

Dormantnost sjemena pšenice i priježetveno prokljavanje

Musić, Jelena

Master's thesis / Diplomski rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:151:956046>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-08-05**



Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

**Fakultet
agrobiotehničkih
znanosti Osijek**

Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Agrobiotechnical
Sciences Osijek - Repository of the Faculty of
Agrobiotechnical Sciences Osijek](#)



SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
FAKULTET AGROBIOTEHNIČKIH ZNANOSTI OSIJEK

Jelena Musić, apsolvant

Diplomski studij Bilinogojstvo

Smjer Oplemenjivanje bilja i sjemenarstvo

**DORMANTNOST SJEMENA PŠENICE I PRIJEŽETVENO
PROKLIJAVANJE**

Diplomski rad

Osijek, 2023.

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
FAKULTET AGROBIOTEHNIČKIH ZNANOSTI OSIJEK

Jelena Musić, apsolvent

Diplomski studij Bilinogojstvo

Smjer Oplemenjivanje bilja i sjemenarstvo

**DORMANTNOST SJEMENA PŠENICE I PRIJEŽETVENO
PROKLIJAVANJE**

Diplomski rad

Povjerenstvo za ocjenu i obranu diplomskog rada:

1. prof.dr.sc. Vlado Guberac, predsjednik
2. dr.sc. Vedran Orkić, mentor
3. doc.dr.sc. Sunčica Kujundžić, član

Osijek, 2023.

SADRŽAJ

| | |
|--|-------------------------------------|
| 1. Uvod..... | 1 |
| 2. Podrijetlo i sistematika pšenice | 3 |
| 3. Morfologija pšenice..... | 4 |
| Korijen..... | 4 |
| Stabljika..... | 5 |
| List..... | 5 |
| Cvat | 5 |
| Sjeme..... | Error! Bookmark not defined. |
| 4. Dormantnost sjemena pšenice | 7 |
| 4.1. Što je dormantnost i kako je povezana sa klijanjem sjemena..... | 7 |
| 4.2. Regulacija dormantnosti sjemena..... | 9 |
| 4.3. Ispitivanje dormantnosti sjemena | 13 |
| 5. PHS sjemena pšenice..... | 18 |
| 5.1. Kako se mjeri šteta nastala od PHS-a? | 19 |
| 5.2. Odnos PHS-a i boje sjemena pšenice | 20 |
| 5.3. Utjecaj biljni hormona i aktivnost alfa amilaze na PHS..... | 22 |
| 5.4. QTL identificirani specifično za PHS | 23 |
| 6. Zaključak..... | 26 |
| 7. Literatura | 27 |
| 8. Sažetak | 31 |
| 9. Summary | 32 |
| 10. Popis slika | 33 |
| 11. Popis Tablica..... | 34 |
| TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA | 35 |
| BASIC DOCUMENTATION CARD | 36 |

1. Uvod

Pšenica ima ključnu ulogu među osnovnim poljoprivrednim kulturama za prehranu ljudi i koristi se u sektorima mlinarstva, prehrambene i farmaceutske industrije. Kina, Sjedinjene Američke Države, Indija, Rusija, Kanada i Francuska se ističu kao najveći svjetski proizvođači pšenice, dok visoki prinosi prevladavaju u razvijenim europskim zemljama. U globalnom kontekstu, uzgaja se 14 različitih sorti pšenice, s *Triticumaestivum* (krušna pšenica) dominirajućom vrstom koja čini 87% svjetske proizvodnje. *Triticumcompactum* (mekana proljetna pšenica) i *Triticum durum* (tvrda proljetna pšenica) doprinose s 3% odnosno 10% ukupne svjetske proizvodnje (www.fao.org).

Arheološki dokazi jasno ukazuju da je najranija poljoprivreda u Starom svijetu nastala u Plodnom polumeseću Bliskog istoka. To razdoblje datira između 9000. i 7000. prije Krista (Murray 1970), dok je početak domestikacije biljaka bio oko 8000. pr. Kr. (Renfrew 1973). Ovi vremenski okviri usklađeni su s biološkim dokazima o podrijetlu uzgojenih sorti. Povezanost između širenja primitivnih žitarica i razvoja stabilne poljoprivrede te osnivanja ranih poljoprivrednih zajednica široko je prihvaćena.

No, valja napomenuti da je područje Bliskog istoka intenzivno arheološki istraženo. Iako se općenito prihvaća veza između širenja primitivnih žitarica i razvoja stabilne poljoprivrede, postoje i druga drevna naselja, kao što su određene azijske lokacije, gdje su dokazi nažalost većinom izgubljeni (Murray 1970)

Pšenica sudjeluje s oko petinom kalorija u ukupnom ljudskom unosu hrane (Barrero i sur. 2020). Za prehrambenu vrijednost sjemena pšenice ključni su sadržaj bjelančevina i njihovih aminokiselina, udio škroba i masti. Proteini sjemena dijele se na fiziološki aktivne (albumini i globulini) te rezervne proteine (gliadini i glutenini). Fiziološki aktivni proteini smješteni su u embriju i aleuronskom sloju, dok rezervni proteini obitavaju u endospermu i tvore ljepak poznat kao gluten, bitan za kvalitetu brašna i kruha (Horvat i sur., 2007). Koncentracija proteina u pšeničnom sjemenu varira od 8% do 20% ovisno o genotipu i okolišu (Wieser i Kieffer 2001).

U Hrvatskoj, kao i u srednjoj i zapadnoj Europi, uzgaja se gotovo isključivo ozima pšenica. Ona, u odnosu na jaru, ima veće i stabilnije prinose. Duže je vegetacije jer se sije u jesen, jače busa i daje više i stabilnije prinose, ali je manje otporna prema suši i visokim temperaturama te ima slabiju kvalitetu sjemena u odnosu na jaru pšenicu (Mađarić 1985.). U Republici Hrvatskoj ima oko 2,9 milijuna ha ukupnih poljoprivrednih površina ali je tek oko 1,3 – 1,5 milijuna ha

korištene površine. Od toga najveći dio otpada na kategoriju oranica i vrtova, oko 70 % (DZS 2016).

Dormantnost (mirovanje) je urođena karakteristika sjemena koja definira uvjete okoline u kojima je sjeme sposobno klijati. Ono je genetski određeno, ali s bitnim utjecajem okoline koji je djelomično posredovan biljnim hormonima abscisinskom kiselinom i gibberelinima. Kako je mirovanje prisutno kod svih viših biljaka u svim glavnim klimatskim regijama, prilagodba je rezultirala različitim odgovorima na okolinu (Finch-Savage i sur. 2006). Dormantno sjeme neće proklijati niti u uvjetima koji osiguravaju normalno klijanje sve dok se ne ostvari prekid mirovanja. Dormantnost je korisno biološko prilagođavanje kojim se sprječava prijevremeno nicanje sjemena u nepovoljno doba godine. Svojstvo dormantnosti nemaju sve vrste sjemena. (McCaig 1987).

Jedan od najvažnijih poremećaja koji utječu na kvalitetu prinosa žitarica, uključujući pšenicu, je priježetveno proklijavanje (PHS – Prehvestsprouting). Kada sjeme proklija na samoj biljci, dolazi do smanjenja prinosa i, što je još važnije, smanjenja kvalitete žitarica. Osim toga, sjeme koje proklija na polju često je osjetljivo na bolesti i štetočine, što dodatno komplicira situaciju. Ključno za suočavanje s problemom PHS-a je razumijevanje mehanizama koji reguliraju dormantnost i klijavost sjemena. Dormantnost sjemena, odnosno njegova nespремnost za klijanje u određenim uvjetima, kontrolira se različitim čimbenicima. To uključuje fitohormone poput abscisinske kiseline (ABA) i gibberelina (GA), kao i uvjete temperature i vlage tijekom razvoja sjemena sve do trenutka žetve (Nukasani i sur. 2013). Ovi faktori igraju ključnu ulogu u određivanju hoće li sjeme ostati dormantno ili će početi klijati.

2. Podrijetlo i sistematika pšenice

Pšenica (*Triticum* sp.) ima ključnu ulogu među osnovnim poljoprivrednim kulturama za prehranu ljudi i koristi se u sektorima mlinarstva, prehrambene i farmaceutske industrije. Kina, Sjedinjene Američke Države, Indija, Rusija, Kanada i Francuska se ističu kao najveći svjetski proizvođači pšenice, dok visoki prinosi prevladavaju u razvijenim europskim zemljama. (fao.org)

Arheološki nalazi nedvosmisleno ukazuju na to da je najranija praksa poljoprivrede u Starom svijetu započela u području Plodnog polumjeseca (Bliski istok). Ovo razdoblje datira između 9000. i 7000. prije Krista, kako je naznačeno prema istraživanju Murray (1970), dok početak domestikacije biljaka datira oko 8000. pr. Kr., (Renfrew 1973). Ovi vremenski okviri usklađeni su s biološkim dokazima koji potvrđuju podrijetlo uzgojenih sorti. Postoji široko prihvaćena teorija koja povezuje širenje primitivnih žitarica s razvojem stabilne poljoprivrede i osnivanjem ranih poljoprivrednih zajednica.

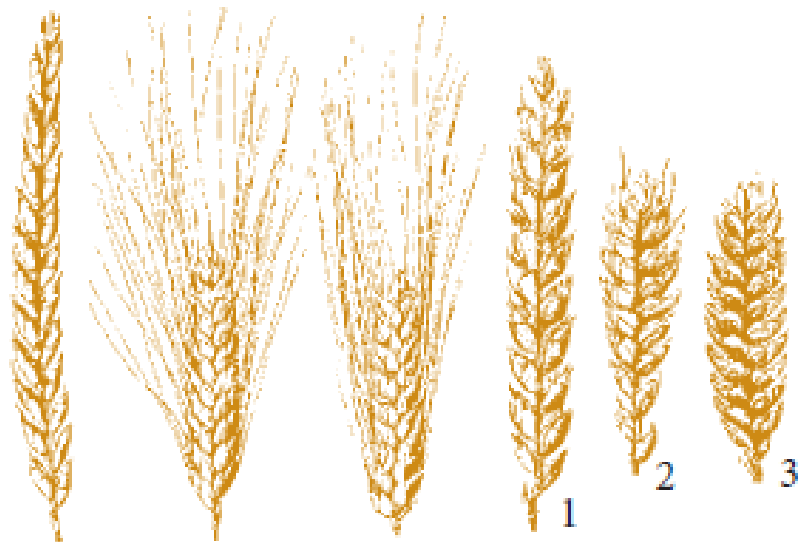
U okviru roda *Triticum* sp., prema broju kromosoma nalazi se različit broj vrsta:

| | | |
|--------------------|------|-------|
| Diploidna grupa | n=7 | 2n=14 |
| Tetraploidna grupa | n=14 | 2n=28 |
| Heksaploidna grupa | n=21 | 2n=42 |
| Oktaploidna grupa | n=28 | 2n=56 |

Navedena podjela prema broju kromosoma je najzastupljenija i prihvaćena je od većine autora (Milošević i Kobiljski 2011). U globalnom kontekstu, uzgaja se 14 različitih sorti pšenice, s *Triticum aestivum* (krušna pšenica) dominirajućom vrstom koja čini 87% svjetske proizvodnje. *Triticum compactum* (mekana proljetna pšenica) i *Triticum durum* (tvrda proljetna pšenica) doprinose s 3% odnosno 10% ukupne svjetske proizvodnje (www.fao.org).

Triticum aestivum kao biljka, postoji u dvije osnovne forme - jara i ozima, koje se međusobno razlikuju po svojim biološkim karakteristikama. Unutar svake od tih formi, postoji bogat spektar varijeteta (slika 1.), a prema Milošević i Kobiljski (2011) najvažniji su:

- *var. erythrosperrum* (osje bijele boje, sjeme crvene boje, klas bijele boje)
- *var. lutescens* (nema osja, sjeme crvene boje, klas bijele boje)
- *var. ferrugineum* (osje crvene boje, sjeme crvene boje, klas crvene boje)
- *var. albidum* (nema osja, sjeme bijele boje, klas bijele boje)
- *var. milturum* (nema osja, sjeme crvene boje, klas crvene boje)
- *var. Velutinum* (nema osja, sjeme crvene boje, klas bijele boje, maljav)



Slika 1. Prikaz klasa pšenice (s lijeva na desno): *T. spelta*, *T. durum*, *T. turgidum* i klasovi obične pšenice (1,2,3) (Brouwer, 1972)

3. Morfologija pšenice

Morfologija pšenice obuhvaća opis vanjskog izgleda i strukture biljke. Pšenica je građena od korijena, stabljike, lista, cvata i sjemena, a opisana je prema Kovačević i Rastija (2014).

Korijen

Korijen pšenice ima žiličastu i razgranatu strukturu, sastoji se od primarnog i sekundarnog korijenovog sustava. Tijekom klijanja, pšenica razvija 3-5 primarnih korijenčića, ovisno o tome je li ozima ili jara sorta. Primarni korijen raste okomito u tlo i ima ključnu ulogu u opskrbi biljke vodom, posebno u sušnim uvjetima jeseni. Aktivan je tijekom cijelog vegetacijskog razdoblja, ali njegova uloga smanjuje se nakon razvoja sekundarnog korijenovog sustava. Sekundarni korijen obično se razvija nekoliko tjedana nakon nicanja iz čvora busanja, obično na dubini od 1,8-2,5 cm, ovisno o sorti i vanjskim uvjetima. Oštećenje sekundarnog korijena može dovesti do propadanja biljke. Svaki novi izdanak u busu razvija vlastiti korijenov sustav, s najvećom masom korijena u oraničnom sloju, gdje je dostupna najveća količina vode i hranjivih tvari. Apsorpcijska površina korijena doseže svoj vrhunac rano u proljeće, tijekom faze usporenog rasta biljke. Zakašnjavaње sjetve može dovesti do većeg udjela primarnih korijenova u odnosu na sekundarne, što može smanjiti produktivnost biljke. Rast i razvoj korijena ovise o različitim faktorima kao što su vlažnost tla, temperatura, tip i plodnost tla, agrotehnika, gnojidba (posebno fosforom) i drugi čimbenici.

