних једињења, смањен је садржај АТФ, а повећава се садржај неких шећера (глукоза и фруктоза), мања је количина органских киселина Кребсовог циклуса и аминокиселина, док се CO₂ више укључује у јабучну, а мање у аспарагинску киселину, уз успорен транспорт асимилата. Отпорност биљака на сушу огледа се у способности неутрализације неповољних промјена метаболизма, тј. у одржавању високе синтетске способности, а за ову отпорност од посебног је значаја развијеност корјеновог система, анатомска структура биљних ткива и стадијум развића (Xiong et al. 2006). Висок садржај осмотски активних материја у ћелијама, посебно K⁺, али и других јона, осигурава бољу хидратисаност и већу ретенцију воде у биљкама, преко регулације мембранског транспорта и механизма рада стома. Сушни стрес доводи до затварања стома, смањења интензитета транспирације и пада водног потенцијала ткива у биљци, што за посљедицу има смањење фотосинтезе и заустављање раста. Код дехидратације биљних ткива, расте синтеза АВА, што доводи до затварања стома и смањене транспирације, смањеног надземног раста изданака, акумулације резервних протеина у сјемени и превођења зрелог сјемена у дормантно стање (Nakashima and Yamaguchi-Shinozaki 2013).

Реакција биљака на сушу започиње затварањем стома да би се спријечило исушивање листа и смањила потрошња воде. Биљке које су толерантније на сушу имају способност регулације отварања и затварања стома, што доприноси смањењу потрошње воде, али и усвајању CO₂ и обављања фотосинтезе (Rischbeck et al. 2017).

Многе биљке губе воду кроз стоме јер оне остају отворене. Велика количина воде губи се преко епидермиса кроз кутикулу, посебно када је танка. Биљке отпорније на сушу у правилу имају дебелу кутикулу, слабо пропусну за воду (Ni et al. 2012). Губитком воде из листа тургор пада и биљке почињу венути. Код неких биљака долази до увијања листова, чиме се штити фотосинтетски апарат од директне сунчеве радијације. Фотосистем II и тамна фаза фотосинтезе (Калвинов циклус) отпорни су на сушу, међутим расте интензитет фотореспирације. Промјеном метаболизма, биљке се адаптирају на сушу и неки дијелови биљке могу преживјети дехидратацију са мањим

или већим оштећењем. Универзални механизам толерантности на сушу представља накопљање материја које повећавају осмотску вриједност цитоплазме (Živčák et al. 2009).

4.6. Конвенционално оплемењивање на сушу

Генетичко повећање приноса гајених биљака у условима суше знатно је мање у односу на повећање у повољним агроеколошким условима и у условима наводњавања (Pržulj i Momčilović 2003). Сушна подручја одликују се непредвидивим падавинама, чији се дефицит најчешће дешава у критичним фазама развића и раста гајених биљака. Овај спори напредак генетичког повећања приноса посљедица је маскирања генетичког варирања високом интеракцијом генотип x година и генотип x локалитет (Pržulj et al. 1997a).

Оплемењивањем на принос у оптималним условима стварају се генотипови који остварују висок принос и у повољним и у стресним условима (Ceccarelli et al. 2004). Генетичко варирање у особинама које доприносе високом приносу у свим агроеколошким условима, као што је нпр. висок жетвени индекс, веће је у оптималним условима, због чега је већа вјероватноћа одабира генотипова високог приноса. Richards (2006) наводи да не постоји разлог да генотипови високог приноса у повољним условима не реализују свој генетички потенцијал и у мање повољним условима, ако је селекција обављена у нормалним условима, без наводњавања. Велики број специфичних адаптација, које могу бити од посебног значаја за услове без наводњавања, такође могу бити важне за постизање високог приноса у условима стреса.

Оплемењивање на специфичне физиолошке особине, за које се претпоставља да обезбјеђују биљкама толерантност на сушне услове, тешко је и до сада су постигнути релативно скромни резултати (Luo et al. 2019). Један од разлога ових скромних резултата су тешкоће у оцјењивању тих особина, њихова ниска херитабилност и чињеница да је досадашње оплемењивање углавном било усмјерено на повећање продуктивности и квалитета. Осим тога, неке особине које обезбјеђују адаптабилност на сушу, налазе се у негативној корелацији са приносом или другим особинама. Тако, нпр. раније цвјетање код озимих стрних жита обезбјеђује дјелимично избјегавање суше у периоду цвјетања и током прве половине наливања зрна, али доводи до смањења надземне биомасе, па и приноса, и повећавања ризика од касних прољећних мразева. Неке особине могу бити

неодговарајуће у другом региону. Нпр. толерантност на сушу у фази ницања нема никакав значај ако се суша дешава у фази цвјетања. У неким сушним регионима дефицит падавина није увијек примарни фактор смањења приноса, што доводи до погрешних закључака, неадекватног коришћења земљишта и примјене погрешне технологије гајења. Из тог разлога потребно је анализирати и друге факторе који могу узроковати смањење приноса, као што је стање хранива у земљишту, рН реакција, земљишни патогени и сл. Уколико се не одреде остали фактори који у сушним условима потенцијално смањују принос, то такође може смањити генетички прогрес оплемењивања у тим регионима.

У досадашњем оплемењивању стрних жита, вријеме цвјетања и висина биљке имали су највећи утицај на повећање приноса у условима без наводњавања (Miroslavljević et al. 2016). Генетичке манипулације у времену цвјетања имале су највећи значај у прилагођавању вегетативног и репродуктивног раста и формирања и наливања зрна, у односу на расположиву воду, ниске темперауре и евапорацију. Смањење висине биљке имало је кључну улогу у повећању жетвеног индекса, односно повећању удјела зрна у укупној надземној биомаси, али без промјене укупне количине биомасе. Истраживачи широм свијета у највећој мјери дефинисали су морфолошке и физиолошке особине које лимитирају принос у условима суше, што отвара нове правце и методе оплемењивања за стресне услове (Pržulj i sar. 2004).

4.6.1. Физиолошки у односу на конвенционални приступ оплемењивања на сушу

У другој половини двадесетог вијека постигнути су значајни резултати у оплемењивању гајених биљака (Rao 2004). Код жита, као и код осталих гајених биљака, континуирано повећање приноса зрна контролисано је са бројним генетичким и негенетичким факторима. Од генетичких фактора посебно су значајни различити, међусобно повезани морфо-физиолошки механизми, који доприносе промјени расподјеле органске материје између вегетативних дијелова биљке и зрна. Током вишедеценијског оплемењивачког рада у највећем броју свјетских оплемењивачких програма, зависно од биљне врсте, коришћени су различити методи да се повећа принос зрна у односу на вегетативни дио биљке, који није примарни циљ гајења.

Принос и квалитет зрна најважније су особине на које се врши оплемењивање гајених биљака код највећег броја оплемењивачких

програма. Принос се и даље повећава оплемењивањем, али у мањој мјери него у досадашњем периоду. Duvic (1997) сматра да је око 60% повећања приноса резултат оплемењивања, док је осталих 40% резултат нових технолошких рјешења и едукације произвођача. Сличне вриједности наводе и остали истраживачи. Досадашње повећање приноса гајених биљака у условима без наводњавања постигнуто је углавном примјеном конвенционалног оплемењивања (Vorlag 1983). Повећање приноса у великој мјери резултат је побољшане отпорности на стрес, што је остварено комбиновањем побољшане генетике и одговарајуће агротехнике. Тако, нпр. у току посљедњих 30 година, континуирано повећање приноса кукуруза резултат је више побољшане толеранције на стрес него повећања капацитета за принос (Duvick et al. 2004). Поједини истраживачи дају већи значај генетици, а други агротехници, али је јасно да је у посљедњих неколико декада толерантност кукуруза према стресу побољшана, што омогућује гушћу сјетву, односно већи број биљака по јединици површине и успјешније избјегавање стреса усљед дјеловања фактора спољне средине. Повећање толерантности према стресу није повећало генетички потенцијал за принос – генотип сорти остао је исти, али је повећало толерантност биљке према стресу, чиме је омогућена реализација генетичког потенцијала за принос. Исто тако, трансгене сорте и хибриди немају другачију генетичку конституцију и већи потенцијал за принос у односу на сорте и хибриде од којих су створене, него само захваљујући побољшаној отпорности према хербицидима, инсектима, болестима или неповољним абиотичким факторима ефикасније искоришћавају свој генетички потенцијал за принос.

Суша је лимитирајући фактор интензивне производње који је перманентно, у мањој или већој мјери, стално присутан. С обзиром на то да је дјеловање недостатка воде и високих температура на раст и развиће биљке јако сложено, то је и оплемењивање на ову комплексну особину крајње компликовано. Pržulj et al. (19976) истичу да је, у нашим условима, највећи негативан ефекат сушног стреса код жита када се он догоди у фази од краја бокорења до цвјетања или од класања до краја вегетације. Истражујући посљедице суше код 223 генотипа пшенице, поријеклом из многих крајева свијета и различитог нивоа плоидности, Denčić et al. (2000) дошли су до закључака да се сушни стрес, присутан од фазе бокорења до краја вегетације, највише манифестује на квантитативне особине, као што су дужина класа, број класића по класу и маса зрна по класу.

Без обзира на достигнућа савремених техника (молекуларни маркери), директно оплемењивање на принос конвенционалним методима у одређеним агроколошким условима и даље остаје главни метод повећања приноса, прије

свега због генетичке адаптације генотипа, која се манифестује кроз масу зрна и ефикасног и поузданог тестирања у пољским условима (Jonas and Koning 2013). Посебна пажња мора се посветити избору локалитета за извођење огледа, технологији гајења, величини парцелица и броју понављања. Ефикасност метода конвенционалног оплемењивања зависи, у значајној мјери, и од негенетичких фактора, као што је хомогеност парцеле гдје се изводи експеримент, адекватност припреме парцеле, сјетве, одржавања огледа, његе усјева и момента и ефикасности жетве. Примјена одговарајуће статистичке анализе треба да омогући вјеродостојно и прецизно тумачење резултата и идентификовање пожељних генотипова. Посебно је важно издвојити генотипове пожељних особина у мање повољним условима.

Пошто је данас прогрес повећања приноса примјеном само конвенционалних метода оплемењивања скромнији у односу на другу половину прошлог вијека, очекује се да ће се све више користити примјена других метода, посебно физиолошког приступа, у оплемењивању (Lee and Tollenaar 2007). Боље познавање и разумијевање чиниоца који утичу на раст и развиће биљака у одређеним агроеколошким условима, физиологије усјева и реакције генотипа на еколошке услове, омогућава успјешнију примјену физиолошког приступа у оплемењивању биљака. Дефинисање главних лимитирајућих фактора за реализацију генетичког потенцијала за принос и познавање физиолошких особина чијом је промјеном могуће ублажити дјеловање стреса, допринијеће повећању приноса гајених биљака. Физиолошки приступ у оплемењивању може допринијети повећању приноса на више начина (Richards 2006). И код физиолошког приступа неопходно је располагати са потребном генетичком варијабилности кључних особина које су важне за стварање високоприносних сорти доброг квалитета толерантних на стрес. Значајно варирање у приносу између година и висока интеракција генотип \times средина смањују ефикасност директне селекције на принос, због чега је коришћење физиолошких особина, које имају високу херитабилност и које доприносе реализацији потенцијала за принос, ефикасније од директне селекције на принос. Већа стабилност приноса важна је у сушним годинама и она може бити постигнута селекцијом на бази физиолошких особина. У односу на директну селекцију на принос, селекција на бази физиолошких особина, посебно у млађим генерацијама раздвајања, може бити јефтинија, врло ефикасна и продуктивнија у бржој појави сорте или хибрида на тржишту (Richards 2006). Селекција на бази физиолошких особина може се изводити у заштићеном простору и изван сезоне, чиме се омогућава гајење и селекција више генерација током једне године. Тестирање нових линија у пољским условима на принос је скупо, а селекција у раним генерацијама на

бази физиолошких критеријума омогућава да се у каснијим генерацијама тестира мањи број генотипова веће адаптабилности у већем броју понављања, што повећава ефикасност селекције. У класичном оплемењивању користи се врло често повратно укрштање са циљем укључивања потребних пожељних гена у добро адаптиране сорте доброг квалитета и толерантности на болести. Физиолошке особине које имају високу херитабилност и laku евалуацију могу се врло ефикасно користити код повратних укрштања, ради ефикаснијег добијања потомства високог приноса, доброг квалитета и задовољавајуће толерантности на болести (Ceccarelli 2015).