Stabljika

Stabljika pšenice ima sličnu strukturu kao i kod drugih žitarica. Obično je uspravna, cilindričnog oblika i šuplja, osim kod tvrde i engleske pšenice gdje je vrhunski dio ispunjen parenhimom. Sastoji se od 5-6 nodija i internodija. Moderni tipovi pšenice obično imaju stabljiku visine od oko 70-80 cm i spadaju u kategoriju polupatuljastih sorti. Odabirom i selekcijom, visina pšenice je značajno smanjena (ranije sorte su bile visoke do 1,5 m), što je povećalo čvrstoću stabljike zbog većeg udjela mehaničkog tkiva. Ovo čini suvremene sorte pšenice otpornijima na padanje, čak i u uvjetima intenzivne gnojidbe i gusto zasađenih kultura. Manja potreba za hranivima potrebnim za izgradnju stabljike omogućila je polupatuljastim sortama pšenice razvijanje većih klasića. Ako dođe do padanja stabljike, obično se savija i prelomi, najčešće u zoni drugog članka. Pšenica ima manje tendencije za busanje u usporedbi s drugim žitaricama, posebno produktivnim sortama koje se često uzgajaju s gustoćom sjetve od oko 700 kljavih sjemena po četvornom metru. U uvjetima uzgoja u našem okruženju, pšenica ima relativno kratko razdoblje za busanje, što rezultira koeficijentom produktivnog busanja između 1,1 i 1,2. U takvim uvjetima, bočni izdanci koji donose klas i pridonose ukupnom prinosu često čine 10-20% ukupnog prinosa.

List

List pšenice, kao i kod ostalih žitarica, ima rukavac, plojku, jezičak i uške s dlačicama. Plojka je ključna jer tu se odvija fotosinteza i stvara organska tvar. Važno je očuvati lisnu površinu velikom i zdravom, jer to povećava produktivnost fotosinteze. Najveći udio suhe tvari sjemena nastaje u vršnom listu, drugi gornji list također pridonosi, dok klas ima manji udio. Obično, listovi postaju veći prema vrhu biljke, osim vršnog lista, koji može biti manji, ali ima svoju ulogu.

Cvat

Cvat pšenice obično ima 18-22 klasića (slika 2.), a svaki klasić obično sadrži 3-4, ponekad i do 7 cvjetova, odnosno sjemena. Poželjno je postići što više cvjetova u klasiću, a prihrana dušikom u ranoj fazi vlatanja igra važnu ulogu u tome. Klas pšenice može imati različitu boju i može biti zbijen ili rastresit, s ili bez osja. Većina modernih sorti meke pšenice je bez osja, poznatih kao "golice"

Sjeme

Sjeme pšenice je obično golo, ali postoji velik broj različitih oblika sjemena (Slika 3.). Sjeme pšenice obično ima izraženu brazdicu i bradicu, te varira u boji, često je žuto smeđe, crvenkasto ili svijetlo žute boje, ovisno o sorti. Sjeme ima apsolutnu masu između 35 i 45 grama te hektolitarsku masu između 75 i 85 kilograma.



Slika 2. Klas pšenice (Izvor: <https://www.agroklub.com>)



Slika 3. Oblik sjemena kod nekih vrsta pšenice: a) *T. boeoticum* b) *T. monococcum* c) *T. dicoccum* d) *T. durum* e) *T. turgidum* f) *T. spelta* g) *T. aestivum* h) *T. sphaerococcum* (Izvor: Brouwer, 1972)

4. Dormantnost sjemena pšenice

4.1. Što je dormantnost i kako je povezana sa klijanjem sjemena

Dormantnost (mirovanje) sjemena predstavlja prirodno svojstvo sjemena koje definira uvjete okoline u kojima će sjeme imati mogućnost prokljati. Autori Finch-Savage i Leubner-Metzger (2006) smatraju da je proces dormantnosti u sjemenu određen genetski, ali također da značajan utjecaj ima okolina, što je djelomično posredovano putem biljnih hormona, poput abscisinske kiseline i giberelina. Ovisno o vrsti biljke i njenim genetskim karakteristikama, sjeme može ostati dormantno (u stanju mirovanja) tijekom određenog vremenskog perioda kako bi preživjelo nepovoljne uvjete, kao što su suša, niska temperatura ili nedostatak svjetla. Kada uvjeti postanu povoljni, hormoni poput giberelina potiču proces klijanja i razvoju biljke iz sjemena. Ova adaptacija sjemena omogućava biljkama da optimiziraju svoj rast i reprodukciju u promjenjivim okolinskim uvjetima te prilagode svoj ciklus rasta prema trenutnim potrebama i mogućnostima.

Ipak, nedostatak dormantnosti sjemena nije poželjan jer može uzrokovati PHS, ozbiljan problem kod žitarica, uključujući rižu, pšenicu, ječam i kukuruz (Bewley i Black, 1994), a sjemenke koje nisu dormantne mogu imati smanjenu dugotrajnost (Clerkx i sur. 2003).

Prema Gubercu, (2000) dormantnost sjemena podijeljena je u tri kategorije:

1. Pravo (endogeno) mirovanje
2. Prinudno (relativno) mirovanje
3. Sekundarno mirovanje

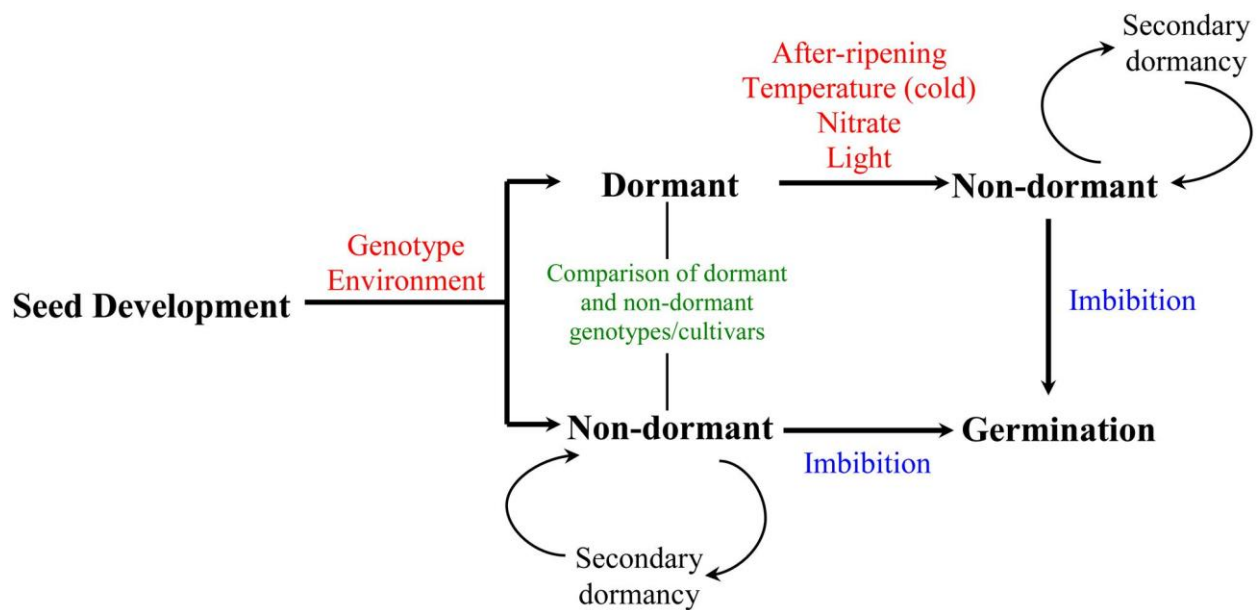
Endogeno mirovanje prepoznaje se po tome što sjeme ne klija, čak i kada su vanjski uvjeti za klijanje povoljni. Ovo stanje mirovanja može se prekinuti samo spontano ili pod utjecajem nekog vanjskog faktora. Ovaj fenomen ima važnu ulogu u životnom ciklusu biljaka i omogućava im prilagodbu promjenjivim uvjetima okoline.

Relativno mirovanje sjemena je stanje u kojem sjeme ne klija zbog nepovoljnih uvjeta u vanjskom okolišu. Kada se ti nepovoljni uvjeti uklone ili promijene, sjeme počinje klijeti. Na primjer, sjeme korova koje se nalazi duboko u tlu često neće klijeti zbog prisutnosti specifičnih nepovoljnih uvjeta, kao što su niska količina kisika, visoka koncentracija ugljičnog dioksida, niske temperature ili nedostatak svjetla. Kada se obradi tlo i sjeme korova izbací na površinu ili u plodni sloj tla, uvjeti postaju povoljniji. To može rezultirati klijanjem tog sjemena, što može biti problem za poljoprivrednike jer sjeme korova može konkurirati usjevima za hranjive tvari i resurse. Ovo prisilno mirovanje sjemena ilustrira kako vanjski uvjeti igraju ključnu ulogu u

procesu klijanja i rasta biljaka te kako se promjenom tih uvjeta može potaknuti klijanje sjemena i promijeniti dinamika vegetacije na određenom području.

Sekundarno mirovanje sjemena uzrokovano je kasnijim djelovanjem određenih ekoloških čimbenika, pri čemu visoke temperature često igraju ključnu ulogu. Visoke temperature mogu uzrokovati promjene u sjemenoj ljusci ili omotaču sjemena, čineći ga nepropusnim za kisik ili ograničavajući normalnu razmjenu plinova između unutrašnjosti sjemena i okoline. Na primjer, izlaganje sjemena visokim temperaturama tijekom sušenja može dovesti do ireverzibilnih promjena u strukturi sjemene ljuske, čineći je nepropusnom za plinove i vodu u interakciji između sjemena i okoline. Osim visokih temperatura, na propustljivost sjemene ljuske negativno mogu utjecati i neke kemijske tvari poput etil-alkohola ili acetona, koje mogu stvoriti čvrsti omotač oko sjemenke koji je nepropustan za vodu i plinove. Ovi vanjski čimbenici mogu uzrokovati promjene u svojstvima sjemena koja sprječavaju normalan proces klijanja. Sekundarno mirovanje sjemena znači da sjeme koje je inače sposobno za klijanje može privremeno izgubiti tu sposobnost zbog vanjskih uvjeta ili kemikalija koje su utjecale na njegovu ljusku ili omotač. To može biti važno za poljoprivrednike i uzgajivače biljaka jer može utjecati na prinose i kvalitetu sjemena.

Indukcija i održavanje primarne dormantnosti tijekom razvoja sjemena utječu i genetski i okolišni čimbenici (slika 4). Prijelaz zrelih sjemenki iz dormantnog u nedormantno stanje može se potaknuti okolišnim čimbenicima, uključujući temperaturu (hladnoću), nitrata i svjetlo, te procesom naknadnog sazrijevanja, koji obuhvaća sušenje i skladištenje sjemena tijekom kojeg se dormantnost smanjuje. Sjeme koje nijedormantno obično klija nakon namakanja, ili ulazi u sekundarnu dormantnost (ako okolišni uvjeti nisu povoljni za klijanje). Putanja za PHS predstavljena je sjemenkama koje idu izravno iz razvoja sazrijevanja u nedormantnost i zatim u klijanje. Studije o dormantnosti sjemena pšenice uglavnom uključuju proces naknadnog sazrijevanja i usporednu analizu sjemena između sorti koje su dormantne i nedormantne (Gao i Ayele 2014).



Slika 4. Shematski prikaz dormantnosti sjemena pšenice (Izvor: Gao i Ayele, 2014)

4.2. Regulacija dormantnosti sjemena

Tema dormantnost sjemena vrlo je obuhvaćena i proučena od velikog broja znanstvenika (Zare i sur. 2011, Can i sur. 2009, Majd i sur. 2013, Baskin i Baskin, 2003, Naredo i sur. 1998, Guberac, 2000) koji tvrde da postoji nekoliko načina prekidanja mirovanja sjemena, a najčešći su: temperatura, odstranjivanje sjemenjače, tretiranje sjemena giberelinskom kiselinom (GA3), ispiranje inhibitora vodom, tretiranje sjemena pomoću svjetla, djelovanje kemikalija, suho čuvanje, prethodno hlađenje, kalijev nitrat.

Proteini i biljni hormoni igraju ključnu ulogu u regulaciji dormantnosti sjemena, kontrolirajući procese indukcije i prekida ovog stanja (Née i sur. 2017). Dva glavna antagonista u ovom procesu su biljni hormoni, abscizinska kiselina (ABA) i giberelini (GA). ABA ima pozitivan utjecaj na indukciju i održavanje dormantnosti sjemena, dok GA potiče klijanje sjemena (Finch-Savage i Leubner-Metzger 2006).

Zanimljivo je napomenuti da gubitak dormantnosti sjemena nakon izlaganja hladnoj imbibiciji rezultira smanjenjem endogenih razina ABA. Ovo otkriće sugerira da snižena signalizacija ABA može biti ključni mehanizam koji potiče gubitak dormantnosti (Tuttle i sur. 2015). Ovaj mehanizam omogućava sjemenu da prepozna povoljne uvjete za klijanje i nastavi svoj razvoj. U svakom slučaju, razumijevanje kompleksnih interakcija između biljnih hormona, proteina i okolišnih čimbenika ključno je za razvoj strategija za optimizaciju procesa klijanja sjemena i poboljšanje usjeva biljaka. Ova istraživanja pružaju važan uvid u regulaciju fizioloških procesa biljaka i mogu imati značajan utjecaj na poljoprivrednu proizvodnju i očuvanje biljnih vrsta.

Nakon sazrijevanja, sjeme različitih genotipova može pokazivati varijabilan stupanj dormantnosti, a ova karakteristika može biti podložna modulaciji utjecajem okoline majčinske biljke tijekom procesa sazrijevanja (Benech-Arnold i sur. 2013). Ovaj proces ilustrira kako genotip sjemena i uvjeti tijekom razvoja mogu zajedno oblikovati dormantnost sjemena, što ima važne posljedice za kasniji razvoj i klijanje.

Molekularne studije su omogućile dublje razumijevanje mehanizama dormantnosti sjemena. Otkriveno je da su promjene u transkriptomima (skupinama aktivnih gena), proteomima (skupinama proteina) i razinama hormona povezane s varijacijama u stupnju dormantnosti sjemena. Ovo se proučava od duboke primarne ili sekundarne dormantnosti do različitih stupnjeva smanjene dormantnosti (Finkelstein i sur. 2008). Ove molekularne promjene predstavljaju ključne regulatorne točke u procesu odlučivanja sjemena da li će ostati dormantno ili klijati.

Ovo duboko razumijevanje molekularnih aspekata dormantnosti sjemena omogućava znanstvenicima da razvijaju strategije za manipulaciju ovim procesima kako bi se poboljšala produktivnost biljaka i prilagodila uvjetima rasta. Osim toga, ova istraživanja pružaju uvid u evolucijske i ekološke adaptacije koje omogućuju biljkama da prežive i uspješno se razvijaju u raznolikim okolinama.

Liu i sur. (2013) su identificirali značajne mehanizme koji reguliraju dormantnost sjemena pšenice putem biljnog hormona abscizinske kiseline (ABA). Njihova istraživanja ukazuju na to da ABA održava dormantnost sjemena pšenice putem nekoliko ključnih mehanizama:

- ABA utječe na pregradnju kromatina. Ovaj proces, poznat kao epigenetska modifikacija, može utjecati na dostupnost gena za transkripciju i time regulirati različite procese u biljci.
- ABA mijenja svojstva stanične membrane, što može utjecati na propusnost i funkcionalnost membrane. Ovo također može igrati ulogu u održavanju dormantnosti sjemena.
- ABA aktivira gene koji su uključeni u katabolizam gibberelina (GA), drugog važnog biljnog hormona. GA je poznat po svojoj ulozi u stimuliranju klijanja sjemena, pa je ABA regulacijom GA gena ključan faktor u održavanju dormantnosti sjemena.

Važno je napomenuti da je osjetljivost tkiva na ABA ključna za regulaciju dormantnosti sjemena, možda čak važnija od same koncentracije ABA. Istraživanja su pokazala da određeni proteini igraju ključnu ulogu u ovom procesu. Na primjer, protein fosfataza 2C (PP2C) djeluje

kao pozitivni regulator signalnih puteva ABA. Mutacije ili gubitak funkcije ovog proteina mogu rezultirati hipersenzitivnošću tkiva na ABA, što može dovesti do smanjenja dormantnosti. S druge strane, protein kinaza 2 (SnRK2) djeluje kao negativni regulator i mutacije u njegovom genu mogu uzrokovati neosjetljivost tkiva na ABA, što također može utjecati na dormantnost sjemena.

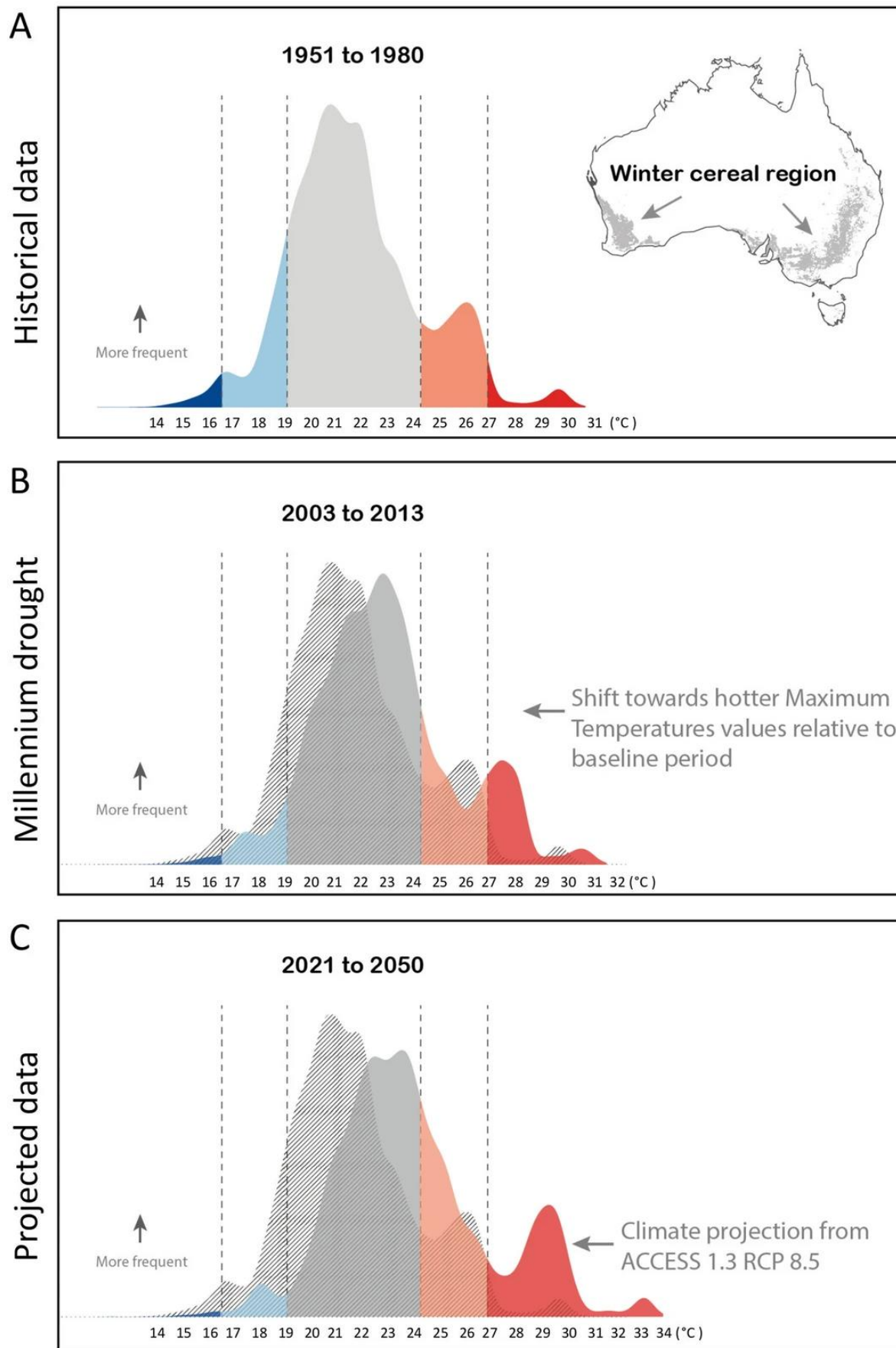
Ova saznanja o molekularnim mehanizmima regulacije dormantnosti sjemena pšenice pomažu u razumijevanju kako biljke prilagođavaju svoj razvoj okolišnim uvjetima i mogu imati šire implikacije za razvoj sorti s većom otpornošću i produktivnošću.

Barrero i sur. (2020) iznijeli su značajna saznanja u vezi s utjecajem visokih temperatura tijekom kasnog sazrijevanja na pšenicu, istražujući genetsku varijabilnost u odgovorima na toplinski stres.

Kako bismo razumjeli rizik koji visoke temperature predstavljaju za pšenicu tijekom kasnog sazrijevanja u Australiji, navedeni istraživači proveli su analizu maksimalnih temperatura zabilježenih posebno u australskom pojasu pšenice tijekom mjeseca rujna i listopada (Sliku).

Prvo su analizirali povijesne meteorološke podatke od 1951. do 1980. godine i koristili ih kao osnovu za usporedbu s kasnijim razdobljima (Slika 5A). Tijekom razdoblja od 1951. do 1980. godine, broj izrazito vrućih dana (iznad 27 °C, što je dvije standardne devijacije iznad prosjeka) činio je samo maleni udio u ukupnim podacima. Zatim su analizirali suvremeni skup podataka o temperaturama od 2003. do 2013. godine, uključujući razdoblje poznato u Australiji kao "Milenijska suša" (razdoblje suše i visokih temperatura). Uočili su da se udio vrlo vrućih dana značajno povećao (Sliku 5B).

Na kraju su koristili klimatsku projekciju iz modela ACCESS26 1.3 (RCP 8.5) kako bismo procijenili buduću pojavu visokih temperatura od 2021. do 2050. godine (Slika 5C) i utvrdili su da će se udio vrlo vrućih dana nastaviti povećavati, te da će se pojava uvjeta sličnih "Milenijskoj suši" povećati. Analiza ukazuje na to da maksimalne temperature u australskom području uzgoja žitarica postaju više, a da će se učestalost vrućih razdoblja predviđati da postane češća.



Slika 5. Prikaz višegodišnjih prosjeka temperatura (1951 – 1980 i 2003 – 2013) i projekcija budućih temperatura u razdoblju od 2021 – 2050 (Izvor: Barrero i sur. 2020)

Ovo istraživanje predstavlja prvu sveobuhvatnu genetsku analizu tog problema, a koristili su 28 različitih sorti pšenice kako bi istražili različite aspekte reakcije na toplinski stres.

Tri važne karakteristike koje su bile predmet ispitivanja uključivale su veličinu sjemena, dormantnost i prisutnost alfa-amilaze. Rezultati su pokazali da izloženost pšenice desetodnevnom toplinskom stresu tijekom srednje i kasne faze razvoja sjemena može znatno smanjiti prinos, čak do 20%, zbog smanjenja veličine sjemena. Ovaj gubitak prinosa može imati ozbiljne posljedice na poljoprivrednu proizvodnju i prinos pšenice.

Također, istraživanje je ukazalo na smanjenje ili čak gubitak dormantnosti sjemena kao rezultat toplinskog stresa. Smanjenje dormantnosti može povećati rizik od prijevremenog klijanja sjemena, što može negativno utjecati na kvalitetu i tržišnu vrijednost sjemena.

Nadalje, utvrđeno je povećanje koncentracije alfa-amilaze u sjemenu pod utjecajem toplinskog stresa. Povećana koncentracija ove enzimske aktivnosti može negativno utjecati na kvalitetu sjemena, posebno u smislu njegove sposobnosti za klijanje i upotrebu u prehrambenoj industriji. To može rezultirati smanjenom tržišnom vrijednošću sjemena.

Ovo istraživanje ukazuje na ozbiljne izazove s kojima se pšenica suočava zbog promjenjivih temperatura tijekom kasnog sazrijevanja i ističe potrebu za razvojem sorti koje su otpornije na toplinski stres. Također podcrtava važnost razumijevanja genetskih mehanizama koji reguliraju odgovore biljaka na ekstremne uvjete kako bismo mogli bolje planirati i upravljati poljoprivrednom proizvodnjom u budućnosti.

4.3. Ispitivanje dormantnosti sjemena

U svom istraživanju Bukovčan (2017) koristila je dvije sorte pšenice (BC Anica i BC Darija), pir (BC Vigor) dvije sorte ječma (BC Bosut i BC Vedran) te tritikale (BC 6315) kako bi ispitala dormantnost sjemena. Ispitivanje dormantnosti sjemena podijeljeno je u dva dijela. Prvi dio proveden je nekoliko dana nakon žetve, dok je drugi dio proveden nakon dva mjeseca. Istraživanje je paralelno provedeno na šest uzoraka sjemena strnih žitarica istih kategorija, sa i bez tretmana za prekidanje dormantnosti. Rezultati istraživanja ukazuju na prisutnost svojstva dormantnosti kod određenih sorti sjemena. Konkretno, primijećeno je da svojstvo dormantnosti pokazuju Tritikale/Bc 6315, pšenica Bc Anica, Bc Darija i ječam Bc Vedran, dok sjeme ječma Bc Bosut i pira BcVigor ne pokazuje svojstvo dormantnosti. Važno je napomenuti da nije moguće s potpunom sigurnošću tvrditi da sorta ječma Bc Bosut nema svojstvo dormantnosti, jer je rana sorta i žetva je obavljena krajem lipnja. Postoji mogućnost da je do 20. srpnja, kada je ispitana energija i klijavost sjemena, dormantnostje prestala. Što se tiče pira, može se tvrditi da ne

pokazuje svojstvo dormantnosti jer je razdoblje između žetve i prvog ispitivanja klijavosti bilo vrlo kratko.

Zaključno, kod svih ispitivanih sorata žitarica nije bila izražena dormantnost nakon 74 dana. Međutim, kako biste preciznije odredili trajanje dormantnosti kod svake od ispitivanih sorata, preporučuje se provođenje istraživanja u nekoliko različitih vremenskih perioda nakon žetve.