4.6.2. Платформе оплемењивања на сушу

Дефицит воде и честе суше у пољопривредним екосистемима изазивају огромне проблеме широм свијета, што резултира губитком приноса код великог броја гајених биљака. Начини борбе против суше су вишеструки, комплексни и комплементарни, али је свакако оплемењивање и стварање генотипова који имају могућност стварања приноса у условима ограничене количине воде један од првих и ефикасних начина борбе против суше. Захваљујући новим истраживањима, брзом развоју нових техника и метода истраживања и гајења, посљедњих деценија постигнут је велики напредак у оплемењивању биљака на сушу. Међутим, нова сазнања о толерантности гајених биљака на сушу прилично су ограничена, посебно у изналажењу одговора на сљедећа питања: (1) како се толерантност на сушу развијала код биљака током доместификације, (2) како детерминисати гене отпорности на сушу и процијенити њихову ефикасност у оплемењивању, (3) како практично користити резултате и сазнања теоријског истраживања у оплемењивању биљака (Luo et al. 2019). Да би се добили одговори на ова питања, неопходно је правилно дефинисати проблем истраживања, са циљем добијања одговора о генетичкој основи било које особине повезане са отпорношћу на сушу, која се може користити у оплемењивању биљака (Blum 2017; Li et al. 2017).

Архитектура коријена представља особину биљке која пружа највише могућности у стварању генотипова толерантних на сушу (Wasson et al. 2012; Meister et al. 2014). Идентификација QTL, који су одговорни за толерантност на сушу, од суштинског је значаја за напредак у оплемењивању гајених биљака. Li et al. (2018) идентификовали су четири генетичка региона који садрже SNP, који су повезани са неколико различитих особина код кикирикија у условима суше. Овај податак указује на плејотропне ефекте QTL који су повезани са отпорношћу на сушу. Gudys et al. (2018)

идентификовали су 11 кандидата QTL за физиолошке и биохемијске особине које се налазе у вези са толерантношћу јечма на недостатак воде. Cui et al. (2018) објавили су нови метод идентификовања QTL за толерантност на сушу. Користећи метод дисторзије заједничке сегрегације, они су упоређивали фреквенцију алела између интрогресивних линија отпорних на сушу и рандом популација, те идентификовали 13 главних QTL за толерантност према суши. Примјеном тог метода открили су QTL, који могу имати значајан допринос у оплемењивању на толерантност према суши.

Код проучавања отпорности на сушу увијек се поставља питање прецизне оцјене реакције великог броја генотипова на сушу у пољским условима. Због тога је неопходно у проучавању отпорности на сушу користити савремене технологије, које више одговарају захтјевима истраживача. Condorelli et al. (2018) предложили су нову платформу на основу које су, уз коришћење NDV индекса (*Normalized Difference Vegetation Index*, NDVI), код 248 генотипова дурум пшенице детерминисали особине које се налазе у блиској корелацији са толерантношћу на сушу. На основу података NDV индекса помоћу GWAS метода (*genome-wide association studies*, GWAS), одређени су QTL повезани са толерантношћу на сушу, што је потврдило теоретски и оплемењивачки значај предложене платформе. Слична истраживања рађена су и у Институту за ратарство и повртарство, Нови Сад (Miroslavljević et al. 2017).

Пошто суша може бити проблем и у повољним климатским условима, физиолошке особине које доприносе смањењу ефекта стреса због суше или побољшавају ефикасност коришћења воде, такође могу утицати на висину приноса у повољним условима, гдје се не примјењује наводњавање (Fargoq et al. 2017). У оваквим условима треба користити позитивна искуства добрих произвођача, која омогућавају најефикасније коришћење воде из земљишта. Смањење утицаја суше треба максимално користити и у условима наводњавања, уколико је могуће постићи висок принос уз мању употребу воде (Mwadingeni 2016).

4.7. Физиолошки методи оплемењивања на сушни стрес

Суша настаје као посљедица смањене количине воде у земљишту (земљишна суша), али може настати и као резултат поремећаја у усвајању воде (физиолошка суша). Физиолошка суша може настати усљед ниске температуре земљишта или повећане концентрације земљишног раствора, када вода у земљишту постаје недоступна биљци. Водни стрес може бити

условљен и појавом ваздушне суше, која настаје услед смањења влажности ваздуха, а која је често праћена повећањем температуре (температурни шок), или повећаним интензитетом струјања ваздуха. Ефекти суше могу се јавити и код других абиотичких стресова, као што су нпр. заслаћеност, ниска и висока температура.

4.7.1. Вријеме цвјетања

Проучавајући принос пшенице у условима дефицита воде, Passioura (1977) наводи да принос зависи од три фактора: (1) количине доступне воде, (2) ефикасности искоришћавања воде, односно количине произведене надземне суве материје по јединици транспирисане воде, (3) жетвеног индекса. Пошто између ових параметара не постоји негативна интеракција, повећавањем једног од њих повећава се и принос. Због сезонског варирања у количини падавина и доступне воде, неки од три наведена фактора не мора бити значајан у одређеном подручју. Међутим, ницање и формирање склопа усјева и висока ефикасност искоришћавања воде значајни су у свим подручјима у којима постоји водни стрес.

У сушним условима, вријеме цвјетања најзначајнији је фактор који утиче на висину приноса и адаптацију на услове средине. Пошто се технологија гајења мијења у складу са климатским промјенама, тако су и оплемењивачки програми усмјерени на генетичке промјене времена цвјетања (Langer et al. 2014). Савремена механизација и пестициди омогућавају ранију сјетву, чему морају бити прилагођене и сорте у односу на фотопериод и јаровизацију. Reynolds et al. (2001) наводе низ особина (вријеме цвјетања, величина листа заставичара, воштана превлака, осатост, толерантност на болести, висина биљке, фертилност цвјетова, трајање зелене површине, величина зрна), које могу бити значајне за повећање приноса у условима водног стреса. Избор и коришћење неке особине у оплемењивачком програму зависи од низа фактора, као што је природа суше, интензитет експресије особине код оплемењивачког материјала, расположива генетичка варијабилност особина и могућност генетичких манипулација.

4.7.2. Коришћење воде

У досадашњим проучавањима гајених биљака најмање има истраживања на коријену, тако да у суштини и не постоји информација да ли је коријенов систем модерних сорти прилагођен земљишним и еколошким факторима и

да ли је неопходно оплемењивањем вршити његове измјене (Zhu 2019). Међутим, потребна је информација да ли постојећи сортимент има способност да усваја сву расположиву воду из земљишта.

4.7.2.1. Морфолошке особине биљке и коријена значајне за коришћење воде

Дубок корјенов систем подразумева толерантност биљке на сушу и способност да усвоји више воде из земљишта. Ако се претпостави да је неопходно повећати капацитет корјеновог система, његову дубину и дистрибуцију у земљишту, то је најлакше урадити коришћењем сорти дужег вегетативног периода. Ово се може постићи релативно лако – ранијом сјетвом или сјетвом касних сорти. Осим тога, одабиром сорти са већим раним вигором може се постићи бржи пораст коријена, његово продирање дубље у земљиште и развијенији систем адвентивног коријена. Atta et al. (2013) наводе да поред дубоког корјеновог система и јачег вигора поника, веће усвајање воде и развијенији коријен могу се регулисати фенологијом биљке, смањеним бокорењем и осмотском регулацијом. Код сорти смањеног бокорења не троше се хранљиве материје на развој непродуктивних власти, него на развој јачег корјеновог система. Међутим, сорте мањег капацитета бокорења имају низ негативних особина, због чега се и не уводе у производњу (Mitchell et al. 2013). Генерално, може се рећи да, на садашњем нивоу истраживања, коришћење осмотске регулације у циљу повећања раста коријена и усвајања воде из земљишта још није изводљиво.

Нижa температура склопа или већа проводљивост стома, показатељи су повољног водног режима земљишта и дубљег корјеновог система (Guo et al. 2019). Пошто се ове особине лако мјере, могу се користити као селекциони критеријуми, под условом да је земљиште апсолутно униформно, да би се избјегли погрешни закључци због варијабилности земљишта. *Stay-green* листови, посебно код кукуруза, такође могу бити показатељ повољног водног режима земљишта, а индиректно и дубоког коријена. Одржавање фотосинтетске способности листова посебно је важно у условима када се, послје раног сушног периода у другој половини вегетације и периода наливања зрна, очекује влажније земљиште и, на основу тога, већа фотосинтетска активност биљке. Степен увијености листа заставичара такође је показатељ водног статуса биљке, а на основу тога и дубине коријена (Sarto et al. 2017). Увијеност листова у условима суше такође може бити показатељ адаптивне способности генотипа очувања фотосинтетске

способности биљке и наставка фотосинтезе, уколико касније буда доступна вода коријену.

4.7.2.2. Ефикасност коришћења воде

Дефицит воде током вегетације усјева значајан је ограничавајући фактор у постизању високих и стабилних приноса и квалитета. Термин *ефикасност коришћења воде* (*water use efficiency, WUE*) представља однос између укупне суве материје и евапотранспирације (Hatfield and Dold 2019). Повећање ефикасности транспирације (*transpiration efficiency, TE*), односно вриједности коефицијента сува материја/транспирација и/или смањење испаравања воде из земљишта, доводи до повећања WUE. Оба ова фактора могуће је мијењати оплемењивањем.

Биљке С-3 типа фотосинтезе имају нижу нето фотосинтезу, јер се код њих, паралелно са фотосинтезом, одвија и процес фотореспирације (издвајање CO₂ на свјетлости) која је често интензивнија него дисање у мраку (Long et al. 2006). Док се право дисање одвија у митохондријама, процес фотореспирације одвија се у пероксизомима, а, према неким ауторима, и у хлоропластима (референце у Marschner 2012). Код С-4 типа биљака, издвајање CO₂ фотореспирацијом је незнатно, што је и основни разлог много више нето фотосинтезе ових врста, али само при високом интензитету свјетлости (Marschner 2012). Фактори који повећавају фотореспирацију су: 1) висока концентрација O₂, 2) ниска концентрација CO₂ и 3) висока температура (Zhu et al. 2010). Ензим *рубиско*, који катализује везивање CO₂ на рибулозу 1,5-бифосфат (*ribulose 1,5-bisphosphate, RBP*) у тамној фази фотосинтезе, у процесу фотореспирације дјелује као оксигеназа, па се уз присуство кисеоника RBP разлаже на два молекула фосфогликолне киселине (*3-phosphoglyceric acid, 3-PGA*) (Parry et al. 2008).

У нашим подручјима у којима се гаје озими усјеви, углавном има довољно падавина у периоду између сјетве и влатања (Pržulj i Momčilović 2002). Код прољетњих усјева дефицит воде најчешће се јавља током мјесеца јула и августа. Спречавање евапорације воде из земљишта, у циљу њене доступности усјеву током цијеле вегетације, једна је од важних мјера технологије гајења у ратарству. Један од начина спречавања евапорације је гајење биљних врста или сорти које имају снажан рани вигор, брзо ничу и покривају земљиште вегетацијом, чиме се спречава евапорација са голе земљишне површине (Saugier and Katerji 1991). Ово је важно због тога што велика количина воде може бити изгубљена евапорацијом из земљишта и

што полупатуљасте сорте стрних жита имају нижи вигор у поређењу са високим. У подручјима гдје рани вигор није важан у односу на чување воде у земљишту, обично је важан код биљних врста и генотипова које имају краћу вегетацију, јер утиче на формирање веће надземне биомасе, а на основу тога и приноса. Са еколошке и економске тачке гледишта, рани вигор је посебно значајан јер спречава развој корова и доприноси смањењу употребе хербицида. Reynolds et al. (2001) наводе да се код пшенице брзо ницање, висок рани вигор и брзо формирање склопа налазе у високој позитивној корелацији са дужином колеоптиле, величином ембриона и специфичном лисном површином, а умјереној позитивној корелацији са крупноћом зрна, брзином ницања, интензитетом формирања листова, дубином чвора бокорења и индексом лисне површине. Рани вигор постаје значајан и код озиме пшенице, јер полупатуљасте сорте имају краћу колеоптилу и спорије ницање, те је земљиште дужи период без вегетације. У пракси, боље ницање постиже се сјетвом пшенице дуже колеоптиле. Коришћењем полупатуљастих сорти пшенице у оплемењивању могуће је повећати дужину колеоптиле, мада се бољи резултати постижу коришћењем родитеља који су осјетљиви на гиберилинску киселину (*gibberellic acid*, GA), али под условом да се задржи полупатуљаст раст (Rebetzke and Richards 1999). Генотипови веће колеоптиле имају крупније прве листове и већи интензитет раста листова, што доприноси бржем развоју лисне масе и затварању склопа и чувању воде у земљишту.