U svom istraživanju Orkić (2022) proveo je ispitivanje dormantnosti sjemena pšenice. Nakon žetve, sjeme je pripravljeno za naklijavanje u skladu s ISTA pravilnikom iz 2017. godine. Za svaki uzorak je pripravljena plastična kutija s poklopcem. Na dno svake kutije postavljen je 12-slojni papirnati ručnik, a dodano je 33 mL vode. Na papirnatim oznakama na vodootpornim flomasterima napisani su brojevi uzoraka i brojevi ponavljanja. Oznake su navlažene i zalijepljene uz prozirnu stjenku kutije tako da su vidljive izvana. Na dnu kutije ravnomjerno je raspoređeno 50 sjemenki, nakon čega su kutije zatvorene i smještene u klijaliste na odgovarajuću temperaturu (konstantna temperatura od 20 °C sa svjetlosnim režimom 12 sati dnevno i 12 sati noću).

Četiri dana nakon što su uzorci postavljeni u klima komoru (slika 6), obavljeno je prvo očitavanje, koje se odnosilo na energiju klijanja. Nakon osam dana izlaganja određenoj temperaturi i svjetlosnom režimu, obavljeno je drugo očitavanje kako bi se utvrdila ukupna klijavost i prisutnost atipičnih i neklijavih sjemenki (slika 7). Ovo istraživanje je provedeno tijekom dvije godine, i to u sezonama 2017./2018. i 2018./2019.

U prvoj godini istraživanja potencijalne dormantnosti sjemena zaključeno je da su određeni kultivari (Jasna, Felix, Donna i BC Patria) imali visoku klijavost i nisu pokazivali znakove dormantnosti sjemena što je vidljivo u tablici 1. S druge strane, kultivari Nevena i Renata su pokazali određeno mirovanje sjemena. U drugoj godini ispitivanja primjetna su značajna odstupanja što je vidljivo u tablici 2. Kultivar Ana je u prvom brojenju imao visoku klijavost, sugerirajući odsutnost dormantnosti. Međutim, u istoj godini zabilježena su visoka odstupanja u energiji klijanja među različitim kultivarima. U završnom brojenju u drugoj godini, mnogi kultivari su pokazali značajno smanjenje dormantnosti u usporedbi s prethodnim određivanjem. Kultivar Katarina je imao visoku ukupnu klijavost, što ukazuje na prekid dormantnosti, dok je kod kultivara Kuna dormantnost još uvijek bila prisutna.

Ovi rezultati sugeriraju da je razina dormantnosti sjemena znatno varirala između dviju godina ispitivanja, s većom dinamikom u drugoj godini.



Slika 6. Klima komora za ispitivanje dormantnosti sjemena (Foto: Vedran Orkić)



Slika 7. Ispitivanje dormantnosti sjemena i očitavanje prokljalih sjemenki nakon 8 dana (Foto: Vedran Orkić)

Tablica 1. Dormantnost sjemena nakon žetve u prvog godini istraživanja (Izvor: Orkić 2022)

| Kultivar | Energija klijanja | | | | Ukupna klijavost | | | |
|---------------|-------------------|---------|-------|-----|------------------|---------|-------|-----|
| | AS ± SD | EK % | Med | Mod | AS ± SD | KL % | Med | Mod |
| ADRIANA | 47,00 ± 4,24 | 94,00 % | 47,00 | 44 | 48,50 ± 2,12 | 97,00 % | 48,50 | 0 |
| AFZG KAJA | 47,50 ± 2,12 | 95,00 % | 47,50 | 46 | 48,00 ± 1,41 | 96,00 % | 48,00 | 0 |
| AFZG KARLA | 44,00 ± 0,00 | 88,00 % | 44,00 | 44 | 44,00 ± 0,00 | 88,00 % | 44,00 | 44 |
| ALKA | 22,50 ± 3,54 | 45,00 % | 22,50 | 20 | 30,00 ± 4,24 | 60,00% | 30,00 | 0 |
| ANA | 40,50 ± 0,71 | 81,00 % | 40,50 | 40 | 44,50 ± 4,95 | 89,00 % | 44,50 | 0 |
| BANICA | 38,00 ± 1,41 | 76,00 % | 38,00 | 37 | 40,00 ± 1,41 | 80,00 % | 40,00 | 0 |
| BC ELVIRA | 48,50 ± 0,71 | 97,00 % | 48,50 | 48 | 48,50 ± 0,71 | 97,00 % | 48,50 | 0 |
| BC PATRIA | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 |
| BELA | 42,00 ± 0,00 | 84,00 % | 42,00 | 42 | 43,50 ± 0,71 | 87,00 % | 43,50 | 0 |
| BIANCA | 49,00 ± 0,00 | 98,00 % | 49,00 | 49 | 49,00 ± 0,00 | 98,00 % | 49,00 | 49 |
| CERERA | 39,50 ± 3,54 | 79,00 % | 39,50 | 37 | 42,50 ± 2,12 | 85,00 % | 42,50 | 0 |
| DEA | 44,50 ± 0,71 | 89,00 % | 44,50 | 44 | 47,00 ± 1,41 | 94,00 % | 47,00 | 0 |
| DIVANA | 45,50 ± 2,12 | 91,00 % | 45,50 | 44 | 45,50 ± 2,12 | 91,00 % | 45,50 | 0 |
| DONNA | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 |
| EMA | 48,50 ± 0,71 | 97,00 % | 48,50 | 48 | 48,50 ± 0,71 | 97,00 % | 48,50 | 0 |
| FELIX | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 |
| FIESTA | 49,50 ± 0,71 | 99,00 % | 49,50 | 49 | 49,50 ± 0,71 | 99,00 % | 49,50 | 0 |
| GABI | 40,00 ± 1,41 | 80,00 % | 40,00 | 39 | 41,00 ± 0,00 | 82,00 % | 41,00 | 41 |
| HELIA | 41,50 ± 2,12 | 83,00 % | 41,50 | 40 | 46,50 ± 2,12 | 93,00 % | 46,50 | 0 |
| ILIRIJA | 18,00 ± 2,83 | 36,00 % | 18,00 | 16 | 31,00 ± 8,49 | 62,00 % | 31,00 | 0 |
| JASNA | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 | 50,00 ± 0,00 | 100,00% | 50,00 | 50 |
| KALISTA | 44,00 ± 0,00 | 88,00 % | 44,00 | 44 | 45,00 ± 1,41 | 90,00 % | 45,00 | 0 |
| KATA | 34,50 ± 0,71 | 69,00 % | 34,50 | 34 | 37,50 ± 0,71 | 75,00 % | 37,50 | 0 |
| KATARINA | 44,50 ± 2,12 | 89,00 % | 44,50 | 43 | 45,00 ± 1,41 | 90,00 % | 45,00 | 0 |
| KOLEDA | 47,00 ± 1,41 | 94,00 % | 47,00 | 46 | 47,00 ± 1,41 | 94,00 % | 47,00 | 0 |
| KRUNA | 14,50 ± 2,12 | 29,00 % | 14,50 | 13 | 37,00 ± 5,66 | 74,00 % | 37,00 | 0 |
| KUNA | 46,00 ± 1,41 | 92,00 % | 46,00 | 45 | 48,50 ± 0,71 | 97,00 % | 48,50 | 0 |
| LUCIJA | 45,00 ± 4,24 | 90,00 % | 45,00 | 42 | 46,50 ± 2,12 | 93,00 % | 46,50 | 0 |
| MARIJA | 48,00 ± 1,41 | 96,00 % | 48,00 | 47 | 48,00 ± 1,41 | 96,00 % | 48,00 | 0 |
| MARTA | 39,50 ± 4,95 | 79,00 % | 39,50 | 36 | 39,50 ± 4,95 | 79,00 % | 39,50 | 0 |
| MATEA | 45,00 ± 0,00 | 90,00 % | 45,00 | 45 | 46,50 ± 2,12 | 93,00 % | 46,50 | 0 |
| MIA | 44,00 ± 2,83 | 88,00 % | 44,00 | 42 | 45,50 ± 2,12 | 91,00 % | 45,50 | 0 |
| MIHELCA | 26,50 ± 14,85 | 53,00 % | 26,50 | 16 | 26,50 ± 14,85 | 53,00 % | 26,50 | 0 |
| MURA | 13,00 ± 7,07 | 26,00 % | 13,00 | 8 | 34,00 ± 8,49 | 68,00 % | 34,00 | 0 |
| NEVENA | 12,50 ± 0,71 | 25,00 % | 12,50 | 12 | 29,50 ± 4,95 | 59,00 % | 29,50 | 0 |
| NOVA ŽITARKA | 47,50 ± 0,71 | 95,00 % | 47,50 | 47 | 47,50 ± 0,71 | 95,00 % | 47,50 | 0 |
| PANONIJA | 37,00 ± 1,41 | 74,00 % | 37,00 | 36 | 41,00 ± 1,41 | 82,00 % | 41,00 | 0 |
| PIPI | 35,00 ± 2,83 | 70,00 % | 35,00 | 33 | 39,50 ± 3,54 | 79,00 % | 39,50 | 0 |
| PRIMA | 49,00 ± 1,41 | 98,00 % | 49,00 | 48 | 49,00 ± 1,41 | 98,00 % | 49,00 | 0 |
| RENATA | 12,50 ± 4,95 | 25,00 % | 12,50 | 9 | 23,50 ± 2,12 | 47,00 % | 23,50 | 0 |
| SANA | 39,50 ± 3,54 | 79,00 % | 39,50 | 37 | 41,50 ± 0,71 | 83,00 % | 41,50 | 0 |
| SEKA | 47,50 ± 0,71 | 95,00 % | 47,50 | 47 | 47,50 ± 0,71 | 95,00 % | 47,50 | 0 |
| SNAŠA | 44,00 ± 0,00 | 88,00 % | 44,00 | 44 | 44,00 ± 0,00 | 88,00 % | 44,00 | 44 |
| SRPANJKA | 30,50 ± 6,36 | 61,00 % | 30,50 | 26 | 36,50 ± 3,54 | 73,00 % | 36,50 | 0 |
| TALIA | 49,00 ± 0,00 | 98,00 % | 49,00 | 49 | 49,00 ± 0,00 | 98,00 % | 49,00 | 49 |
| TENA | 42,00 ± 5,66 | 84,00 % | 42,00 | 38 | 47,00 ± 1,41 | 94,00 % | 47,00 | 0 |
| TONKA | 36,50 ± 3,54 | 73,00 % | 36,50 | 34 | 41,50 ± 2,12 | 83,00 % | 41,50 | 0 |
| UNA | 33,50 ± 9,19 | 67,00 % | 33,50 | 27 | 36,00 ± 5,66 | 72,00 % | 36,00 | 0 |
| ZLATNA DOLINA | 40,50 ± 2,12 | 81,00 % | 40,50 | 39 | 41,00 ± 2,83 | 82,00 % | 41,00 | 0 |
| ŽITARKA | 15,50 ± 6,36 | 31,00 % | 15,50 | 11 | 30,00 ± 4,24 | 60,00 % | 30,00 | 0 |
| AS ± SD | 39,39 ± 11,16 | 78,78 % | | | 42,76 ± 6,81 | 85,52 % | | |

---Vrijednosti koje su za jednu standardnu devijaciju više od aritmetičke sredine

---Vrijednosti koje su za jednu standardnu devijaciju niže od aritmetičke sredine