Сорте крупнијег зрна имају већи интензитет раста и формирају биљке са већим вигором, због чега су пожељније за сјетву са становишта очувања воде у земљишту. Међутим, сорте веће масе 1.000 зрна захтијевају већу количину сјемена, што може да буде недостатак, јер ће се неки произвођачи радије предијелити за сорте гдје се користи мања количина сјемена, што представља уштеду код сјетве. Сорте пшенице које имају *Rht1* и *Rht2* алеле, који нису осетљиви на GA, имају полупатуљасту висину стабла. Због високе вриједности жетвеног индекса, ове сорте имају висок принос, али и краћу колеоптилу (Allan 1989).

4.7.2.3. Ефикасност транспирације

Ефикасност транспирације (лат. *trans* – кроз; *spiro* – дисање, *disati*) (*transpiration efficiency*, TE) представља важну компоненту ефикасности коришћења воде. Транспирација је издвајање воде из биљака у облику водене паре на површинама које граниче са атмосфером. Углавном се одвија преко листова, кроз стоме – *стоматална транспирација*, и знатно

мање преко покожице (кутикула) – *кутикуларна транспирација* (Zhang et al. 1998). Када је површина биљке, односно транспирациона површина већа, а zasiћеност атмосфере воденом паром мања, већа је усисна снага атмосфере, а на основу тога већа је и потенцијална транспирација. Транспирација зависи од могућности биљке да изгубљену воду надокнади апсорпцијом из земљишта, грађе листова, отворености стома и др. Транспирација не представља само физички процес испаравања воде, већ и значајан физиолошки процес. Пошто у многим подручјима у земљишту нема довољно воде која је потребна за оптималну транспирацију, биљке се на различите начине прилагођавају како би смањиле губитак воде (Turner and Begg 1981).

Постоје разни начини повећања ефикасности транспирације код биљака, од којих је најефикаснији гајење генотипова код којих се период максималног повећања биомасе одвија током периода умјерених температура, када се троши мања количина воде за раст (Blum 2009). Избором времена сјетве и одговарајуће дужине фенофаза сорте, могуће је подешавати вријеме максималне синтезе биомасе у односу на расположиву влагу у земљишту (Pržulj i Momčilović 2011; Ochagavía et al. 2018). Због великог утицаја фактора средине и малог ефекта појединих особина и тешкоће мјерења утицаја појединих особина биљке на транспирацију, обично је тешко одредити утицај специфичних особина биљке на формирање веће биомасе и формирање већег приноса (Reynolds et al. 2001). Међутим, сјетвом сорти већег вигора развија се већа лисна површина која је способна да апсорбује већу количину свјетлости у хладнијем периоду, што доводи до ефикасније транспирације. Одређени напредак учињен је и гајењем сорти стрних жита које имају воштану, плаво-бјеличасту превлаку на површини листа, стабла и класа. Пољским проучавањима утврђено је да изогене линије јечма са овом превлаком имају повећање приноса зрна 7–16%, а линије пшенице 7%, без промјене жетвеног индекса (Parvathi et al. 2017). Сорте са осјем, које врши фотосинтезу у периоду дефицита воде и малим еректофилним листом заставичаром, могу утицати на повећање ефикасности транспирације.

4.7.3. Дискриминација изотопа угљеника (Δ)

Око 1% CO_2 у атмосфери садржи изотопски облик угљеника ^{13}C , умјесто уобичајеног ^{12}C облика. Дискриминација изотопа угљеника (Δ) представља мјеру односа изотопа угљеника ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) у сувој материји биљака, у односу на вриједности односа изотопа ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) у ваздуху који биљке користе у процесу фотосинтезе (von Caemmerer et al. 2014). С обзиром на то да је $^{13}\text{CO}_2$

већи молекула у односу на $^{12}\text{CO}_2$, биљке са C-3 механизмом фотосинтезе (попут пшенице и јечма) дискриминишу – усвајају мање $^{13}\text{CO}_2$ током фотосинтезе. Као резултат тога, у сувој материји биљака налази се мање $^{13}\text{CO}_2$ у односу на атмосферу. Обим дискриминације варира у зависности и од утицаја генотипа.

Процеси који утичу на обим дискриминације ^{13}C имају и значајан утицај на ефикасност транспирације, при чему је дискриминација смањена када је вриједност TE висока (Rao et al. 1993). Према томе, Δ обезбјеђује релативну мјеру ефикасности транспирације листова код генотипова или оплемењивачких линија. TE може се представити као однос количине CO_2 који је усвојен током фотосинтезе према јединици утрошене воде током транспирације. Усвајање CO_2 у листовима детерминише: 1) „моћ усвајања“ – капацитет листова за усвајање CO_2 који је резултат величине фотосистема у биљкама, и 2) брзина кретања CO_2 унутар листа која зависи од проводљивости стома. С обзиром на то да се вода и CO_2 размјењују кроз исте стоме, проводљивост стома има такође значајну улогу у транспирацији. Други значајан показатељ транспирације је захтјев листова за евапорацијом („моћ усвајања“), која представља разлику у градијенту водене паре између листова и ваздуха.

Дискриминација изотопа угљеника блиско је повезана са TE током читаве сезоне (Farquhar and Richards 1984; Condon et al. 1992), усљед чега овај метод може да се користи за стварање сорти са већим TE. У сушним срединама, линије створене повратним укрштањима приносије су од родитеља.

Постоје бројне предности употребе дискриминације изотопа угљеника, као потенцијалног индиректног метода у оплемењивању пшенице (Shaheen and Hood-Nowotny 2005). Прије свега, мјерење Δ много је једноставније и брже у односу на мјерење TE. Мјерење Δ суве материје биљака, узорковане из колекције великог броја генотипова, омогућава брзу процјену варијације TE на нивоу листова. Такође, утврђена је висока херитабилност за Δ , као и да се Δ може мјерити на свјежем или сувом узорку.

Утврђивање Δ најбоље је код линија или потомстава гајених у пољу (Condon et al. 1987). Листови сличне старости узоркују се током пуног бокорења, прије почетка суше, када је дефицит притиска водене паре низак. Узорковање биљног материјала током каснијих фенолошких фаза мање је поуздано усљед могућих разлика у фазама развића, доступности воде у земљишту или утицаја транслокације асимилата. Херитабилност Δ код појединачних биљака је ниска, због чега се препоручује узорковање већег

броја биљака. Због тога се F_3 генерација (или касније генерације) сије у кратке редове са понављањима. Биљке се сакупљају током бокорења (прије наступања влатања), одсијецањем око 5 цм изнад земље. Узорак биљака пакује се у папирне кесе и суши на 70 °C. С обзиром на то да су одсјечене изнад апикалног меристема, биљке се опорављају, па је могућа накнадна анализа висине, датума цвјетања или отпорности према патогенима. Уколико се анализа дискриминације изотопа угљеника изврши прије самог цвјетања, могуће је идентификовати и линије које ће се користити у укрштањима. Након сушења, биљни материјал може се чувати неограничено. Прије анализе Δ , узорак се меље. Често се материјал поново суши прије самог поступка мљевења, како би се изгубила резидуална влага. Равномјерно мијешање узорка неопходно је како би се смањила грешка током узорковања, јер се само 5 мг користи у анализи изотопа угљеника.

За жита умјерених зона, укључујући пшеницу, примјена Δ у оплемењивању зависи и од нивоа суше и фазе у којој се јавља недостатак воде (Condon et al. 1987). Код пшенице, Δ је „конзервативна особина“ која може бити и у вези са смањеном употребом воде и споријим растом. Према томе, у срединама у којима вода није ограничавајући фактор спољашње средине, низак Δ (висок TE) може бити у вези и са ниским потенцијалом за родност. У датим срединама, селекција за висок Δ може бити корисна у детерминацији и одабиру линија са високим потенцијалом родности. Селекција за висок Δ може бити ефикасна и код средина без наводњавања, гдје развиће није ограничено сушом прије цвјетања или око цвјетања. У датим срединама, висок Δ у вези је са високом акумулацијом суве материје.

У срединама гдје раст биљака зависи од влаге ускладиштене у земљишту, поријеклом од падавина које се дешавају изван сезоне гајења, високе вриједности Δ нису у блиској вези са приносом (Monneveux et al. 2005). Високе вриједности коефицијента транспирације у датим срединама, у вези су са конзервацијом воде у земљишту, која је неопходна за формирање приноса током критичних фаза (нпр. цвјетање). У наведеним срединама, генотипови са високом вриједности Δ вјероватно ће исцрпити залихе воде прије критичних фаза.

Чињеница да селекција на основу Δ зависи од саме средине, представља главни недостатак овог метода (Richards et al. 2001). Други недостатак лежи у неопходној примјени специјализоване опреме (масени спектрометар), усљед чега је анализа биљног материјала релативно скупа. Због тога је предложено неколико замјенских анализа које би се користиле током различитих фаза оплемењивачких програма. Ови методи омогућавају процјену различитих процеса у биљкама, који су у вези са генотипском

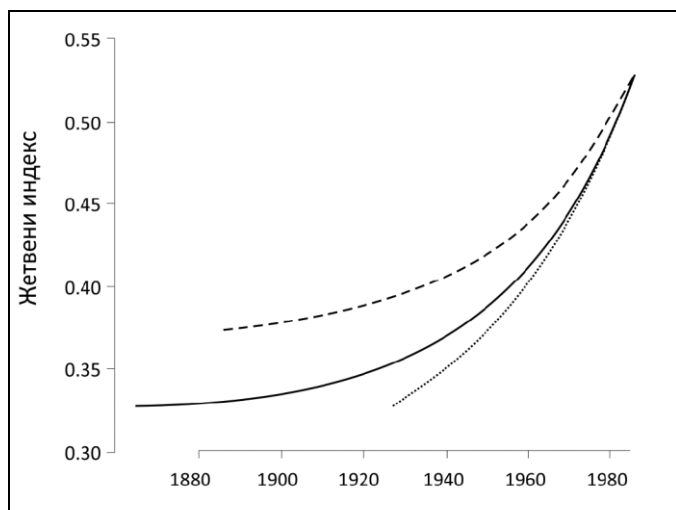
варијацијом Δ . Потенцијалне замјенске анализе у вези са Δ садржај су пепела у сувој материји (Masle et al. 1992) или вриједности рефлексије из блиског дијела црвеног спектра (Clark et al. 1995). Поред тога, мјерење особина, попут проводљивости стома или фотосинтетског капацитета, може да представља значајан метод током оплемењивања. Мјерење проводљивости стома листова, употребом савремених преносних сензора или инфрацрвених термометара, може да представља нове значајне методе (Richards et al. 2001). Такође, анализа садржаја хлорофила помоћу SPAD-метра, или специфичне лисне површине, у блиској је вези са величином фотосинтетског апарата (Wright et al. 1988), као и са дискриминацијом изотопа угљеника.

4.7.4. Жетвени индекс

Код неких усјева, као што су стрна жита, значајан напредак у оплемењивању на веће приносе постиже се углавном повећањем жетвеног индекса (*harvest index*, HI), односно повећањем капацитета биљке да више алоцира асимилате у формиране репродуктивне органе (Austin et al. 1980; Calderini et al. 1999; Miroslavljević et al. 2018). Термин HI користи се у пољопривреди да квантификује принос неке гајене биљне врсте у односу на укупну надземну биомасу, што значи да се принос може дефинисати уколико је позната укупна биомаса и HI и да се потенцијални принос жита може повећати повећањем HI. HI представља мјеру ефикасности процеса и баланса извор–акцептор асимилата (Evans 1993; Reynolds et al. 2007). Slafer et al. (2005) утврдили су да је удио надземне суве материје у зрну пшенице постигао свој физиолошки максимум, око 0,62 (Austin 1980). Максимални жетвени индекс од 0,56, који је утврђен код енглеске сорте озиме пшенице Consort, постигнут је повећањем масе зрна на рачун смањења масе стабла и рукавца. Модерне сорте имају знатно већи принос зрна у односу на сорте које су гајене прије зелене револуције, што је првенствено посљедица прерасподјеле надземне биомасе између вегетативног дијела и зрна у корист зрна, односно повећања HI (Unkovich et al. 2010). За један вијек оплемењивања, жетвени индекс код пшенице повећан је са 0,30–0,35 на 0,55 (Сл. 4.2) (Evans 1993). Сличан напредак постигнут је код јечма и пиринча.

Повећање HI није довело до значајније промјене у количини воде коју усваја пшеница, али је довело до природног повећања ефикасности коришћења воде (Richards et al. 1996). У условима високих температура, просјечан принос зрна пшенице налази се у позитивној корелацији са HI.

Међутим, однос биолошког приноса и жетвеног индекса, у односу на жетвени индекс код различитих врста стрних жита у пољским условима и у условима гдје долази до значајнијег повећања температура и дефицита воде, још увијек није довољно проучен (Pržulj et al. 1999; Kobata et al. 2018).



Сл. 4.2. Повећање жетвеног индекса код јечма (---), пшенице (—) и пиринча (....) током једног вијека оплемењивања (Evans 1993)

Fig. 4.2. Increasing of harvest index in barley (---), wheat (—) and rice (....) during one century of breeding (Evans 1993)

Даље повећање приноса зрна код жита преко промјене жетвеног индекса не може дати значајније резултате, због чега је неопходно тражити алтернативне начине повећања приноса. Richards (1996), Fischer (2007) и Reynolds et al. (2009, 2011) сматрају да је данас неопходно користити модерне методе оплемењивања биљака, гдје је повећање надземне биомасе један од основних циљева оплемењивања. У оплемењивању, активности такође треба усмјерити на повећање фотосинтетске активности и ефикасности коришћења сунчеве радијације. Међутим, у суштини може се сматрати да је варирање HI код модерних полупатуљастих сорти пшенице у великој мјери искоришћено и да је постојећа варијабилност више резултат негенетичких него генетичких фактора. Aisawi et al. (2010) и Fischer (2011) наводе да се у модерном оплемењивању биљака не настоји само повећати HI, него истовремено HI и надземна биомаса, или само биомаса.

Анализирање HI и његовог односа са приносом зрна и биомасом, важно је питање различитих научних дисциплина биологије биљке, као што су

физиологија, генетика и оплемењивање. HI је много комплекснија особина него што је представља модел односа између HI, биомасе и приноса зрна, који је представљен сљедећом формулом:

$$HI = \frac{\text{принос зрна}}{\text{принос надземне биомасе}}$$

Вриједности приноса зрна и приноса надземне биомасе добијају се експерименталним мјерењем, док се HI добија рачунским путем из наведене формуле. Наведена једначина је трансформација сљедећег мултипликативног модела (Kozak and Mađry 2006):

$$\text{принос зрна} = \text{принос надземне биомасе} \times HI$$

на основу којег се претпоставља да је зависна особина – принос зрна – производ њених компоненти, тј. фактора множења (Wang et al. 2012). У ратарству и оплемењивању биљака, принос зрна представља комплексну особину, док су принос биомасе и HI мултипликативне компоненте приноса зрна (Kozak and Mađry 2006). На основу тога, да би се анализирано како се принос зрна одређује приносом биомасе и HI, могу се примјенити методе анализе мултипликативних компоненти приноса (Kozak and Verma 2009). Све ове методе настоје да дефинишу утицај појединих компоненти на принос као комплексну особину.

Удио жетвеног дијела у укупној надземној биомаси биљке има широку варијабилност, од 80% код кртоластих биљних врста, као што је кромпир, до 20% код цвијећа, као што су тулипани, чији цвијет представља дио због којег се гаји. Остале, за човјека економски значајне биљне врсте, као што су жита и легуминозе, имају вриједности жетвеног индекса око 0.5 (Таб. 4.1) (Референце у Пржуљ 2016).

Многи истраживачи анализирали су механизме који доводе до повећања приноса гајених биљака. Austin et al. (1980a) наводе да је допринос генетике повећању приноса пшенице у Енглеској у периоду 1908–1978. износио 30 кг по хектару годишње. Међутим, код сорти које су интродуковане у периоду 1953-1978, а гајене су на земљиштима високе плодности, допринос генетике износио је 68 кг по хектару годишње. У Србији жетвени индекс достигао је вриједност 0,62 код пшенице (Petrović i sar. 2006), 0,58 код јечма (Пржуљ 2016). У повећању приноса највећи допринос има HI (Peltonen-Sainio et al. 2008).

Таб. 4.1. Жетвени индекс (HI) код неких гајених биљака
 Tab. 4.1. Harvest index (HI) in some cultivated plants

Биљна врста	Жетвени дио	HI	Аутор
Кромпир	кртола	0,70–0,85 0,73–0,78 до 0,90	Belanger et al. 2001 Władysław et al. 2009 Beukema and Zaag 1990
Пшеница	зрно	0,49–0,59 0,31–0,53	Jaćimović i sar. 2012 Zhang et al. 2008
Јечам	зрно	0,31–0,49 0,30–0,52	Madić i sar. 2002 Peltonen-Sainio et al. 2008
Кукуруз	зрно	0,48–0,60 0,25–0,58	Echarte et al. 2013 D'Andrea et al. 2008
Шећерна репа	коријен	0,49–0,73	Stojaković 1992
Сунцокрет	зрно	0,38–0,42	Golub i sar. 2012
Соја	махуна	0,40–0,50 0,41–0,47	Hrustić i sar. 1991 Veselinov i sar. 2012
Пасуљ	махуна	0,38–0,55	Önder et al. 2013

4.7.4.1. Жетвени индекс толерантан на сушу

Особине биљке које доприносе високом HI у оптималним условима гајења доприносе и високом приносу у свим условима гајења, под условом да нема смањења укупне биомасе (Richards et al. 2001). Ово је предност полупатуљастих сорти пшенице у односу на високе сорте и основ високих приноса полупатуљастих сорти у повољним и мање повољним условима. Висок HI толерантан на сушу у одређеним условима предуслов је високог приноса у условима сушног стреса, пошто он детерминише генетички потенцијал у тим условима. HI толерантан на сушу резултат је различите расподеле суве материје између вегетативних и репродуктивних органа (Araus et al. 2008). Према томе, избор генотипова пшенице који носе гене редукторе висине стабла и гене за рано цвјетање представља једноставан и ефикасан начин повећања HI, пошто се њихов ефекат манифестује на мањем порасту вегетативне масе.

4.7.4.2. Жетвени индекс зависан од суше

Када је HI неког генотипа висок само у условима доступне потребне количине воде, значи у одсуству сушног стреса, говори се о жетвеном индексу који је осјетљив на сушу, односно који је зависан од суше (Richards et al. 2001). HI осјетљив на сушу зависи од усвајања воде током периода наливања зрна. Ако је усвајање воде током периода наливања зрна велико и жетвени индекс биће велики. Ако је количина воде у земљишту ограничена, конзервисана вода прије цвјетања, која се може користити током наливања зрна, допринијеће повећању HI. У том случају постизање високог приноса зрна зависи од односа и уравнотежености раста прије и после цвјетања. Међутим, постизање овог баланса врло је тешко. Тако на примјер, исувише слаб пораст у периоду до цвјетања условиће укупан принос надземне суве материје, али ће максимизирати HI, док ће велики пораст прије цвјетања омогућити висок принос суве материје, али то може резултирати у ниском HI.

Коришћење воде функција је захтјева евапорације и лисне површине (Pržulj i sar. 2004). Мале су могућности промјене капацитета евапорације, иако се оплемењивањем може мијењати почетак и трајање појединих фенофаза. Такође, постоји низ особина чијим је генетичким промјенама могуће смањити лисну површину, која се налази у позитивној корелацији са транспирацијом. На тај начин може се регулисати коришћење воде, а на основу тога ефикасно повећати HI. Генетичким манипулацијама са дужином трајања појединих фенолошких фаза, бокорењем, пречником ксилема, проводљивости листова, *stay-green* ефектом листова, увијањем листова и ретранслокацијом асимилата, могуће је повећати жетвени индекс код стрних жита (Richards et al. 2001; Pržulj and Momčilović 2001a, 2001b). На овај начин може се регулисати коришћење воде и на основу тога ефикасно повећати вриједност HI осјетљивог на сушу.

Фенологија је комплексна особина која одређује толерантност HI на сушу, пошто се промјеном дужине трајања појединих фенофаза може регулисати количина воде усвојене до цвјетања и након цвјетања. Тако нпр., ако се цвјетање догоди неколико дана раније, то значи да остаје 5–10 мм воде у земљишту за период после цвјетања, односно наливање зрна, што ће допринијети већем HI и вјероватно приносу. Исто тако, ако је због ранијег цвјетања дошло до мање акумулације суве материје до цвјетања, принос неће бити виши, упркос већем HI. Сезонско варирање у приносима углавном је велико у сушном стресу, и сјетвом генотипова који раније цвјетају не остварује се увијек очекивани принос (Pržulj et al. 2013). После вишедеценијског оплемењивачког рада и тестирања, добијене су сорте чије

је вријеме цвјетања у одређеном региону приближно оптималном. Генотипови који раније цвјетају имаће већу ефикасност искоришћавања воде у условима гдје се температуре повећавају након цвјетања. Комбиновање ранијег цвјетања са већим вигором или отпорности према ниским температурама, може бити од користи у оплемењивању на већи HI и принос.

Због мањег броја стерилних непродуктивних класова, који конкуришу фертилним класовима за воду и хранљиве материје, смањено бокорење, односно смањен број стерилних класова, може допринијети формирању већег HI, како у условима оптимално доступне воде, тако и у условима дефицита воде. Мање бокорење доприноси такође реализацији већег HI под условима суше због формирања мање лисне површине прије цвјетања, што доприноси мањој транспирацији и обезбјеђењу веће количине воде за период наливања зрна (Richards et al. 2001).

Ужи проводни снопићи ксилема у семиналном коријену такође доприносе формирању већег HI (Richards et al. 2001). У суштини, смањење дијаметра проводних снопића представља предност у условима сушног стреса, док у повољним условима нема посебан значај, пошто нодални секундарни коријен, који се налази у површинском дијелу земљишта, обезбјеђује биљку са потребном количином воде. Селекцијом биљака мањих горњих листова, укључујући и лист заставичар, или селекцијом на мању проводљивост стома и/или нижу ноћну проводљивост листа, такође се смањује транспирација прије цвјетања (Magorokosho et al. 2003).

Стрна жита имају значајну генетичку варијабилност за бокорење, дијаметар спроводних снопића, величину листа и губитак воде преко стома. Пшеница посједује мајор ген на хромозому 1AS који спречава бокорење (Richards 1988). Иако ефекат овог гена варира у зависности од климатских фактора и генетичке основе биљке, он пружа значајну могућност за контролу и регулисање бокорења, а према томе и лисне површине.

Поред манипулације са количином усвојене воде прије и послје цвјетања, постоје и други методи повећања жетвеног индекса који је зависан од суше. Код великог броја гајених биљних врста, вишак асимилата, који се синтетише до цвјетања, акумулира се у форми растворљивих угљених хидрата у стаблу (Pržulj and Momčilović 2001a, 2001b, 2003). Зависно од биљне врсте и агроеколошких услова гајења, вишак асимилата може да износи и до 25% од укупне надземне биомасе у фази цвјетања (Pržulj and Momčilović 2003; Mirosavljević et al. 2018). Током фазе наливања, асимилати се транслочирају у зрно и у екстремно сушним условима могу учествовати

100% у коначној маси зрна (Pržulj and Momčilović 20016; Gutam 2011). Код стрних жита утврђено је велико генетичко варирање у акумулацији и ремобилизацији асимилата синтетисаних до цвјетања. Иако још нису развијене ефективне технике селекције на бази акумулације и ремобилизације асимилата, Pržulj and Momčilović (20016) предлажу коришћење података о разлици масе стабла између цвјетања и зрења. У детерминацији ефикасности ремобилизације асимилата могу се користити и морфолошке особине. Тако, нпр. присуство гена инхибитора бокорења узрокује формирање дебљег стабла. Такође, утврђено је и варирање у величини и анатомији шупљина интернодуса, које су важне за складиштење асимилата (Ehdaie et al. 2006).

У неким сушним подручјима постоји велика вјероватноћа појаве кише током периода наливања зрна, што позитивно утиче на продужење периода наливања зрна и постизање већег НI. Дужи период наливања зрна омогућава већу транслокацију асимилата из вегетативних дијелова биљке у зрно (Miroslavljević et al. 2016). Код већине гајених биљака постоји генетичка варијабилност и могућност њеног коришћења у одгађању одумирања листова и продужења трајања периода наливања зрна. Оплемењивање на увртање листова стрних жита у условима суше и високих температура омогућава заштиту биљке од високе сунчеве радијације, нижу температуру у склопу и мању транспирацију (Porter and Gawith 1999).