Tablica 2. Dormantnost sjemena nakon žetve u drugoj godini istraživanja (Izvor: Orkić 2022)

| Kultivar | Energija klijanja | | | | Ukupna klijavost | | | |
|---------------|-------------------|---------|-------|-----|------------------|---------|-------|-----|
| | AS ± SD | EK % | Med | Mod | AS ± SD | KL % | Med | Mod |
| ADRIANA | 36,00 ± 2,83 | 72,00 % | 36,00 | 34 | 42,00 ± 2,83 | 84,00 % | 42,00 | 0 |
| AFZG KAJA | 3,50 ± 2,12 | 7,00 % | 3,50 | 2 | 26,50 ± 10,61 | 53,00 % | 26,50 | 0 |
| AFZG KARLA | 8,00 ± 1,41 | 16,00 % | 8,00 | 7 | 20,00 ± 0,00 | 40,00 % | 20,00 | 20 |
| ALKA | 7,00 ± 2,83 | 14,00 % | 7,00 | 5 | 34,00 ± 2,83 | 68,00 % | 34,00 | 0 |
| ANA | 42,00 ± 1,41 | 84,00 % | 42,00 | 41 | 46,00 ± 0,00 | 92,00 % | 46,00 | 46 |
| BANICA | 2,00 ± 1,41 | 4,00 % | 2,00 | 1 | 36,50 ± 0,71 | 73,00 % | 36,50 | 0 |
| BC ELVIRA | 33,50 ± 0,71 | 67,00 % | 33,50 | 33 | 35,00 ± 0,00 | 70,00 % | 35,00 | 35 |
| BC PATRIA | 30,50 ± 2,12 | 61,00 % | 30,50 | 29 | 35,00 ± 0,00 | 70,00 % | 35,00 | 35 |
| BELA | 17,00 ± 4,24 | 34,00 % | 17,00 | 14 | 40,00 ± 2,83 | 80,00 % | 40,00 | 0 |
| BIANCA | 7,50 ± 3,54 | 15,00 % | 7,50 | 5 | 26,50 ± 3,54 | 53,00 % | 26,50 | 0 |
| CERERA | 17,00 ± 8,49 | 34,00 % | 17,00 | 11 | 38,00 ± 11,31 | 76,00 % | 38,00 | 0 |
| DEA | 13,00 ± 2,83 | 26,00 % | 13,00 | 11 | 28,50 ± 2,12 | 57,00 % | 28,50 | 0 |
| DIVANA | 12,00 ± 4,24 | 24,00 % | 12,00 | 9 | 22,00 ± 2,83 | 44,00 % | 22,00 | 0 |
| DONNA | 31,00 ± 8,49 | 62,00 % | 31,00 | 25 | 42,50 ± 4,95 | 85,00 % | 42,50 | 0 |
| EMA | 27,00 ± 2,83 | 54,00 % | 27,00 | 25 | 43,50 ± 4,95 | 87,00 % | 43,50 | 0 |
| FELIX | 25,00 ± 7,07 | 50,00 % | 25,00 | 20 | 33,00 ± 0,00 | 66,00 % | 33,00 | 33 |
| FIESTA | 31,50 ± 2,12 | 63,00 % | 31,50 | 30 | 36,50 ± 4,95 | 73,00 % | 36,50 | 0 |
| GABI | 8,00 ± 0,00 | 16,00 % | 8,00 | 8 | 39,50 ± 3,54 | 79,00 % | 39,50 | 0 |
| HELIA | 17,50 ± 2,12 | 35,00 % | 17,50 | 16 | 39,50 ± 0,71 | 79,00 % | 39,50 | 0 |
| ILIRIJA | 12,00 ± 1,41 | 24,00 % | 12,00 | 11 | 21,00 ± 0,00 | 42,00 % | 21,00 | 21 |
| JASNA | 30,00 ± 5,66 | 60,00 % | 30,00 | 26 | 43,50 ± 3,54 | 87,00 % | 43,50 | 0 |
| KALISTA | 21,50 ± 2,12 | 43,00 % | 21,50 | 20 | 45,50 ± 4,95 | 91,00 % | 45,50 | 0 |
| KATA | 4,50 ± 0,71 | 9,00 % | 4,50 | 4 | 28,50 ± 3,54 | 57,00 % | 28,50 | 0 |
| KATARINA | 6,50 ± 4,95 | 13,00 % | 6,50 | 3 | 47,50 ± 0,71 | 95,00 % | 47,50 | 0 |
| KOLEDA | 16,00 ± 1,41 | 32,00 % | 16,00 | 15 | 33,00 ± 1,41 | 66,00 % | 33,00 | 0 |
| KRUNA | 6,50 ± 3,54 | 13,00 % | 6,50 | 4 | 39,00 ± 1,41 | 78,00 % | 39,00 | 0 |
| KUNA | 5,50 ± 0,71 | 11,00 % | 5,50 | 5 | 20,00 ± 0,00 | 40,00 % | 20,00 | 20 |
| LUCIJA | 13,00 ± 1,41 | 26,00 % | 13,00 | 12 | 21,00 ± 1,41 | 42,00 % | 21,00 | 0 |
| MARIJA | 27,00 ± 2,83 | 54,00 % | 27,00 | 25 | 35,50 ± 0,71 | 71,00 % | 35,50 | 0 |
| MARTA | 39,00 ± 4,24 | 78,00 % | 39,00 | 36 | 44,00 ± 4,24 | 88,00 % | 44,00 | 0 |
| MATEA | 12,00 ± 0,00 | 24,00 % | 12,00 | 12 | 37,50 ± 2,12 | 75,00 % | 37,50 | 0 |
| MIA | 15,00 ± 4,24 | 30,00 % | 15,00 | 12 | 30,750 ± 2,12 | 61,00 % | 30,50 | 0 |
| MIHELCA | 26,00 ± 1,41 | 52,00 % | 26,00 | 25 | 36,50 ± 3,54 | 73,00 % | 36,50 | 0 |
| MURA | 7,50 ± 0,71 | 15,00 % | 7,50 | 7 | 35,00 ± 1,41 | 70,00 % | 35,00 | 0 |
| NEVENA | 1,50 ± 0,71 | 3,00 % | 1,50 | 1 | 40,50 ± 7,78 | 81,00 % | 40,50 | 0 |
| NOVA ŽITARKA | 6,00 ± 0,00 | 12,00 % | 6,00 | 6 | 29,00 ± 4,24 | 58,00 % | 29,00 | 0 |
| PANONIJA | 23,50 ± 3,54 | 47,00 % | 23,50 | 21 | 45,00 ± 0,00 | 90,00 % | 45,00 | 45 |
| PIPI | 8,50 ± 6,36 | 17,00 % | 8,50 | 4 | 31,50 ± 12,02 | 63,00 % | 31,50 | 0 |
| PRIMA | 19,00 ± 4,24 | 38,00 % | 19,00 | 16 | 43,00 ± 4,24 | 86,00 % | 43,00 | 0 |
| RENATA | 17,00 ± 7,07 | 34,00 % | 17,00 | 12 | 35,50 ± 7,78 | 71,00 % | 35,50 | 0 |
| SANA | 37,00 ± 4,24 | 74,00 % | 37,00 | 34 | 46,00 ± 4,24 | 92,00 % | 46,00 | 0 |
| SEKA | 24,00 ± 4,24 | 48,00 % | 24,00 | 21 | 26,50 ± 2,12 | 53,00 % | 26,50 | 0 |
| SNAŠA | 14,50 ± 0,71 | 29,00 % | 14,50 | 14 | 39,00 ± 1,41 | 78,00 % | 39,00 | 0 |
| SRPANJKA | 15,00 ± 1,41 | 30,00 % | 15,00 | 14 | 27,50 ± 3,54 | 55,00 % | 27,50 | 0 |
| TALIA | 6,50 ± 3,54 | 13,00 % | 6,50 | 4 | 43,50 ± 0,71 | 87,00 % | 43,50 | 0 |
| TENA | 21,50 ± 6,36 | 43,00 % | 21,50 | 17 | 43,00 ± 4,24 | 86,00 % | 43,00 | 0 |
| TONKA | 29,00 ± 5,66 | 58,00 % | 29,00 | 25 | 33,00 ± 1,41 | 66,00 % | 33,00 | 0 |
| UNA | 4,50 ± 2,12 | 9,00 % | 4,50 | 3 | 26,50 ± 0,71 | 53,00 % | 26,50 | 0 |
| ZLATNA DOLINA | 27,50 ± 7,78 | 55,00 % | 27,50 | 22 | 45,50 ± 0,71 | 91,00 % | 45,50 | 0 |
| ŽITARKA | 8,00 ± 2,83 | 16,00 % | 8,00 | 6 | 28,50 ± 2,12 | 57,00 % | 28,50 | 0 |
| AS ± SD | 17,48 ± 10,96 | 34,96 % | | | 35,32 ± 7,77 | 70,64 % | | |

--- Vrijednosti koje su za jednu standardnu devijaciju više od aritmetičke sredine

--- Vrijednosti koje su za jednu standardnu devijaciju niže od aritmetičke sredine

5. PHS sjemena pšenice

Pšenica, jedna od najvažnijih ekonomskih žitarica na svijetu, suočava se s raznim biotičkim i abiotičkim čimbenicima koji značajno utječu na njezinu proizvodnju. Među tim faktorima, pojava vlažnih uvjeta prije žetve posebno se ističe, budući da može rezultirati PHS sjemena. Ovaj proces PHS-a odnosi se na situaciju kada sjeme počne klijati na matičnoj biljci (slika 8) prije žetve usjeva (Gao i Ayele 2014).



Slika 8. PHS (Izvor: www.canr.msu.edu)

Dolazak klimatskih promjena i rast svjetske populacije predstavljaju izuzetno ozbiljne izazove za globalnu proizvodnju hrane. U takvom kontekstu, uzgajivači se suočavaju s potrebom da razvijaju nove sorte koje će donijeti visoke prinose i istovremeno biti otporne na različite abiotičke i biotske stresne uvjete, kako bi se odgovorilo na nepredvidive klimatske fluktuacije i ispunila očekivanja za buduću proizvodnju pšenice, koja bi do 2050. trebala doseći 140 milijuna tona. U posljednjim godinama, glavna područja svijeta na kojima se uzgaja pšenica suočila su se s ekstremnim i nepredvidljivim vremenskim uvjetima uzrokovanim klimatskim promjenama. Kao jedan od najvažnijih abiotičkih čimbenika koji ograničavaju produktivnost pšenice ističe se pojava PHS-a. Za suočavanje s ovim izazovima, ključno je razumijevanje i primjena genetske selekcije te razvoj sorti koje su otpornije na PHS, a istovremeno visokoprinosne. Klimatske promjene često dovode do ekstremnih vremenskih uvjeta koji izazivaju ovu pojavu (Wang i sur. 2019). Stoga, daljnja istraživanja i inovacije u uzgoju pšenice su neophodni kako bi se osigurala

održiva proizvodnja hrane za rastuću svjetsku populaciju. Sve više se prepoznaje važnost razvijanja sorti pšenice koje će moći preživjeti i donijeti dobre prinose u nepredvidivim uvjetima koji proizlaze iz klimatskih promjena.

PHS predstavlja jedan od najvažnijih poremećaja koji utječu na kvalitetu prinosa žitarica, uključujući pšenicu. Kada sjeme proklija na samoj biljci, dovodi do smanjenja prinosa i što je još važnije, smanjenja kvalitete žitarica. Sjeme koje proklija na polju često je osjetljivo na bolesti i štetočine, što dodatno pogoršava situaciju. Razumijevanje mehanizama koji reguliraju dormantnost i klijavost sjemena ključno je za suočavanje s problemom PHS-a. Dormantnost sjemena, tj. njegova nespremnost za klijanje u određenim uvjetima, kontrolirana je različitim čimbenicima, uključujući fitohormone poput abscisinske kiseline (ABA) i giberelina (GA), te uvjete temperature i vlage tijekom razvoja sjemena do trenutka žetve (Nukasani i sur. 2013). Ovi faktori imaju ključnu ulogu u određivanju hoće li sjeme ostati dormantno ili će početi klijeti.

Također, važno je napomenuti da PHS nije samo genetska karakteristika sjemena, već i kompleksna interakcija između genotipova, okoline i različitih okolišnih faktora (Vetch i sur. 2018). To znači da će isti genotip sjemena pokazivati različitu sklonost PHS-u ovisno o uvjetima rasta i uvjetima prije žetve.

Jedan od ključnih faktora u prevenciji PHS-a je pravovremeno planirana žetva. Kada se usjev žanje što bliže svojoj fiziološkoj zrelosti, smanjuje se vjerojatnost da će sjeme biti izloženo vlažnim uvjetima koji potiču klijanje. Osim smanjenja rizika od PHS, ovo također pridonosi boljoj kvaliteti žitarica jer se žetva provodi u optimalnom trenutku (Farrer i sur. 2006). U konačnici, borba protiv PHS-a zahtijeva razumijevanje složenih mehanizama koji kontroliraju klijavost sjemena, primjenu odgovarajućih agrotehničkih mjera poput pravilne žetve i selekcije genotipova koji su manje osjetljivi na ovaj poremećaj. Ovo je ključno za osiguranje stabilnih i visokokvalitetnih prinosa pšenice i drugih žitarica širom svijeta.

5.1. Kako se mjeri šteta nastala od PHS-a?

Prema Thomason i sur. (2019) test "padajućeg broja" koristi se za mjerenje aktivnosti alfa-amilaze u uzorku žitarica. Alfa-amilaza je enzim koji razgrađuje škrob unutar klijanaca sjemena. Ova razgradnja škroba je poželjna ako je sjeme posijano i treba razviti klicu. Međutim, aktivnost alfa-amilaze u slučaju PHS-a, gdje ne želimo da sjemenke prokljaju, može značajno smanjiti kvalitetu brašna. Proces mjerenja padajućeg broja uključuje stvaranje suspenzije brašna i vode u epruveti te mjerenje vremena koje je potrebno da se klas spusti kroz tu suspenziju. Zdravo sjeme proizvest će gustu suspenziju (i viši padajući broj), dok će sjeme oštećeno klijanjem rezultirati

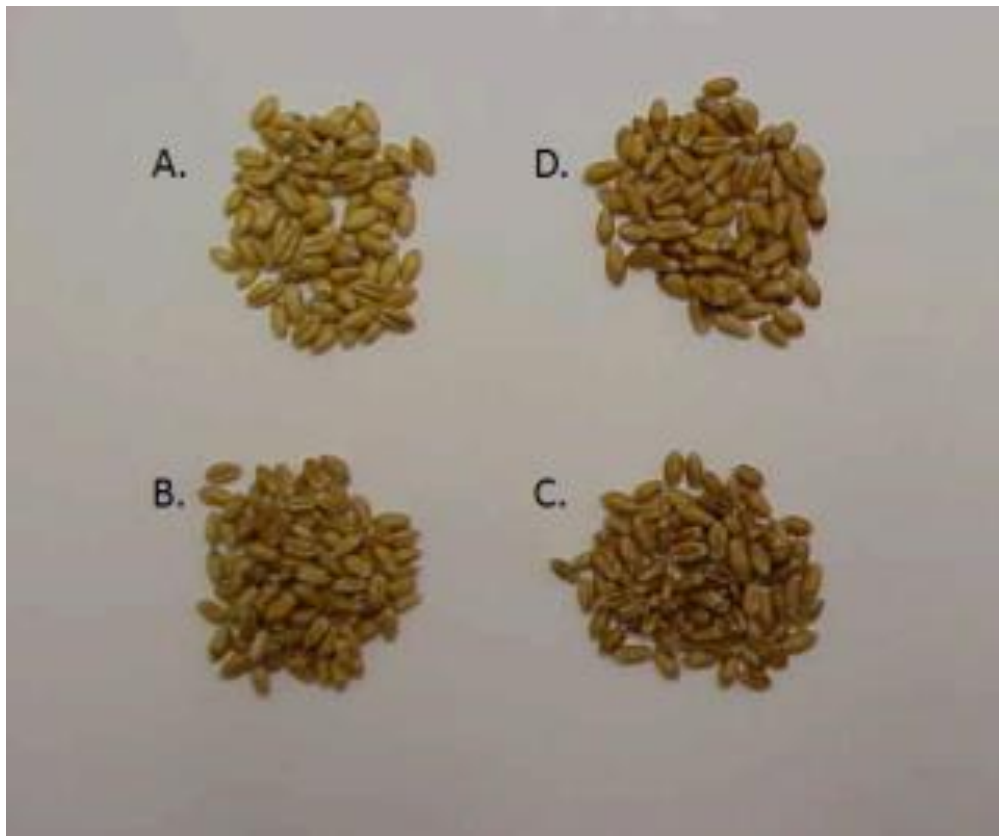
manje gustom ili manje viskoznom smjesom zbog aktivnosti alfa-amilaze koja razgrađuje škrob. Što brže klas padne na dno epruvete, to će viskoznost smjese biti niža i padajući broj manji.