4.8. Процес оплемењивања самооплодних биљака

Успјех стварања нових сорти или хибрида било које биљне врсте зависи, прије свега, од расположиве генетичке варијабилности и метода оплемењивања. Модерно оплемењивање подразумијева хибридизацију, чиме се рекомбинују гени одабраних родитеља. Оплемењивање и селекција континуиран је процес који, преко повећања толерантности на биотичке и абиотичке факторе и рекомбинације гена особина на које се врши оплемењивање, омогућава стварање сорти и хибрида већег приноса и бољег квалитета. Генетичко повећање родности сорти, побољшана агротехника и повећање концентрације CO₂ у ваздуху, главни су фактори који су условили повећање просјечних приноса и укупне продуктивности гајених биљака. Сваки циклус оплемењивања започиње избором родитељских парова у циљу добијања нове генетичке варијабилности. Избор родитељских парова представља први критичан моменат у оплемењивању, јер од тога даље зависи успјех издвајања пожељног генотипа, који ће бити признат као нова сорта. У суштини, дивергентни

родитељи који посједују највећи број позитивних особина имају велику вјероватноћу да дају супериорно потомство (Borojević 1992; Pržulj i sar. 2010).

Избор родитељских парова за укрштање зависи од много фактора – расположиве гермплазме, особина која се желе побољшати, релативне важности других особина у односу на принос и квалитет и поријекло родитеља. Најчешћи метод у избору родитеља је на основу фенотипске вишегодишње оцјене генотипова. То је уједно и најекономичнији метод, пошто су подаци о одабраним родитељима доступни оплемењивачу из литературе, личне комуникације са другим оплемењивачима и произвођачима из микро и макроогледа. Све већи број истраживача посвећује пажњу молекуларним маркерима и физиолошким особинама, тако да и ове технике могу послужити при избору родитељских парова. Код оплемењивања неких самооплодних гајених биљака, као што је соја, у одабиру родитеља за хибридизацију користи се тест укрштање и BLUP метод, гдје се родитељски парови идентификују на основу хетерозиса (Miladinović i sar. 2008).

Након обављене хибридизације из добијене генетичке варијабилности у F2 генерацији, потребно је издвојити потенцијално супериорно потомство и довести га до хомозиготних линија. То је изузетно обиман посао и избор метода селекције зависи од циља оплемењивања, добијене варијабилности, расположиве механизације, могућности коришћења стакларе или дуге локације ради добијања двије генерације годишње, опремљености лабораторије за тестирање квалитета, броја и степена обучености кадрова и др. У оплемењивању самооплодних биљних врста користе се следећи методи селекције: педигре метод, метод потомства једног зрна, метод гајења у смјеси, метод раног тестирања и метод повратног укрштања. Метод повратног укрштања (*Back Cross Method*) најчешће се примјењује у случајевима кад је у једну добру стандардну сорту, која је проширена у производњи, потребно унијети одређену особину, на примјер толерантност према специфичној болести, како би се сорта и даље одржала у производњи. Циљ овог метода није створити нову сорту, него побољшати постојећу добру сорту (Borojević 1992). Слично је и са методом раног тестирања. Овај метод користи се када је потребно брзо створити сорту са одређеном особином. Тестирање се врши рано, у F2 генерацији, и због тога одбацује се велики број потенцијално добрих генотипова (Miladinović i sar. 2008).

Метод гајења у смјеси (*Bulk method*) представља најекономичнији метод издвајања хомозиготних линија након хибридизације. На основу овог

метода наредна генерација добија се сијањем и гајењем великог броја зрна, жетва биљака обавља се заједно, без индивидуалне селекције, у смјеси, и од тога издваја се узорак сјемена који се сије сљедеће године. Предност овог метода је у томе што се може гајити већи број комбинација укрштања, без много радне снаге, запажања и одабирања. Пошто се у хибридној популацији у смјеси налазе генотипови различите продуктивности и са различитом интеракцијом са спољном средином, долази до природне селекције, која подразумијева и губитак генотипова који би били супериорни у педигре методу селекције. Теоретска поставка овог метода заснива се на томе да у процесу селекције долази до повећања приноса, јер природна селекција у популацији фаворизује високоприносне генотипове. У циљу веће ефикасности овог метода, хибридне генерације гаје се у смјеси до F4 генерације, када почиње индивидуална селекција најбољих биљака, и у каснијим генерацијама слиједи педигре метод издвајања нових линија. Овакав модификовани метод назива се још и побољшани метод селекције у смјеси. Основни недостаци овог метода су смањење генетичке варијабилности у свакој генерацији усљед неадекватног узорка и могући нежељени правац природне селекције која дјелује у популацији.

Метод потомства једног зрна (*Single Seed Descent, SSD*) је основни метод селекције у процесу оплемењивања соје у САД. Метод омогућава брже добијање хомозиготних линија за микроогледе, јер се коришћењем стакларе у једној години могу добити и три генерације. Код овог метода селекција се обично не врши до F4 или F5 генерације, док се не постигне одређен степен хомозиготности. SSD метод не подразумијева апсолутно одсуство селекције у ранијим генерацијама, јер се не узима сјеме биљака које имају изражене негативне особине (болесне, полегле, штур клас или махуна и сл.). Оплемењивачка евиденција код овог метода је минимална – довољна је комбинација укрштања и генерација гајења. Такође, метод не захтијева велику површину, било у стакленику или на парцели, јер се од појединачних биљака узима само једно зрно, док се код педигре метода сије цијели клас, махуна или биљка. Предност овог метода је и очување варијабилности – варијабилност у F5 генерацији једнака је варијабилности F2 генерације. Одлагањем селекције за рецесивне особине до F5 генерације број рецесивних хомозигота повећава се у сукцесивним генерацијама и у F5 генерацији око 47% биљака биће хомозиготно за рецесивну особину (Wilcox 1998). Недостаци овог метода су губљење идентитета супериорних биљака из ранијих генерација, који не може бити повраћен, сужавање варијабилности/потомства супериорне биљке F2 генерације која је представљена само једним сјеменом/биљком у сукцесивним генерацијама,

што онемогућава издвајање неколико линија од те супериорне биљке и одржавање у популацији непожељних биљака које би биле одбачене педигре методом.

Педигре метод селекције (*Pedigree method*) подразумева гајење потомстава укрштања кроз генерације самооплодње. Одабране биљке, или класови, у свакој генерацији сију се у редове или парцелице (обично 1 м²) (Сл. 4.1), а педигре сваке линије одржава се у наредним генерацијама (за више детаља види Вогојевић 1992). Овај метод изузетно је ефикасан у оцјењивању потомстава од укрштања фенотипски различитих родитеља, гдје је могуће у раним генерацијама идентификовати и одбацивати сва непожељна потомства, након чега се добија висок проценат пожељних линија за коначну селекцију у старијим генерацијама. За разлику од балк метода селекције, конкуренција између различитих генотипова сведена је на минимум и не утиче на успјех селекције. Недоности овог метода су употреба много рада и радне снаге, индивидуално одабирање биљака, вршидба, сјетва, лабораторијске анализе сјемена, означавање, анализе и биљежење пуно података у сврху одржавања педигре линија у сукцесивним генерацијама, што је код великог броја комбинација тешко изводљиво. Осим тога, присутно је и стално одабирање једног дијела хетерозигота који би, и без икакве интервенције, дошли у хомозиготно стање у каснијим генерацијама. У Таб. 4.2. дата је схема педигре метода, коју је први аутор овога текста користио на програму оплемењивања јечма у Институту за ратарство и повртарство, Нови Сад.



Сл. 4.1. Педигре метод селекције – сјетва одабраних биљака у (а) редове или (б) парцелице (Фото Пржуљ Н)

Fig. 4.1. Pedigree method of selection – planting selected plants in (a) rows or (b) small plots (Photo Pržulj N)

Таб. 4.2. Схема педигре метода оплемењивања самооплодних гајених биљака

Tab. 4.2. Scheme of pedigree method breeding of self-fertilized cultivated plants

Генерација	Методи селекције и испитивање агрономских особина и квалитета
F0	Избор родитеља за укрштање на основу дужине трајања фенофаза, морфолошких и физиолошких особина, коефицијента родитељства и молекуларних маркера- Укрштање – директно, повратно.
F1	Избор F1 биљака (10 по комбинацији укрштања) на основу фенологије, висине, физиолошких особина и толерантности на важније болести. Селекција биљака у лабораторији на основу физичких особина зрна.
F2	Педигре метод селекције. Избор F2 биљака на основу фенологије, висине, физиолошких особина и толерантности на важније болести. Селекција биљака у лабораторији на основу физичких особина зрна. Због максималне генетичке варијабилности потребно је одабрати већи број биљака.
F3	Педигре метод селекције. Избор F3 биљака на основу фенологије, висине, физиолошких особина и толерантности на важније болести. Селекција биљака у лабораторији на основу физичких и основних хемијских особина зрна.
F4	Педигре метод селекције. Избор F4 биљака на основу фенологије, висине, физиолошких особина и толерантности на важније болести. Селекција биљака у лабораторији на основу физичких и основних хемијских особина зрна.
F5	Педигре метод селекције. Избор F5 биљака и уједначених потомстава на основу фенологије, висине, физиолошких особина и толерантности на важније болести. Избор класова за тест хомозиготности. Селекција биљака у лабораторији на основу физичких и хемијских особина зрна.
F6	Педигре метод селекције. Избор уједначених потомстава на основу фенологије, висине и толерантности на важније болести. Избор класова за тест хомозиготности. Прелиминарно тестирање на агрономске особине (један локалитет, три понављања) и квалитет одабраних и фенотипски хомогених потомстава из F5 генерације. Селекција потомстава на основу технолошких особина зрна.

F7- F8	Тестирање одабраних линија из прелиминарних огледа у компаративним огледима на једном локалитету у пет понављања. Испитивање квалитета у лабораторији. Избор супериорних линија за микроогледе.
F9- F10	Тестирање одабраних линија из компаративних огледа у мултилокацијским микроогледима. Испитивање квалитета у лабораторији. Тестирање перспективних линија у макроогледима на више локалитета са различитим агроеколошким условима (нормални, сушни стрес). Пријава одабраних линија Комисији за признавање сорти. Заснивање сјеменарства са пријављеним линијама.

Метод двоструких хаплоида (*Double Haploid Breeding*) користи се у сврху бржег и јефтинијег доласка до нових перспективних линија. Примјеном овог метода оплемењивања могуће је у једној години доћи до комплетно хомозиготних и хомогених линија, док је код примјене педигре метода потребно 10–12 година да би се добиле перспективне линије.

Маркер асистирана селекција (MAS) (*Marker assisted selection, breeding, MAS*) је индиректна селекција на неку особину, гдје се користе молекуларни маркери. Маркери могу бити сами гени, или пак ДНК фрагменти који су блиско везани са геном чија се локација истражује (Pržulj i Perović 2005a, 2005b). Поред молекуларних маркера који су везани за ген од интереса, нове технологије омогућиле су развој такозваних функционалних маркера, који се дизајнирају за конкретну секвенцу гена која је одговорна за појаву одређеног фенотипа (Andersen and Lubberstedt 2003). Молекуларни маркери су у оплемењивачким програмима нашли широку примјену и користе се за избор родитеља за укрштање, повећање ефикасности повратних укрштања, селекцију на основу везе маркер-особина, идентификацију генотипова са ријетким, важним особинама, детекцију гена поријеклом из других врста, заштиту ауторских права и др. Маркер асистирана селекција примјењује се у комбинацији са конвенционалним методама оплемењивања.

Сваки метод има одређене предности и недостатке, што представља изазов за оплемењиваче да одаберу и користе најефикаснији метод у програму оплемењивања одређене биљне врсте. Након стварања перспективних линија, врши се њихово тестирање у микроогледима (Сл. 4.2), по могућности на неколико локалитета и најмање двије, а пожељно је и три године. Признавање сорте не значи и њено аутоматско увођење у производњу, због чега је неопходно вишегодишње тестирање у

макроогледима (Сл. 4.3) да би се и оплемењивач и корисници сорте – произвођачи увјерили у њену вриједност.



Сл. 4.2. Микроогледи перспективних линија јечма (Фото Пржуљ Н)
Fig. 4.2. Microtials of the barley advanced lines (Photo Pržulj N)



Сл. 4.3. Макроогледи перспективних линија стрних жита (Фото Пржуљ Н)
Fig. 4.3. Macrotials of the small cereal advanced lines (Photo Pržulj N)

4.9. Закључак

Повећање генетичког потенцијала за принос у условима суше представља посебно изазован и тежак задатак за оплемењиваче. Због непредвидљивости времена дешавања и интензитета суше, као и великог сезонског варирања, и најпоузданији, емпиријски метод оплемењивања који користи принос по јединици површине као основну особину генотипа у селекцији, не обезбјеђује тачне и стабилне податке. Коришћење физиолошког приступа у оплемењивању, са циљем прецизнијег одређивања фактора који доприносе смањењу приноса у условима суше, такође није у потпуности поуздан начин добијања жељених резултата. У суштини, не постоји једна особина заједничка за већину гајених биљака, на коју би се радило оплемењивање у циљу стварања генотипова толерантних на сушу. Због различитих типова суше и њеног сезонског варирања, важно је успјешно детерминисати особине које ограничавају принос у условима суше и начин њиховог коришћења/мијењања у програмима оплемењивања. Додатну комплексност оплемењивања на сушу представљају разни плејотропни ефекти, које је веома тешко предвидјети. Поред тога, неке особине које су посебно важне за оплемењивање имају високу вриједност интеракције генотип \times средина. То значи да не постоји гаранција да ће се њиховим коришћењем у оплемењивању издвојити генотипови толерантни на сушу у различитим сезонама гајења. Важно је у потпуности разумјети како сушни стрес и високе температуре, посебно током периода бокорења и цвјетања, смањују капацитет акцептора асимилата, било преко смањења броја зрна по јединици површине или смањењем просјечне масе зрна.

У оплемењивању биљака на принос и за стабилност приноса у условима суше, физиолошки приступ може бити изузетно значајна подршка емпиријском оплемењивању. Истовременом примјеном оба метода оплемењивања, брже и ефикасније створиће се генотипови толерантни на сушу него код примјене само једног метода. У односу на класично оплемењивање и избор родитеља за хибридизацију, физиолошки приступ омогућава лакше и ефикасније идентификовање кључних особина које ограничавају принос у условима суше. Избором генотипова који имају потребну фенотипску вриједност на идентификоване кључне особине и њиховим укрштањем са генотиповима носиоцима осталих пожељних особина, омогућава се брже стварање сорти и хибрида толерантних на сушу.

Оплемењивачи недовољно користе физиолошки приступ у оплемењивању због тешкоћа у одређивању ефекта пожељне физиолошке особине код

издвојеног потомства након укрштања. Уношењем гена физиолошке особине повратним укрштањима у адаптирану гермплазму, најефикасније се детерминише ефекат особине на потомство – ако је добијена боља сорта, ефекат особине је позитиван. У суштини, физиолошки приступ у оплемењивању гајених биљака подразумева нови, детаљнији и дубљи начин размишљања, повезивање развића биљака са факторима средине, поклањање више пажње факторима који утичу на принос, коришћење разноврсније гермплазме у оплемењивању и ефикаснију евалуацију генерација раздвајања. Као и емпиријски, и физиолошки програм оплемењивања захтијева значајна и дуготрајна улагања.

Литература

- Aisawi K, Foukes J, Reynolds M, Mayes S (2010) The physiological basis of genetic progress in yield potential of CIMMYT wheat varieties from 1966 to 2009. 8th International Wheat Conference, 1-4 June 2010, St Petersburg, Russia, pp 349–350
- Akram M (2011) Growth And Yield Components Of Wheat Under Water Stress Of Different Growth Stages. *Bangladesh Journal of Agricultural Research* 36:455–468
- Allan RE (1989) Agronomic Comparisons Between Rht1 and Rht2 Semidwarf Genes in Winter Wheat. *Crop Science* 29:1103–1108
- Andersen JR, Lübberstedt T (2003) Functional markers in plants. *Trends in Plant Science* 11:554–560
- Araus JL, Slafer GA, Royo C, Dolores SM (2008) Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27:377–412
- Arshad MA, Martin S (2002) Identifying critical limits for soil quality indicators in agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 88:153–160
- Atta BM, Mahmood T, Trethowan RM (2013) Relationship between root morphology and grain yield of wheat in north-western NSW, Australia. *Australian Journal of Crop Science* 7:2108–2115
- Austin RB (1980) Physiological limitations to cereal yields and ways of reducing them by breeding. In: Hurd RG, Biscoe PV, Denni D (eds) *Boston Opportunities for Increasing Crop Yields: Association of Applied Biology, London, Pitman*, pp 3–19
- Austin RB, Bingham J, Blackwell RD, Evans LT, Ford MA, Morgan CL, Taylor M (1980) Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *The Journal of Agricultural Science* 94:675–689

- Ahanger MA, Tyagi SR, Wani MR, Ahmad P (2014) Drought Tolerance: Role of Organic Osmolytes, Growth Regulators, and Mineral Nutrients. In: Ahmad P, Wani M (eds) *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment*. Springer, New York, NY, pp 376
- Ahmed FE, Hall AE, Madore MA (1993) Interactive effects of high temperature and elevated carbon dioxide concentration on cowpea [(*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. *Plant, Cell and Environment* 16:835–842
- Batts GR, Ellis RH, Morison JIL, Nkemka PN, Gregory PJ, Hadley P (1998) Yield and partitioning in crops of contrasting cultivars of winter wheat in response to CO₂ and temperature in field studies using temperature gradient tunnels. *Journal of Agricultural Sciences* 130:17–27
- Bindi M, Olesen JE (2011) The responses of agriculture in Europe to climate change. *Regional Environmental Change* 11 (Suppl 1):151
- Bishop KA, Betzelberger AM, Long SP, Ainsworth EA (2015) Is there potential to adapt soybean (*Glycine max* Merr.) to future CO₂? An analysis of the yield response of 18 genotypes in free-air CO₂ enrichment. *Plant, Cell and Environment* 38:1765–1774
- Blum A (2009) Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112:119–123
- Blum A (2017) Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell and Environment* 40:4–10
- Borlag NE (1983) Contributions of Conventional Plant Breeding to Food Production. *Science* 2019:689–693
- Borojević S (1992) Principi i metode oplemenjivanja bilja. Naučna knjiga, Beograd, str 386
- Bray AE (1997) Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2:48–54
- Bunce JA (2008) Contrasting responses of seed yield to elevated carbon dioxide under field conditions within *Phaseolus vulgaris*. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 128:219–224
- Bunce JA (2016) Variable responses to CO₂ of the duration of vegetative growth and yield within a maturity group in soybeans. *American Journal of Plant Sciences* 7:1759–1764
- Bunce JA (2017) Using FACE systems to screen wheat cultivars for yield increases at elevated CO₂. *Agronomy* 7:20
- von Caemmerer S, Ghannoum O, Pengelly JLL, Cousins AB (2014) Carbon isotope discrimination as a tool to explore C₄ photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 65:3459–3470
- Vukadinović V (1999) Ekofiziologija. Poljoprivredni fakultet, Osijek

- Galiba G, Quarrie SA, Sutka J, Morgounov A (1995) RFLP mapping of the vernalization (Vrn1) and frost resistance (Fr1) genes on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 90:1174–1179
- Gomez D, Vanzetti L, Helguera M, Lombardo L, Frascina J, Miralles DJ (2014) Effect of Vrn-1, Ppd-1 genes and earliness per se on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Research* 158:73–81
- Grillakis MG (2019) Increase in severe and extreme soil moisture droughts for Europe under climate change. *Science of the Total Environment* 660:1245–1255
- Gudys K, Guzy-Wrobelska J, Janiak A, Dziurka MA, Ostrowska A, Hura K, Jurczyk B, Żmuda K, Grzybkowska D, Śróbka J, Urban W, Biesaga-Koscielniak J, Filek M, Koscielniak J, Mikołajczak K, Ogrodowicz P, Krystkowiak K, Kuczyńska A, Krajewski P, Szarejko W (2018) Prioritization of Candidate Genes in QTL Regions for Physiological and Biochemical Traits Underlying Drought Response in Barley (*Hordeum vulgare* L.). *Frontiers in Plant Science* 9: Article 769
- Guo J, Jia Y, Chen H, Zhang L, Yang J, Zhang J, Hu X, Ye X, Li Y, Zhou Y (2019) Growth, photosynthesis, and nutrient uptake in wheat are affected by differences in nitrogen levels and forms and potassium supply. *Scientific Reports* 9:1248
- Gutam S (2011) Dry matter partitioning, grain filling and grain yield in wheat genotype. *Communications in Biometry and Crop Science* 6:48–63
- Guha-Sapir D, Hargitt D, Hoyois P (2004) Thirty Years of Natural Disasters 1974-2003. The Numbers, Presses Universitaires de Louvain: Louvain-la-Neuve, pp 75
- Denčić S, Kastori R, Kobiljski B, Duggan B (2000) Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica* 113:43–52
- Duvick DN (1997) What Is Yield? In: Edmeades GO, Banziger M, Mickelson HR, Pena-Valdivia CB (eds) *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize*, CIMMYT, Mexico, pp 332–335
- Duvick DN, Smith JSC, Cooper M (2004) Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. *Plant breeding reviews* 24:109–151
- Evans LT (1993) *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, pp 500
- Edmeades DC (2003) The long-term effects of manures and fertilisers on soil productivity and quality: a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 66:165–180
- Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG (2006) Genotypic Variation for Stem Reserves and Mobilization in Wheat: I. Postanthesis Changes in Internode Dry Matter. *Crop Science* 46:735–746

- Živčák M, Repková J, Olšovská K, Brestič M (2009) Osmotic adjustment in inter wheat varieties and its importance as a mechanism of drought tolerance Cereal Research Communications 37:569–572
- Zhu YH, Weiner J, Yu MX, Li FM (2019) Evolutionary Applications. Evolutionary agroecology: Trends in root architecture during wheat breeding 19:733–743
- Zhang H, Oweis TY, Garabet S, Pala M (1998) Water-use efficiency and transpiration efficiency of wheat under rain-fed conditions and supplemental irrigation in a Mediterranean-type environment. Plant and Soil 201:295–305
- Zhu XG, Long SP, Ort DR (2010) Improving photosynthetic efficiency for greater yield. Annual Review of Plant Biology 61:235–261
- Iglesias A, Mougou R, Moneo M, Quiroga S (2011) Towards adaptation of agriculture to climate change in the Mediterranean. Regional Environmental Change 11:159 8p
- Jonas E, Koning DJ (2013) Does genomic selection have a future in plant breeding? Trends in biotechnology 31:497–504
- Jorgensen RB (2005) CO₂ exploitation and genetic diversity in winter varieties of oilseed rape (*Brassica napus*); varieties of tomorrow. Euphytica 128:75–86
- Johannessen MM, Mikkelsen TN, Nersting LG, Gullord M, von Bothmer R, Jorgensen RB (2005) Effect of increased atmospheric CO₂ on varieties of oat. Plant Breeding 124:253–256
- Kahiluoto H, Kaseva J, Balek J, Olesen JE, Ruiz-Ramos M, Gobin A, Kersebaum KC, Takáč J, Ruget F, Ferrise R, Bezak P, Capellades G, Dibari C, Mäkinen H, Nendel C, Ventrella D, Rodríguez A, Bindi M, Trnka M (2019) Decline in climate resilience of European wheat. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 116:123–128
- Kereša S, Barić M, Horvat M, Habuš Jerčić I (2008) Mehanizmi tolerantnosti biljaka na sušu i njihova genska osnova kod pšenice. Sjemenarstvo 25:35–45
- Kirkegaard J, Christen O, Krupinsky J, Layzell D (2008) Break crop benefits in temperate wheat production. Field Crops Research 107:185–195
- Kobata T, Koç M, Barutçular C, Tanno K-ichi, Inagaki M (2018) Harvest index is a critical factor influencing the grain yield of diverse wheat species under rain-fed conditions in the Mediterranean zone of southeastern Turkey and northern Syria. Plant Production Science 21:71–82
- Kozak M, Mađry W (2006) Note on yield component analysis. Cereal Research Communications 34:933–940
- Kozak M, Verma MR (2009) Multiplicative yield component analysis: what does it offer to cereal agronomists and breeders? Plant, Soil and Environment 55:134–138