Niže vrijednosti padajućeg broja obično ukazuju na veću aktivnost alfa-amilaze. Općenito, padajući brojevi manji od 250 do 300 sekundi upućuju na lošu kvalitetu brašna za proces mljevenja i pečenja. Brašno dobiveno iz pšenice koja je oštećena PHS, može negativno utjecati na svojstvo tijesta, čvrstoću kore, lakoću rezanja i volumen kruha. Pšenica koja ne zadovoljava minimalne standarde za padajući broj obično se prodaje na tržištu stočne hrane. Budući da pšenica visoke kvalitete za brašno obično postiže bolju cijenu u odnosu na pšenicu namijenjenu stočnoj hrani, niski padajući brojevi predstavljaju financijski gubitak za proizvođača.

5.2. Odnos PHS-a i boje sjemena pšenice

Sorte pšenice s bijelom bojom sjemena obično su osjetljivije na PHS u odnosu na sorte s crvenom bojom sjemena. Crvena i bijela boja odnose se na boju perikarpa sjemena (slika 9), koja je kontrolirana s tri neovisna gena. Istraživanja podržavaju zaključak da su geni koji kontroliraju PHS povezani s genima za boju sjemena ili su blizu njih na istom kromosomu. Dakle, kada uzgajivači biraju pšenicu s bijelom bojom sjemena, neizravno biraju i smanjenje urođene dormantnosti. Sva tri odvojena gena za boju ljuske sjemena moraju biti homozigotna za bijelu boju kako bi se proizvela pšenica s bijelom bojom sjemena. Crvena boja dominira nad bijelom, pa jedan crveni gen rezultira prisutnošću crvene boje. Stupanj crvene boje je aditivan, što znači da pšenične linije s tri crvena gena proizvode najtamniju crvenu boju sjemena.

Važno je napomenuti da postoji neka varijacija među linijama koje imaju isti broj crvenih gena zbog različitih oblika tih gena. Također, postoje i geni koji kontroliraju dormantnost, a ne ovise o genima za boju sjemena. Ovi genetski čimbenici zajedno s okolišnim uvjetima igraju ključnu ulogu u određivanju osjetljivosti pšenice na PHS. Razumijevanje ovih genetskih i okolišnih čimbenika pomaže uzgajivačima u razvoju sorti pšenice koje su otpornije na PHS i osigurava stabilniju proizvodnju pšenice (Thomason i sur. 2019).



Slika 9. Različite varijacije boje sjemena pšenice ozime sorte Virginia A. **A.** bijela boja sjemena pšenice, **B.** svjetlo crvena boja sjemena pšenice, **C.** srednje crvena boja sjemena pšenice, **D.** tamno crvena boja sjemena pšenice (Izvor: Thomason i sur. 2019).

Prema istraživanju Groos i sur. (2002.), veza između PHS-a i boje sjemena pšenice može se objasniti plejotropnim učinkom gena koji kontroliraju pigmentaciju sjemena (R). Općenito, crvena boja sjemena pšenice, koja je kontrolirana genima za crvenu boju (R), prihvaćena je kao marker za otpornost na PHS. U njihovom istraživanju analizirane su 194 rekombinantneinbred linije koje su rezultat križanja dvaju kultivara, Renan i Récital, kako bi se utvrdili lokusi kvantitativnih svojstava (QTL - QuantitativeTraitLoci) povezani s otpornošću na PHS i bojom sjemena.

Kultivar Renan, koji ima crvenu boju sjemena, pokazao se otpornim na PHS, dok je kultivar Récital, s bijelim sjemenom, izrazito podložan PHS-u. Nakon dvije godine istraživanja, identificirana su četiri QTL-a povezana s PHS i bojom sjemena. Tri od tih četiri QTL-a locirana su na dužim krakovima kromosoma 3A, 3B i 3D, blizu lokusa gdje su ranije pronađeni geni R i taVp1. Otpornost na PHS pripisuje se alelima naslijeđenim od kultivara Renan za ova tri QTL-a. Četvrti QTL za PHS i boju sjemena lociran je na kraćem kraku kromosoma 5A i pripisuje se alelu koji potječe od kultivara Récital.

Napredak u razvoju visokopropusnih molekularnih markera omogućio je identifikaciju lokusa povezanih s otpornošću na PHS na kromosomu 3B heksaploidne pšenice (Cabral i sur. 2014). Povezanost između PHS i boje sjemena može se objasniti uskom genetskom vezom između gena za boju sjemena i otpornosti na PHS ili putem pleotropnih učinaka gena za boju sjemena (Flintham, 2000; Lin i sur. 2016).

Boja sjemena povezana je sa dormantnošću i PSH-m. Kontrolira ga R-1 gen koji se nalazi na 3A, 3B i 3D kromosomu (Metzger i Silbaugh, 1970). Thomas i Ougham (2014) navode da enzimi kao što su DFR (dihydroflavonol-4-reductase), CHI (chalconeflavanoneisomerase), F3H (flavanone 3-hydroxylase), and CHS (chalconesynthase) dolaze do izražaja pretežito u sjemenu crvene boje.

5.3. Utjecaj biljni hormona i aktivnost alfa amilaze na PHS

Enzim α -amilaza je prisutan u širokom spektru biljaka te igra ključnu ulogu u mnogim fiziološkim procesima. Ovaj enzim sposoban je hidrolizirati α -1,4-glikozidne veze u molekulama šećera. Ekspresija α -amilaze u biljkama povezana je s njihovim metaboličkim procesima i može značajno utjecati na brojne aspekte biljnog razvoja. Na primjer, istraživanja su pokazala da ekspresija α -amilaze može utjecati na brzinu klijanja sjemena, toleranciju biljaka na niske temperature te na ukupan prinos sjemena (Autio i sur. 2001).

Važno je napomenuti da regulacija ekspresije α -amilaze u biljkama strogo ovisi o prisutnosti fitohormona kao što su ABA (abscisinska kiselina) i giberelin. Ovi fitohormoni igraju ključnu ulogu u kontroliranju kada i kako će se α -amilaza izražavati u biljkama, što ima dubok utjecaj na njihovu fiziologiju i razvoj.

Tijekom razvoja sjemena, fitohormon ABA inhibira ekspresijuamilaze. U pšenici su identificirane četiri izoenzimska oblika α -amilaze koje utječu na otpornost na PHS. Te četiri izoenzimanazivamo: malt- α -amilaza (α -amilaza-1), koja se nalazi na homolognim kromosomima 6; green- α -amilaza (α -amilaza-2), koja se nalazi na homolognim kromosomima 7; α -amilaza-3, koja se nalazi na kromosomu 5; i α -amilaza-4, koja ima dva člana na homolognim kromosomima 2 i 3 (Zhang i sur. 2017).

Geni za α -amilazu-1 i α -amilazu-2 prisutni su u genomu B. Također, GA3 uključena je u regulaciju razine ekspresije α -amilaze-1 i α -amilaze-2 (Marchylo i sur. 1983).

Ovi podaci pružaju dublje razumijevanje kako ABA i GA3 utječu na izražavanje različitih oblika α -amilaze tijekom razvoja sjemena pšenice, što ima značajan utjecaj na procese kao što je PHS.

Hormoni kao što su ABA i GA, imaju značajnu ulogu u regulaciji dormantnosti i procesa klijanja u pšenici. ABA potiče pojavu dormantnosti, dok GA potiče klijanje sjemena (Kucera i sur. 2005). Postoji niz istraživanja koja se bave mehanizmima regulacije drugih hormona, kao što su etilen, brasinosteroidii auksin koji kontroliraju dormantnost, procesa klijanja i PHS (Kim i sur. 2014; Ju i sur. 2019).

5.4. QTL identificirani specifično za PHS

Genetika rezistencije PHS kontrolirana je i epistatskim i aditivnim efektima koji su pak uvjetovani i okolišnim čimbenicima. Interakcija između epistatskog lokusa kvantitativne osobine (EQTL) i utjecaja okolišnih čimbenika na PHS proučavana je kako bi se što bolje razumjela kompleksna genetička struktura kvantitativnog lokusa za osobine (QTL) pšenice (Kulwal i sur. 2004, Imtiaz i sur. 2010). Velika skupina autora (Munkvold i sur. 2009, Mares i Mrva, 2014, Ogbonnaya i sur. 2008, Xiao-bo i sur. 2008, Fofana i sur. 2009, Mohan i sur. 2009, Lohwasser i sur. 2005, Chao i sur. 2010, Lin i sur. 2015, Ali i sur. 2019) navodi da je PHS kod pšenice kontrolirana zajedničkim kvantitativnim lokusima koji se nalaze na čak 21 kromosomu (1A, 1B, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 3D, 4A, 4B, 5B, 5D, 6A, 6B, 6D, 7A, 7B i 7D)(tablica 3).

Tablica 3. QTL za PHS i povezana svojstva kod pšenice (Izvor: Ali i sur, 2019)

| Trait | QTL | Chromosome | Nearest Marker | QTL name | Material |
|------------|-----|------------|--------------------------|------------------------|-----------------------------------|
| PHS and GC | 5 | 3AL | Xffb293 | - | RILs |
| | | 3BL | Xgwm403, Xbcd131 | | |
| | | 3DL | Xgwm3 | | |
| | | 5AS | Xbcd1871 | | |
| PHS and GC | 3 | 1BS | Xpsp3000 | - | RILs |
| | | 4BL | Xpsp3030-Xpsp3078 | | |
| | | 7AS | Xpsp3050 | | |
| PHS and SD | 3 | 3A | Xpsr394-Xgwm5 | <i>taVp1</i> | RILs |
| | | 3A | Xcdo345 | <i>QPhs.ocs-3A.1</i> | |
| | | 3A | Xcdo345-Xbcd141 | <i>QPhs.ocs-3A.2</i> | |
| PHS and SD | 2 | 4AL | Xksuf8a-Xbcd402b | - | RILs |
| | | 3AL | Xpsr903b-XATPased | | |
| PHS | 1 | 3AL | Xwmc153-Xgwm155 | <i>QPhs.ccsu3A.1</i> | RILs |
| SD | 1 | 4A | Xgwm397-Xgwm269-Xbarc170 | - | DHLs |
| PHS and SD | 1 | 3AL | Xbarc310-Xbcd907 | <i>QPhs.ocs-3A.1</i> | RILs |
| PHS and SD | 1 | 3AS | Xbarc310 | <i>QPhs-3AS</i> | RILs |
| | | 3AS | Xbarc321 | <i>QPhs.pseru-3AS</i> | |
| PHS | 3 | 2B | Xdup398-Xbarc54 | <i>QPhs.pseru-2B.1</i> | RILs |
| | | 2B | Xbarc105-Xbarc334 | <i>QPhs.pseru-2B.2</i> | |
| PHS | 1 | 2DS | Xgwm261-Xgwm484 | <i>Qphs.sau-2D</i> | F ₂ and F ₆ |
| PHS | 4 | 2B | Xbarc55-Xwmc474 | <i>QPhs.cnl-2B.1</i> | DHLs |
| | | 2D | Xwmc111-WxPt-999 | <i>QPhs.cnl-2D.1</i> | |
| | | 3D | 7Xbarc1161 | <i>QPhs.cnl-3D.1</i> | |
| | | 6D | Xcfd37-Xbarc196 | <i>QPhs.cnl-6D.1</i> | |
| PHS | 3 | 2AL | Xgwm1045-Xgwm296 | <i>QPhs.ccsu-2A.5</i> | RILs |
| | | 3AL | Xgwm153-Xgwm155 | <i>QPhs.ccsu-3A.1</i> | |
| | | 3BL | Xgwm1005-Xgwm980 | <i>QPhs.ccsu-3B.6</i> | |
| PHS and GC | 5 | 3B | Xbarc77-Xwmc30 | <i>QGi.crc-3B</i> | DHLs |
| | | 3D | 7Xwmc552-Xwmc533 | <i>QGi.crc-3D</i> | |
| | | 3A | Xcfa2193-Xwmc594 | <i>QSi.crc-3A</i> | |
| | | 5D | Xgwm469-Xcfd10 | <i>QSi.crc-5D</i> | |
| | | 3D | Xwmc11-Xcfd223 | <i>QCL.crc-3D</i> | |