- Langer SM, Longin CFH, Würschum T (2014) Flowering time control in European winter wheat. *Frontiers in Plant Science*, Article 537
- Laurie DA, Pratchett N, Bezant JH, Snape JW (1995) RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in winter x spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Genome* 38:575–585
- Lee EA, Tollenaar M (2007) Physiological Basis of Successful Breeding Strategies for Maize Grain Yield. *Crop Science* 47: Supplement_3, p S-202-S-215
- Li H, Li M, Wei X, Zhang X, Xue R, Zhao Y, Zhao H (2017) Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Molecular Genetics and Genomics* 292:1091–1110
- Li Y, Ruperao P, Batley J, Edwards D, Khan T, Colmer TD, Pang J, Siddique KHM, Sutton T (2018) Investigating Drought Tolerance in Chickpea Using Genome-Wide Association Mapping and Genomic Selection Based on Whole-Genome Resequencing Data. *Frontiers in Plant Science* 9:190
- Long SP, Zhu X-G, Naidu SL, Ort DR (2006) Can improvement in photosynthesis increase crop yield? *Plant, Cell and Environment* 29:315–330
- Luo L, Xia H, Lu BR (2019) Editorial: Crop Breeding for Drought Resistance. *Frontiers in Plant Science* 10: Article 314
- Magorokosho C, Pixley KV, Tongoona P (2003) Selection for drought tolerance in two tropical maize populations. *African Crop Science Journal* 11:151–161
- Marschner P (2012) Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (3rd ed). Elsevier Science, pp 684
- Masle J, Farquhar GD, Wong S (1992) Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Australian journal of plant physiology* 19:709–721
- Medrano H, Escalona JM, Bota J, Gulias J, Flexas J (2002) Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89: 895–905
- Mehraban A, Tobe A, Gholipouri A, Amiri E, Ghafari A, Rostaii M (2019) The Effects of Drought Stress on Yield, Yield Components, and Yield Stability at Different Growth Stages in Bread Wheat Cultivar (*Triticum aestivum* L.). *Polish Journal of Environmental Studies* 28:739–746
- Meister R, Rajani MS, Ruzicka D, Schachtman DP (2014) Challenges of modifying root traits in crops for agriculture. *Trends in Plant Science* 19:779–788
- Miladinović J, Hrustić M, Vidić M, Balešević–Tubić S, Đorđević V (2008) Oplemenjivanje soje u Institutu za ratarstvo i povrtarstvo. Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad, Zbornik radova 45:65–80

- Mirosavljević M, Momčilović V, Pržulj N, Hristov N, Aćin V, Čanak P, Denčić S (2016) The variation of agronomic traits associated with breeding progress in winter barley cultivars. *Zemdirbyste-Agriculture* 103:267–272
- Mirosavljević M, Momčilović V, Jocković B, Mikić S, Trkulja D, Aćin V, Pržulj N, Denčić S (2017) Genotypic variation for NDVI and crop biomass at anthesis in six-rowed winter barley. In: COST WG1/EPPN2020 workshop: Current and future applications of phenotyping for plant breeding, Novi Sad, 29th–30th of September 2017, p 27
- Mirosavljević M, Momčilović V, Maksimović I, Putnik-Delić M, Pržulj N, Hristov N, Mladenov N (2018) Pre-anthesis development of winter wheat and barley and relationships with grain yield. *Plant, Soil and Environment* 64:310–316
- Mitchell JH, Rebetzke GJ, Chapman SC, Fukai S (2013) Evaluation of reduced-tillering (*tin*) wheat lines in managed, terminal water deficit environments. *Journal of Experimental Botany* 64:3439–3451
- Monneveux P, Reynolds MP, Trethowan R, González-Santoyo H, Peña RJ, Zapatac F (2005) Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. *European Journal of Agronomy* 22:231–242
- Morgounov A, Sonder K, Abugalieva A, Bhadauria V, Cuthbert RD, Shamanin V, Zelenskiy Y, DePauw RM, Ronald M (2018) Effect of climate change on spring wheat yields in North America and Eurasia in 1981–2015 and implications for breeding. *PLoS ONE* 13:e0204932
- Mwadingeni L, Shimelis H, Dube E, Laing MD, Tsilo TI (2016) Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *Journal of Integrative Agriculture* 15:935–943
- McKay JK, Richards JH, Mitchell-Olds T (2003) Genetics of drought adaptation in *Arabidopsis thaliana*. I. Pleiotropy contributes to genetic correlations among ecological traits. *Molecular Ecology* 12:1137–1151
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K (2013) ABA signaling in stress-response and seed development. *Plant Cell Reports* 32:959–970
- Ni Y, Guo YJ, Guo YJ, Han L, Tang H, Conyers M (2012) Leaf cuticular waxes and physiological parameters in alfalfa leaves as influenced by drought. *Photosynthetica* 50:458–466
- Nožinić M, Pržulj N, Trkulja V (2016) Effect of climate warming on field crop production. *Vestnik of Nizhny Novogorod State Agricultural Academy* 2:23–31
- Olesen JE, Bindi M (2002) Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *European Journal of Agronomy* 16:239–262

- Ochagavía H, Prieto P, Savin R, Griffiths S, Slafer GA (2018) Earliness per se effects on developmental traits in hexaploid wheat grown under field conditions. *European Journal of Agronomy* 99:214–223
- Parry MAJ, Keys AJ, Madgwick PJ, Carmo-Silva AE, Andralojc PJ (2008) Rubisco regulation: a role for inhibitors. *Journal of Experimental Botany* 59:1569–1580
- Passioura JB (1977) Grain yield, harvest index and water use of wheat. *The Journal of the Australian Institute Agricultural Science* 43:117–121
- Parvathi RS, Sreekumar PM, Nataraja KN (2017) Leaf wax trait in crops for drought and biotic stress tolerance: regulators of epicuticular wax synthesis and role of small RNAs. *Indian Journal of Plant Physiology* 22:434–447
- Peltonen-Sainio P, Muurinen S, Rajala A, Jauhiainen I (2008) Variation in harvest index of modern spring barley, oat and wheat cultivars adapted to northern growing conditions. *The Journal of Agricultural Sci* 146:35–47
- Petrović S, Dimitrijević M, Kraljević-Balalić M, Panković L (2006) Varijabilnost i stabilnost visine stabljike i žetvenog indeksa u *Triticum* sp. Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo Novi Sad, Zbornik radova 42:237–245
- Porter JR, Gawith M (1999) Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy* 10:23–36
- Prieto P, Ochagavía H, Savin R, Griffiths S, Slafer GA (2018) Physiological determinants of fertile floret survival in wheat as affected by earliness per se genes under field conditions. *European Journal of Agronomy* 99:206–213
- Pržulj N, Mladenov N, Momčilović V (1997a) Genotype and Year Effects on some Spring Malting Barley Traits. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 3:721–728
- Pržulj N, Momčilović V, Mladenov N, Marković M (1997b) Effects of temperature and precipitation on spring malting barley yields. In: Jevtić S, Pekić S (eds) *Proceedings of Drought and Plant Production*, pp 195–204
- Pržulj N, Momčilović V, Mladenov N (1999) Temperature and Precipitation Effect on Barley Yields. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 5:403–410
- Pržulj N, Momčilović V (2001a) Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley. I. Dry matter translocation. *European Journal of Agronomy* 15:241–254
- Pržulj N, Momčilović V (2001b) Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley. II. Nitrogen translocation. *European Journal of Agronomy* 15:255–265

- Pržulj N, Momčilović V (2002) Ranozrelost kao kriterijum izbora sorte jarog ječma za ekološke uslove jugoistočne Evrope. Arhiv za poljoprivredne nauke 63:15–28
- Pržulj N, Momčilović V (2003) Genetika i oplemenjivanje osobina koje određuju kvalitet stočnog ječma. Naučni Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Zbornik radova 38:131–144
- Pržulj N, Momčilović V (2003) Dry matter and nitrogen accumulation and use in spring barley. Plant, Soil and Environment 49:36–47
- Pržulj N, Momčilović V, Petrović N (2004) Fiziološka osnova prinosa ječma u optimalnim uslovima i uslovima suše. Selekcija i semenarstvo 1-4:15–26
- Pržulj N, Perović D (2005a) Molekularni markeri. I. Polomorfizam dužine restrikcionih fragmenata. Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo, Zbornik radova 41:275–297
- Pržulj N, Perović D (2005b) Molekularni markeri. II. Mikrosateliti. Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo, Zbornik radova 41:299–312
- Pržulj N, Momčilović V, Nožinić M, Jestrović Z, Pavlović M, Orbović B (2010) Značaj i oplemenjivanje ječma i ovsa. Ratarstvo i povrtarstvo 47:33–42
- Pržulj N, Momčilović V (2011) Značaj faze organogeneze formiranja klasića u biologiji prinosa ozimog dvoredog ječma. Ratarstvo i povrtarstvo 48:37–48
- Pržulj N, Momčilović V, Nožinić M, Perović D (2013) Variation in Phenological Development of Winter Barley. In: Zhang G, Li C, Liu X (eds) Advances in Barley Sciences, Springer, pp 401–412
- Пржуљ Н (2016) Принос стрних жита – синтеза, акумулација и дистрибуција органске материје. Академија наука и умјетности Републике Српске. Графомарк, Бања Лука, стр 425
- Rao NGP (2004) Plant Breeding Science and Practice in the Twentieth Century: Some Landmarks. In: Jain HK, Kharkwal MC (eds) Plant Breeding. Springer, Dordrecht, pp 49-64
- Rao RCN, Williams JH, Wadia KDR, Hubick KT, Farquhar GD (1993) Crop growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes under end-of season drought conditions. Annals of Applied Biology 122:357–367
- Rebetzke GJ, Richards RA (1999) Genetic improvement of early vigour in wheat. Australian Journal of Agricultural Research 50:291–301
- Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, McNab A (2001) Application of Physiology in Wheat Breeding. CIMMYT, Mexico, pp 240
- Reynolds M, Calderini D, Condon A, Vargas M (2007) Association of source/sink traits with yield, biomass and radiation use efficiency among random sister lines from three wheat crosses in a high-yield environment. Journal of Agricultural Science 145:3–16

- Reynolds M, Foulkes MJ, Slafer GA, Berry P, Parry MAJ, Snape JW, Angus WJ (2009) Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany* 60:1899–1918
- Reynolds M, Bonnett D, Chapman SC, Furbank RT, Manes Y, Mather DE, Parry MAJ (2011) Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *Journal of Experimental Botany* 62:439–452
- Rischbeck P, Cardellach P, Mistele B, Schmidhalter U (2017) Thermal phenotyping of stomatal sensitivity in spring barley. *Journal of Agronomy and Crop Science* 203:483–493
- Richards RA (1988) A tiller inhibitor gene in wheat and its effect on plant growth. *Australian Journal of Agricultural Research* 39:749–757
- Richards RA (1996) Increasing the yield potential in wheat: manipulating sources and sinks. In: Reynolds MP, Rajaram S, McNab A (eds) *Increasing Yield Potential in Wheat*. CIMMYT, Mexico, pp 134–149
- Richards RA, Condon AG, Rebetzke GJ (2001) Traits to Improve Yield in Dry Environments. In: Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, McNab A (eds) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, pp 87–100
- Richards RA (2006) Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agricultural Water Management* 80:197–211
- Salisbury FB, Marincovich NG (1985) *Encyclopedia of plant physiology*. Pharis RP, Reid DM (eds), Heidelberg, Springer 11, pp 707
- Saradadevi P, Palta JA, Siddique KHM (2017) ABA-Mediated Stomatal Response in Regulating Water Use during the Development of Terminal Drought in Wheat. *Frontiers in Plant Science* 8:1251
- Sareen S, Bhusal N, Singh G, Tyagi BS, Tiwari V, Singh GP, Sorial AK (2018) Genetics of Grain Yield and its Components in Wheat under Heat Stress. *Cereal Research Communications* 46:448–449
- Sarto MVM, Sarto JRW, Rampim L, Rosset JS, Bassegio D, da Costa PGF, Inagaki AM (2017) Wheat phenology and yield under drought: A review. *Australian Journal of Crop Science* 11:941–946
- Saugier B, Katerji N (1991) Some plant factors controlling evapotranspiration. *Agricultural and Forest Meteorology* 54:263–277
- Semenov MA, Stratonovitch P, Alghabari F, Gooding MJ (2014) Adapting wheat in Europe for climate change. *Journal of Cereal Science* 59:245–256
- Slafer GA, Araus J, Royo C, Garcia del Moral LF (2005) Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Annals of Applied Biology* 146:61–70
- Spasov D, Trbić G, Trkulja V, Majstorović Z (2007) Studija za procjenu uticaja klimatskih promjena na poljoprivredu i razvoj strategija za prilagođavanje

- u Bosni i Hercegovini, REC Bosne i Hercegovine, Projekat "Unaprjeđenje regionalne sardanje Jugoistočne Evrope u oblasti klimatske politike, str 36
- Stanković N, Petrović M, Krstić B, Erić N (2006) Fiziologija biljaka. Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, Novi Sad
- Shaheen R, Hood-Nowotny RC (2005) Effect of drought and salinity on carbon isotope discrimination in wheat cultivars. *Plant Science* 168:901–909
- Shine PK, Fuglestedt SJ, Hailemariam K, Stuber N (2005) Alternatives to the Global Warming Potential for Comparing Climate Impacts of Emissions of Greenhouse Gases. *Climatic Change* 68:281–302
- Schachtman DP, Goodger JQD (2008) Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science* 13:281–287
- Subira J, Ammar K, Álvaro F, del Moral GL, Dreisigacker S, Royo C (2016) Changes in durum wheat root and aerial biomass caused by the introduction of the Rht-B1b dwarfing allele and their effects on yield formation. *Plant and Soil* 403:291–304
- Suresh KR, Nagesh MA (2015) Experimental Studies on Effect of Water and Soil quality on Crop Yield. *Aquatic Procedia* 4:1235–1242
- Трбић Г (2010) Екоклиматска рејонизација Перипанонског обода Републике Српске. Монографија, Географско друштво РС: 18:1–172
- Trbić G, Popov T, Gnjato S (2017) Analysis of Air Temperature Trends in Bosnia and Herzegovina. *Geographica Pannonica* 21:68–84
- Tripathi A, Tripathi DK, Chauhan D, Kumar N, Sing G (2016) Paradigms of climate change impacts on some major food sources of the world: A review on current knowledge and future prospects. *Agriculture Ecosystems & Environment* 216:356–373
- Turner NC, Begg JE (1981) Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and Soil* 58:97–131
- Unkovich M, Baldock J, Forbes M (2010) Variability in Harvest Index of Grain Crops and Potential Significance for Carbon Accounting: Examples from Australian Agriculture. *Advances in Agronomy* 105:173–219
- Fang Y, Xiong L (2015) General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences* 72:673–689
- Farooq M, Hussain M, Siddique KHM (2017) Drought Stress in Wheat during Flowering and Grain-filling Periods. *Critical Reviews in Plant Sciences* 33:331–349
- Farquhar GD, Richards RA (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian journal of plant physiology* 11:539–552
- Fischer RA (2007) Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *Journal of Agricultural Science* 145:99–113

- Fischer RA (2011) Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop and Pasture Science* 62:95–114
- Flores JAP, Orozco AM (1993) Ontogenic and phylogenetic resistance to drought on *Phaseolus vulgaris* L. I Vegetative traits. *Serie Fitociencia* 1993–
agris.fao.org
- Foulkes MJ, Sylvester-Bradley R, Worland AJ, Snape JW (2004) Effects of a photoperiod-response gene Ppd-D1 on yield potential and drought resistance in UK winter wheat. *Euphytica* 135:63–73
- Hasegawa T, Tokida T, Nakamura H, Zhu C, Usui Y, Yoshimoto M, Fukuoka M, Fukuoka M, Wakatsuki H, Katayanagi N (2013) Rice cultivar responses to elevated CO₂ at two free-air CO₂ enrichment (FACE) site in Japan. *Functional Plant Biology* 40:148–159
- Hatfield JL, Dold C (2019) Water-Use Efficiency: Advances and Challenges in a Changing Climate. *Frontiers in Plant Science* 10: Article 103
- Calderini DF, Reynolds MP, Slafer GA (1999) Genetic gains in wheat yield and main physiological changes associated with them during the 20th century. In: Satorre EH, Slafer GA (eds) *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination Food Product*. Haworth Press, New York, pp 351–377
- Ceccarelli S, Grando S, Baum M, Udupa SM (2004) Breeding for Drought Resistance in a Changing Climate. In: Rao SC, Ryan J (eds) *Challenges and Strategies of Dryland Agriculture*. American Society of Agronomy, pp 167–190
- Ceccarelli S (2015) Efficiency of Plant Breeding. *Crop Science* 55:87–97
- Clark DH, Johnson DA, Kephart KD, Jackson JA (1995) Near infrared reflectance spectroscopy estimation of ¹³C discrimination in forages. *Journal of Range Management* 48:132–136
- Clausen SK, Frenck G, Linden LG, Mikkelsen TN, Lunde C, Jorgensen RB (2011) Effects of single and multifactor treatments with elevated temperature, CO₂ and ozone on oilseed rape and barley. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197:442–453
- Condon AG, Richards RA, Farquhar GD (1987) Carbon Isotope Discrimination is Positively Correlated with Grain Yield and Dry Matter Production in Field-Grown Wheat. *Crop Science* 27:996–1001
- Condon AG, Richards RA, Farquhar GD (1992) The effect of variation in soil water availability, vapour pressure deficit and nitrogen nutrition on carbon isotope discrimination in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 43:935–947
- Condorelli GE, Maccaferri M, Newcomb M, Andrade-Sanchez P, White JW, French AN, Sciara G, Ward R, Tuberosa R (2018) Comparative Aerial and Ground Based High Throughput Phenotyping for the Genetic Dissection of NDVI as

- a Proxy for Drought Adaptive Traits in Durum Wheat. *Frontiers in Plant Science*, Article 893
- Cooper M, Fox PN (1996) Environmental characterisation based on probe and reference genotypes. In: Cooper M, Hammer GL (eds) *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB International, pp 529–547
- Cui Y, Zhang W, Lin X, Xu S, Xu J, Li Z (2018) Simultaneous Improvement and Genetic Dissection of Drought Tolerance Using Selected Breeding Populations of Rice. *Frontiers in Plant Science* 9: Article 320
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought: from genes to the whole plant. *Functional Plant Biol* 30:239–264
- Chen S, Wang J, Deng G, Chen L, Cheng X, Xu H, Zhan K (2018) Interactive effects of multiplevernalization (*Vrn-1*) and photoperiod (*Ppd-1*) related genes on the growth habit of bread wheat and their association with heading and flowering time. *BMC Plant Biology* 18:1p 8
- Quarrie SA, Gulli M, Calestani C, Steed A, Marmioli N (1994) Location of a gene regulating drought-induced abscisic acid production on the long arm of chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 89:794–800
- Wang Q, Cui J, Wang X, Zhang T, Zhou H, Hu T, Han J (2012) Algorithmic models of seed yield and its components in smooth bromegrass (*Bromus inermis* L.) via large sample size under field conditions. *Euphytica* 185:363–375
- Wasson AP, Richards RA, Chatrath R, Misra SC, Prasad SV, Rebetzke GJ, Kirkegaard JA, Christopher J, Watt M (2012) Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheats. *Journal of Experimental Botany* 63:3485–3498
- Wilcox JR (1998) *Metodi oplemenjivanja soje*. U: Hrustić M, Vidić M, Jocković Đ (ur) *Soja*. CTP Astrodesign, Beograd, pp 123–134
- Wright GC, Hubick KT, Farquhar GD (1988) Discrimination in carbon isotopes of leaves correlates with water-use efficiency of field-grown peanut cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research* 15:815–825
- Xiong L, Wang R-G, Mao G, Koczan JM (2006) Identification of Drought Tolerance Determinants by Genetic Analysis of Root Response to Drought Stress and Abscisic Acid. *Plant Physiology* 142:1065–1074
- Yin C, Pang X, Lei Y (2009) *Populus* from high altitude has more efficient protective mechanisms under water stress than from low-altitude habitats: a study in greenhouse for cuttings. *Physiologia Plantarum* 137:22–35

Plant breeding for drought conditions

Novo Pržulj, Zoran Jovović

Summary

Drought is considered one of the biggest problems in food production. Climate changes have a negative impact on the total food production in the World, regardless the increase achieved by breeding and new agronomy. Water deficiency usually leads to decreased plant growth, decreased photosynthesis intensity and metabolic disorders. The response of plants to drought is complex, because drought stress causes problems in the adoption of biogenic elements and the transport of nutrients and assimilates, which affects the overall metabolism of the plant. Drought management methods are multiple, complex and complementary, and breeding and development of yielding genotypes in drought conditions is particularly significant. Improved genetics are much more easily and quickly introduced into production than improved agronomy, which depend more on the input potentials, infrastructure, market access and experience in the agronomy.

Drought resistance of plants is reflected in the ability to neutralize negative metabolic changes and maintain high synthetic ability. Resistance consists of resistance to high temperatures and resistance to water shortage. Resistance to soil water deficiency is a complex trait and cultivated plants can achieve it by avoiding drought, reducing dehydration and by tolerance to dehydration. The drought response starts by closing of stoma to prevent leaf drying and reduce water consumption, but it also leads to reduced CO₂ uptake and photosynthesis. Due to osmotic regulation, stomas of resistant genotypes remain open, allowing photosynthesis to take place, partial leaf elongation, root growth, water uptake from soil, delayed leaf wilting, more efficient accumulation of dry matter and higher yield in stress conditions. In conditions of drought stress, delaying leaf death is especially important for increased tolerance to drought. An increase in the number of fertile flowers in flowering and, consequently, increase in the number of maturing grains, contributes to an increase in the capacity of the acceptors of assimilates.

Breeding of cultivated plants almost exclusively used the empirical method in the 20th century. The physiological approach is used as the most significant support for empirical breeding today. The simultaneous application of both methods enables faster and more efficient development of drought resistant genotypes.

This method enables easier and more efficient identification of traits that limit yield in drought conditions, multi-generation testing annually and faster selection, more successful testing of a large number of genotypes in work collection, crossing block, and segregation generations, based on which lower number of selected lines is tested in comparative trials for yield. If the desirable trait is positively correlated with the yield, it is more favourable to perform selection on the trait in the younger segregation generations, than in older generations on yield, considering strong GxE interaction for yield. However, due to difficulty in evaluating physiological traits and their low heritability, breeding specific physiological traits that provide drought tolerance to plants is difficult and relatively modest results have been achieved so far. Phenology is a complex trait that affects the resistance of plants to drought, since changing the length of some phenophases can regulate the amount of water adopted before flowering and after flowering. Genetic manipulations in flowering time were of the greatest importance in adapting the vegetative and reproductive period to available water and evaporation. Early maturation is a physiological trait that avoids drought effect in many areas. Sowing genotypes that flower earlier does not always result in expected yield due to less accumulation of above-ground dry matter.

Root architecture represents the trait of the plant that provides the most opportunities in creating drought tolerant genotypes. So far, studies of cultivated plants were least focused on root research, so there is no information on whether the root system of modern varieties is adapted to soil and ecological factors and whether it is necessary to make changes in roots through breeding. A deep root system implies drought tolerance and the ability to absorb more water from the soil. The narrower xylem bundles in the seminal root reduce the use of water before flowering under conditions of drought stress, which contributes to an increase in the amount of water available during the grain filling period. Increasing the capacity of the root system, its depth and distribution in the soil is easiest to achieve by cultivating varieties with a longer vegetative period, which can be achieved by early sowing or sowing late varieties. In addition, selecting varieties with a higher early vigour can result in faster root growth, deeper penetration into the soil, and a more developed system of adventitious roots. Lower temperature of canopy or higher stomatal conductance is indication of favourable soil water regime and deeper root system.

Transpiration efficiency (TE) is an important component of water use efficiency. There are various ways of increasing TE in plants, and the most efficient of which is the cultivation of genotypes where the period of maximum biomass increase

occurs during periods of moderate temperatures, when less water is used for growth.

Processes that affect the extent of carbon isotope discrimination ^{13}C (Δ) have a significant impact on TE, with discrimination being reduced when the TE value is high. Discrimination of carbon isotopes is closely related to TE throughout vegetation, which is why this method can be used to create varieties with higher TE. The advantage of using Δ , as a potential indirect method in breeding, is reflected in a much simpler and faster measurement compared to the measurement of TE.

For some plant species, significant progress in higher yields breeding is achieved by increasing the harvest index (HI). The increase in HI did not lead to a significant change in the amount of water absorbed in small grains, but it did lead to a natural increase in water use efficiency. Under high temperature conditions, the average wheat grain yield is positively correlated with HI. Further increase of grain yield in cereals via HI change can not give significant results, which is why increased aboveground biomass while retaining the reached HI is achieved through breeding. Less tillering, especially the formation of a smaller number of sterile spikes, contributes to the achievement of higher HI in drought conditions, as smaller leaf areas are formed before flowering, thus reducing transpiration and providing more water for the grain filling period.

In large number of cultivated plants, the excess assimilates, which are synthesized until flowering, accumulates in the form of soluble carbohydrates in the stem, which plants use during the grain filling period (GFP). The extension of the GFP is a key factor in increasing the yield of small grains. During GFP, assimilates from the stem are translocated in the grain, and in extremely arid conditions can participate 100% in the final grain weight. In small grains, large genetic variation was found in the accumulation and remobilization of assimilates synthesized until flowering.

Key words: Climate change, drought, photosynthesis, dehydration, osmosis, conventional breeding, physiological approach, flowering time, root architecture, transpiration, carbon isotope discrimination, harvest index, grain filling period