Tablica 3. nastavak

| Trait | QTL | Chromosome | Nearest Marker | QTL name | Material |
|------------|-----|-------------|------------------------------------|------------------------|--------------------------------------|
| PHS and SD | 1 | 3BL | Xwmc527-Xgwm77 | - | DHLs |
| PHS | 1 | 5D | XCFD40-XBARC1097 | <i>qPhs5D.1</i> | DHLs |
| PHS and SD | 5 | 2A | 521-2A | - | Single chromosome substitution lines |
| | | 2B | 521-2B | | |
| | | 3A | 521-3A | | |
| | | 4A | 521-4A | | |
| | | 7B | 521-7B | | |
| PHS | 3 | 1A | Xwmc611-Xwmc333 | <i>QPhsd.spa.-1A.1</i> | RILs |
| | | 2A | Xgwm515-Xgwm425 | <i>QPhsd.spa.-2A.1</i> | |
| | | 7B | Xgwm297-Xwmc532 | <i>QPhsd.spa.-7B.1</i> | |
| PHS | 4 | 3B | 19 SNPs flanking the QTL | <i>QSi.crc-3B</i> | DHLs |
| | | 4A | 12 SNPs flanking the QTL | <i>QGi.crc-4A</i> | |
| | | 7B | 10 SNPs flanking the QTL | <i>QSi.crc-7B</i> | |
| | | 7D | 04 SNPs flanking the QTL | <i>QFn.crc-7D</i> | |
| PHS | 5 | 1A | wPt-6274 | <i>QPhs.spa-1A</i> | DHLs |
| | | 1B | Xwmc191 | <i>QPhs.spa-1B</i> | |
| | | 5B | wPt-6910-wPt-7400 | <i>QPhs.spa-5B</i> | |
| | | 7A | Xcfa2174 | <i>QPhs.spa-7A</i> | |
| | | 7B | Xwmc606 | <i>QPhs.spa-7B</i> | |
| PHS and SD | 1 | 2B | Xwmc477-Xbarc55 | <i>Sdr2B</i> | RILs |
| PHS and SD | 1 | 4A | wsnp_Ex_c66324_64493429 - CD920298 | <i>4A-1</i> | RILs |
| PHS and SD | 4 | 4A | GBS212432-GBS10994 | <i>Qphs.pseru-4A.1</i> | RILs |
| | | 4B | 7Xbarc20-Xwmc238 | <i>Qphs.pseru-4B.1</i> | |
| | | 5A | TTM_199619-TTM_1259 | <i>Qphs.pseru-5A.1</i> | |
| | | 5B | 7Xbarc346-2-TTM_62137_50 | <i>Qphs.pseru-5B.1</i> | |
| PHS and GC | 6 | 3AL | Xwmc559-1 | - | RILs |
| | | 3AL | Tamyb10-A1-66 | | |
| | | 3AL | Tamyb10-A1-74 | | |
| | | 3DL | BS00067163_51 | | |
| | | 3DL | Tamyb10-D1-93 | | |
| | | 1A/1D/3A/5B | Xbarc148 | | |

Tablica 3. nastavak

| Trait | QTL | Chromosome | Nearest Marker | QTL name | Material |
|------------|-----|------------|-----------------------|----------------|--|
| PHS | 6 | 3A | TaMFT | <i>QDor-3A</i> | RILs |
| | | 4A | cfa2256 | <i>QDor-4A</i> | |
| | | 1B | Xbarc181 | <i>QDor-1B</i> | |
| | | 7B | UCW99 | <i>QHT-7B</i> | |
| | | 4A | cfa2256 | <i>QAwn-4A</i> | |
| | | 6B | Xwmc397 | <i>QAwn-6B</i> | |
| PHS and SD | 1 | 2A | Xgwm95-Xgwm372 | <i>Sdr2A</i> | RILs |
| PHS and SD | 3 | 2D | Xwmc503 | <i>QDor-2D</i> | Back crosspopulation 86 Chinese germplasm 717 Chinese wheat landraces |
| | | 3D | Xcfd22 | <i>QDor-3D</i> | |
| | | 3D | Vp1-4 | <i>TaVp1</i> | |
| | | 1B | tPt-7980 | - | |
| | | 1B | wPt-645 | - | |
| PHS | 2 | | | | |
| PHS | 3 | 1B | wPt-645 | | |
| | | 3A | 7AX-111578083 | <i>QTL1</i> | |
| | | 3D | 3 DArT-seq and 5 SNPs | <i>QTL2</i> | |
| | | 5D | AX-109028892 | <i>QTL3</i> | |
| PHS | 5 | 1A | wPt-6654-wPt-7030 | - | RIL |
| | | 4D | wPt-0710-Rht-D1 | | |
| | | 5A | gwm186-P7560-439 | | |
| | | 5D | P7551-267-wmc574 | | |
| | | 7B | P7455-236-P7553-711 | | |

6. Zaključak

U kontekstu suočavanja s globalnim izazovima klimatskih promjena i rastom svjetske populacije, koji postavljaju ozbiljne prijetnje globalnoj proizvodnji hrane, posebno proizvodnji pšenice, izazovima se mora pristupiti s ozbiljnošću i inovacijom. Autori istraživanja ističu važnost razvoja novih sorti pšenice koje će biti sposobne donositi visoke prinose i istovremeno biti otporne na različite stresne uvjete, kako bi se osigurala održiva i stabilna proizvodnja hrane za sve. Očekuje se da će do 2050. godine globalna proizvodnja pšenice morati dosegnuti 140 milijuna tona kako bi se zadovoljile potrebe rastuće svjetske populacije.

Dormantnost sjemena, prirodno svojstvo koje utječe na klijanje sjemena, predstavlja ključni faktor u procesu uzgoja pšenice i prilagodbe na nepredvidive klimatske fluktuacije. Autori istraživanja ukazuju na kompleksnost ovog procesa, koji je djelomično genetski determiniran, ali također podložan utjecaju okoline, posebno putem biljnih hormona poput abscisinske kiseline i giberelina. Razumijevanje ovih mehanizama ključno je za razvoj sorti koje će biti otporne na ekstremne uvjete i stres te će omogućiti stabilne prinose pšenice.

U tekstu se također ističe važnost prekida dormantnosti sjemena, s obzirom na različite metode kao što su kontrolirana temperatura, uklanjanje sjemenjače, primjena giberelinske kiseline (GA3), ispiranje inhibitora vodom, svjetlosni tretmani, kemijski agensi, suho čuvanje, hlađenje te primjena kalijevog nitrata. Ove tehnike igraju ključnu ulogu u kontroliranju procesa klijanja i pružaju uzgajivačima alate za optimizaciju prinosa pšenice.

Nadalje, PHS može dovesti do smanjenja prinosa, smanjenja kvalitete žitarica i povećane osjetljivosti na bolesti i štetočine. Raspored kvantitativnih lokusa na 21 kromosomu koji reguliraju PHS kod pšenice naglašava složenost ovog problema i potrebu za dubljim istraživanjima kako bi se razvile sorte pšenice koje su otporne na PHS.

U zaključku, suočavanje s izazovima klimatskih promjena i rasta svjetske populacije zahtijeva multidisciplinarni pristup uključujući genetiku, agronomiju, i biotehnologiju kako bi se razvile nove sorte pšenice koje će biti prilagođene zahtjevima buduće proizvodnje hrane. Razumijevanje i kontroliranje dormantnosti sjemena te rješavanje problema PHS-a su ključni koraci prema ostvarenju ovih ciljeva. Uz suradnju između znanstvenika, uzgajivača i relevantnih institucija, možemo se nadati stvaranju održive i otporne proizvodnje pšenice koja će zadovoljiti potrebe svijeta u budućnosti.

7. Literatura

1. Ali, A., Cao, J., Jiang, H., Chang, C., Zhang, H. P., Sheikh, S. W., Ma, C. 2019. Unraveling molecular and genetic studies of wheat (*Triticum aestivum* L.) resistance against factors causing pre-harvest sprouting. *Agronomy*, 9(3), 117.
2. Autio K, T Simoinen, T Suortti, M SalmenkallioMarttila, K Lassila and A Wilhelmson. 2001. Structural and Enzymic Changes in Germinated Barley and Rye. *Journal of the Institute of Brewing*. 107: 19–25.
3. Barrero, J. M., Porfirio, L., Hughes, T., Chen, J., Dillon, S., Gubler, F., Ral, J. P. F. 2020. Evaluation of the impact of heat on wheat dormancy, late maturity α -amylase and grain size under controlled conditions in diverse germplasm. *Scientific Reports*, 10(1), 1-11.
4. Baskin, C. C., Baskin, J. M. 2003. When breaking seed dormancy is a problem: try a move-along experiment. *Native Plants Journal*, 4(1), 17-21.
5. Benech-Arnold, R. L., Rodriguez, M. V., Batlla, D., Meyers, R. 2013. Seed dormancy and agriculture, physiology. *Sustainable Food Production*, 1425–1435.
6. Bewley, J. D., Black, M. 1994. *Seeds: physiology of development and germination*. Springer Science and Business Media.
7. Brouwer, W. 1972. *Hanbuch des speziellen Pflanzenbau*. Parei-Verlag, Berlin-Ham burg, 4-185.
8. Bukovčan, M. 2017. *Metode određivanja duljine trajanja dormantnosti sjemenskih žitarica u BC Institutu d.o.o. Zagreb*.
9. Cabral, A. L., Jordan, M. C., McCartney, C. A., You, F. M., Humphreys, D. G., MacLachlan, R.,Pozniak, C. J. 2014. Identification of candidate genes, regions and markers for pre-harvest sprouting resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC plant biology*, 14(1), 1–12.
10. Chao, S., Xu, S. S., Elias, E. M., Faris, J. D., Sorrells, M. E. 2010. Identification of chromosome locations of genes affecting preharvest sprouting and seed dormancy using chromosome substitution lines in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *Crop science*, 50(4), 1180-1187.
11. Clerkx, E. J., Vries, H. B. D., Ruys, G. J., Groot, S. P., Koornneef, M. 2003. Characterization of green seed, an enhancer of *abi3-1* in *Arabidopsis* that affects seed longevity. *Plant physiology*, 132(2), 1077-1084.
12. Ersin, C. A. N., ÇELİKTAŞ, N., Hatipoğlu, R., Süleyman, A. V. C. I. 2009. Breaking seed dormancy of some annual *Medicago* and *Trifolium* species by different treatments. *Turkish Journal of Field Crops*, 14(2), 72-78.

13. Farrer, D., Weisz, R., Heiniger, R., Murphy, J. P., Pate, M. H. 2006. Delayed harvest effect on soft red winter wheat in the southeastern USA. *Agronomy Journal*, 98(3), 588–595.
14. Finch-Savage, W. E., Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New phytologist*, 171(3), 501-523.
15. Flintham, J. E. 2000. Different genetic components control coat-imposed and embryo-imposed dormancy in wheat. *Seed Science Research*, 10(1), 43–50.
16. Fofana, B., Humphreys, D. G., Rasul, G., Cloutier, S., Brûlé-Babel, A., Woods, S., Somers, D. J. 2009. Mapping quantitative trait loci controlling pre-harvest sprouting resistance in a red × white seeded spring wheat cross. *Euphytica*, 165, 509-521.
17. Gao, F., Ayele, B. T. 2014. Functional genomics of seed dormancy in wheat: advances and prospects. *Frontiers in Plant Science*, 5, 458.
18. Groos, C., Gay, G., Perretant, M. R., Gervais, L., Bernard, M., Dedryver, F., Charmet, G. 2002. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white × red grain bread-wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 104(1), 39–47.
19. Guberac, V. 2000. Sjemenarstvo ratarskih kultura, 8-9.
20. Imtiaz, M., Ogonnaya, F. C., Oman, J., van Ginkel, M. 2008. Characterization of quantitative trait loci controlling genetic variation for preharvest sprouting in synthetic backcross-derived wheat lines. *Genetics*, 178(3), 1725-1736.
21. Ju, L., Jing, Y., Shi, P., Liu, J., Chen, J., Yan, J., Sun, J. 2019. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI 5 in bread wheat and Arabidopsis. *New Phytologist*, 223(1), 246-260.
22. Kim, K. H., Shin, S. H., Park, S., Park, J. C., Kang, C. S., Park, C. S. 2014. Relationship between pre-harvest sprouting and functional markers associated with grain weight, TaSUS2-2B, TaGW2-6A, and TaCWI-A1, in Korean wheat cultivars. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 46(2).
23. Kovačević, V., Rastija, M. 2014. Žitarice. Interna skripta, Poljoprivredni fakultet Osijek.
24. Kulwal, P., Ishikawa, G., Benscher, D., Feng, Z., Yu, L. X., Jadhav, A., Sorrells, M. E. 2012. Association mapping for pre-harvest sprouting resistance in white winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 125, 793-805.
25. Lin, M., Cai, S., Wang, S., Liu, S., Zhang, G., Bai, G. 2015. Genotyping-by-sequencing (GBS) identified SNP tightly linked to QTL for pre-harvest sprouting resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 128, 1385-1395.

26. Liu, A., Gao, F., Kanno, Y., Jordan, M. C., Kamiya, Y., Seo, M., Ayele, B. T. 2013. Regulation of wheat seed dormancy by after-ripening is mediated by specific transcriptional switches that induce changes in seed hormone metabolism and signaling. *PLOS One*, 8(2).
27. Lohwasser, U., Röder, M. S., Börner, A. 2005. QTL mapping of the domestication traits pre-harvest sprouting and dormancy in wheat (*Triticum aestivum L.*). *Euphytica*, 143, 247-249.
28. Mađarić, Z. 1985. *Suvremena proizvodnja pšenice*, Knjiga, Osijek.
29. Majd, R., Aghaie, P., Monfared, E. K., Alebrahim, M. T. 2013. Evaluating of some treatments on breaking seed dormancy in Mesquite. *International Journal of Agronomy and Plant Production*, 4(7), 1433-1439.
30. Marchylo BA, JE Kruger, AW Macgregor. 1983. Production of multiple forms of α -amylase in germinated, incubated, whole, de-embryonated wheat kernels. *Cereal Chemistry* 61: 305–310.
31. Mares, D. J., Mrva, K. 2014. Wheat grain preharvest sprouting and late maturity alpha-amylase. *Planta*, 240, 1167-1178.
32. Metzger RJ and BA Silbaugh. 1970. Location of genes for seed coat color in hexaploid wheat (*Triticum aestivum L.*). *Crop Science* 10: 495–496.
33. Milošević, M., Kobiljski B. 2011. *Semenarstvo II*. Novi Sad: Institut za ratarstvo i povrtarstvo, 22-23.
34. Mohan, A., Kulwal, P., Singh, R., Kumar, V., Mir, R. R., Kumar, J., Gupta, P. K. 2009. Genome-wide QTL analysis for pre-harvest sprouting tolerance in bread wheat. *Euphytica*, 168, 319-329.
35. Munkvold, J. D., Tanaka, J., Benscher, D., Sorrells, M. E. 2009. Mapping quantitative trait loci for preharvest sprouting resistance in white wheat. *Theoretical and applied genetics*, 119, 1223-1235.
36. Murray, J. 1970. *The first European agriculture: a study of the osteological and botanical evidence until 2000 BC*.
37. Naredo, M. E. B., Juliano, A. B., Lu, B. R., De Guzman, F. L. O. R. A., Jackson, M. T. 1998. Responses to seed dormancy-breaking treatments in rice species (*Oryza L.*). *Seed Science and Technology*, 26, 675-690.
38. Nukasani, V., Potdukhe, N. R., Bharad, S., Deshmukh, S., Shinde, S. M. 2013. Genetic variability, correlation and path analysis in wheat. *Journal of Cereal Research*, 5(2).

39. Orkić, V. 2022. Varijabilnost svojstava sjemena hrvatske germplazme pšenice (Doctoral dissertation, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek. Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek. Department of Plant Production and Biotechnology).
40. Renfrew, J. M. 1973. Palaeoethnobotany. The prehistoric food plants of the Near East and Europe.
41. Thomas, H., Ougham, H. 2014. The stay-green trait. *Journal of Experimental Botany*, 65(14), 3889-3900.
42. Tuttle, K. M., Martinez, S. A., Schramm, E. C., Takebayashi, Y., Seo, M., Steber, C. M. 2015. Grain dormancy loss is associated with changes in ABA and GA sensitivity and hormone accumulation in bread wheat, *Triticum aestivum* (L.). *Seed Science Research*, 25(2), 179–193.
43. Vetch, J. M., Stougaard, R. N., Martin, J. M., Giroux, M. J. 2018. Allelic impacts of TaPHS1, TaMKK3, and Vp1B3 on preharvest sprouting of northern great plains winter wheats. *Crop Science*, 59(1), 140–150.
44. Wang, X., Liu, H., Liu, G., Mia, M. S., Siddique, K. H., Yan, G. 2019. Phenotypic and genotypic characterization of near-isogenic lines targeting a major 4BL QTL responsible for pre-harvest sprouting in wheat. *BMC plant biology*, 19(1), 1-10.
45. Xiao-bo, R., Xiu-jin, L., Deng-cai, L., Jia-li, W., You-liang, Z. 2008. Mapping QTLs for pre-harvest sprouting tolerance on chromosome 2D in a synthetic hexaploid wheat × common wheat cross. *Journal of applied genetics*, 49, 333-341.
46. Zhang Q and C Li. 2017. Comparisons of copy number, genomic structure, and conserved motifs for α -amylase genes from barley, rice and wheat. *Frontiers in Plant Science* 8: 1727.
47. Zare, S., Tavili, A., Darini, M. J. 2011. Effects of different treatments on seed germination and breaking seed dormancy of *Prosopis koelziana* and *Prosopis juliflora*. *Journal of Forestry Research*, 22, 35-38.
48. Državni zavod za statistiku, DZS (2016.): <http://www.dzs.hr/>
49. https://www.canr.msu.edu/news/wheat_varieties_tested_for_susceptibility_to_pre_harvest_sprouting
50. <https://www.agroklub.com/partner/syngenta-agro-doo/930/zid/32485/>

8. Sažetak

Pšenica sudjeluje s oko petinom kalorija u ukupnom ljudskom unosu hrane. Dormantnost (mirovanje) je urođena karakteristika sjemena koja definira uvjete okoline u kojima je sjeme sposobno klijati. Ono je genetski određeno, ali s bitnim utjecajem okoline koji je djelomično posredovan biljnim hormonima apscisinskom kiselinom i gibberelinima. Jedan od najvažnijih poremećaja koji utječu na kvalitetu prinosa žitarica, uključujući pšenicu, je PHS. Kada sjeme proklija na samoj biljci, dolazi do smanjenja prinosa i što je još važnije, smanjenja kvalitete žitarica. Osim toga, sjeme koje proklija na polju često je osjetljivo na bolesti i štetočine, što dodatno komplicira situaciju. Ključno za suočavanje s problemom PHS-a je razumijevanje mehanizama koji reguliraju dormantnost i klijavost sjemena. Dormantnost sjemena, odnosno njegova nespremnost za klijanje u određenim uvjetima, kontrolira se različitim čimbenicima. To uključuje fitohormone poput abscisinske kiseline (ABA) i giberelina (GA), kao i uvjete temperature i vlage tijekom razvoja sjemena sve do trenutka žetve. Ovi faktori igraju ključnu ulogu u određivanju hoće li sjeme ostati dormantno ili će početi klijati.

Ključne riječi: Dormantnost, PHS, fitohormoni, okolišni čimbenici

9. Summary

Wheat contributes to about one-fifth of the total human food calorie intake. Dormancy is an innate characteristic of seeds that defines the environmental conditions in which the seed is capable of germination. It is genetically determined but influenced significantly by the environment, partially mediated by plant hormones such as abscisic acid and gibberellins. One of the most significant disorders affecting the quality of cereal crops, including wheat, is Pre-Harvest Sprouting (PHS). When seeds sprout on the plant itself, it leads to reduced yields and, more importantly, a decrease in grain quality. Additionally, seeds that sprout in the field are often vulnerable to diseases and pests, further complicating the situation. Key to addressing the issue of PHS is understanding the mechanisms that regulate seed dormancy and germination. Seed dormancy, or its unwillingness to germinate under certain conditions, is controlled by various factors. This includes phytohormones like abscisic acid (ABA) and gibberellins (GA), as well as temperature and moisture conditions during seed development up to the harvest moment. These factors play a crucial role in determining whether the seed will remain dormant or initiate germination.

Key words: Dormancy, PHS, phytohormons, environmental factors

10. Popis slika

| | |
|---|----|
| Slika 1. Prikaz klasa pšenice (s lijeva na desno): T. spelta, T. durum, T. turgidum i klasovi obične pšenice (1,2,3) | 4 |
| Slika 2. Klas pšenice | 6 |
| Slika 3. Oblik sjemena kod nekih vrsta pšenice: a) T. boeoticum b) T.monococcum c) T. dicoccum d) T.durum e) T. turgidum f) T. spelta g) T. aestivum h) T. sphaerococcum | 6 |
| Slika 4. Shematski prikaz dormantnosti sjemena pšenice..... | 9 |
| Slika 5. Prikaz višegodišnjih prosjeka temperatura (1951 – 1980 i 2003 – 2013) i projekcija budućih temperatura u razdoblju od 2021 – 2050..... | 12 |
| Slika 6. Klima komora za ispitivanje dormantnosti sjemena..... | 15 |
| Slika 7. Ispitivanje dormantnosti sjemena i očitavanje prokljalih sjemenki nakon 8 dana..... | 15 |
| Slika 8. PHS | 18 |
| Slika 9. Različite varijacije boje sjemena pšenice ozime sorte Virginia A. bijela boja sjemena pšenice, B. svjetlo crvena boja sjemena pšenice, C. srednje crvena boja sjemena pšenice, D. tamno crvena boja sjemena pšenice | 21 |

11. Popis Tablica

| | |
|--|----|
| Tablica 1. Dormantnost sjemena nakon žetve u prvog godini istraživanja | 16 |
| Tablica 2. Dormantnost sjemena nakon žetve u drugoj godini istraživanja | 17 |
| Tablica 3. QTL za PHS i povezana svojstva kod pšenice | 24 |
| Tablica 3. nastavak | 25 |
| Tablica 3. nastavak | 25 |

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Diplomski rad

Fakultet Agrobiotehničkih znanosti Osijek

Sveučilišni diplomski studij, smjer Oplemenjivanje bilja i sjemenarstvo

DORMANTNOST SJEMENA PŠENICE I PRIJEŽETVENO PROKLIJAVANJE

Jelena Musić

Sažetak: Pšenica sudjeluje s oko petinom kalorija u ukupnom ljudskom unosu hrane. Dormantnost (mirovanje) je urođena karakteristika sjemena koja definira uvjete okoline u kojima je sjeme sposobno klijati. Ono je genetski određeno, ali s bitnim utjecajem okoline koji je djelomično posredovan biljnim hormonima abscisinskom kiselinom i gibberelinima. Jedan od najvažnijih poremećaja koji utječu na kvalitetu prinosa žitarica, uključujući pšenicu, je PHS. Kada sjeme proklija na samoj biljci, dolazi do smanjenja prinosa i što je još važnije, smanjenja kvalitete žitarica. Osim toga, sjeme koje proklija na polju često je osjetljivo na bolesti i štetočine, što dodatno komplicira situaciju. Ključno za suočavanje s problemom PHS-a je razumijevanje mehanizama koji reguliraju dormantnost i klijavost sjemena. Dormantnost sjemena, odnosno njegova nespремnost za klijanje u određenim uvjetima, kontrolira se različitim čimbenicima. To uključuje fitohormone poput abscisinske kiseline (ABA) i gibberelina (GA), kao i uvjete temperature i vlage tijekom razvoja sjemena sve do trenutka žetve. Ovi faktori igraju ključnu ulogu u određivanju hoće li sjeme ostati dormantno ili će početi klijati.

Ključne riječi: Dormantnost, PHS, fitohormoni, okolišni čimbenici

Rad je izrađen pri: Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek

Mentor: dr. sc. Vedran Orkić

Broj stranica: 34

Broj grafikona i slika: 9

Broj tablica: 3

Broj literaturnih navoda: 50

Broj priloga: 0

Jezik izvornika: hrvatski

Datum obrane:

Stručno povjerenstvo za obranu:

1. prof.dr.sc. Vlado Guberac, predsjednik
2. dr.sc. Vedran Orkić, mentor
3. doc.dr.sc. Sunčica Kujundžić, član

Rad je pohranjen u: Knjižnica Fakulteta agrobiotehničkih znanosti Osijek, Sveučilište.J.J. Strossmayer u Osijeku i u digitalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Fakulteta agrobiotehničkih znanosti Osijek Vladimira Preloga 1, 31000 Osijek

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Graduate thesis

Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek

University Graduate Studies, Plant production, course Plant breeding and seed science

Wheat seed dormancy and preharvest sprouting

Jelena Musić

Abstract: Wheat contributes to about one-fifth of the total human food calorie intake. Dormancy is an innate characteristic of seeds that defines the environmental conditions in which the seed is capable of germination. It is genetically determined but influenced significantly by the environment, partially mediated by plant hormones such as abscisic acid and gibberellins. One of the most significant disorders affecting the quality of cereal crops, including wheat, is Pre-Harvest Sprouting (PHS). When seeds sprout on the plant itself, it leads to reduced yields and, more importantly, a decrease in grain quality. Additionally, seeds that sprout in the field are often vulnerable to diseases and pests, further complicating the situation. Key to addressing the issue of PHS is understanding the mechanisms that regulate seed dormancy and germination. Seed dormancy, or its unwillingness to germinate under certain conditions, is controlled by various factors. This includes phytohormones like abscisic acid (ABA) and gibberellins (GA), as well as temperature and moisture conditions during seed development up to the harvest moment. These factors play a crucial role in determining whether the seed will remain dormant or initiate germination.

Keywords: Dormancy, PHS, phytohormones, environmental factors

Thesis performed at: Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek

Mentor: PhD. Vedran Orkić

Number of pages: 34

Number of figures: 9

Number of tables: 3

Number of references: 50

Number of appendices: 0

Original in: Croatian

Thesis defended on date:

Reviewers:

1. PhD. Vlado Guberac, professor, president
2. PhD. Vedran Orkić, assistant, mentor
3. PhD. Sunčica Kujundžić, assistant professor, member

Thesis deposited at: Library of the Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek, University J.J. Strossmayer in Osijek and in the digital repository of final and graduate theses of the Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek, Vladimira Preloga 1, 31000 Osijek