OPLEMENJIVANJE OZIME PŠENICE NA OTPORNOST NA HRĐU

Đukić, Martina

Undergraduate thesis / Završni rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of agriculture / Sveučilište Josip Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:151:722418

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

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

zir.nsk.hr

Image not found or type unknown

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA

POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Martina Đukić

Preddiplomski sveučilišni studij Poljoprivreda

Smjer Hortikultura

OPLEMENJIVANJE OZIME PŠENICE NA OTPORNOST NA HRĐU

Završni rad

Osijek, 2017.

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA

POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Martina Đukić

Preddiplomski sveučilišni studij Poljoprivreda

Smjer Hortikultura

OPLEMENJIVANJE OZIME PŠENICE NA OTPORNOST NA HRĐU

Povjerenstvo za ocjenu i obranu završnog rada:

1. izv.prof.dr.sc. Sonja Petrović, mentor
2. prof.dr.sc. Jasenka Ćosić, član
3. doc.dr.sc. Andrijana Rebekić, član

Osijek, 2017.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Poljoprivredni fakultet u Osijeku
Preddiplomski sveučilišni studij Poljoprivreda, smjer Hortikultura
Martina Đukić

Završni rad

OPLEMENJIVANJE OZIME PŠENICE NA OTPORNOST NA HRĐU

Sažetak:
Pšenica je jedna od najvažnijih žitarica koja se uzgaja za prehranu ljudi. Jedan od najznačajnijih uzročnika bolesti pšenice je gljivica iz roda *Puccinia. Puccinia graminis, Puccinia recondita* i *Puccinia striiformis* su predstavnici ovog roda koji su značajni u proizvodnji pšenice. Najbolja mjera zaštite protiv ove gljivične bolesti je stvaranje genetski otpornih sorata pšenice koje u svom genotipu posjeduju jedan ili više gena otpornosti. U pronalaženju tih gena uvelike pomažu gen-markeri. Oplemenjivanjem na ovu bolest, bave se oplemenjivači diljem svijeta, pri čemu je konstantna potražnja za otpornim sortama i pronalasku otpornih gena.

Ključne riječi: pšenica, rod *Puccinia*, bolest, geni otpornosti, gen-markeri

21 stranice, 3 tablica, 8 slika, 28 literaturnih navoda

Završni rad je pohranjen u: Knjižnica Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku i u digitalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
Faculty of Agriculture
Undergraduate university study Agriculture, course Horticulture
Martina Đukić

BSc Thesis

BREEDING FOR RUST RESISTANCE IN WHEAT

Summary:
Wheat is one of the most important cereals grown for human consumption. One of the most important wheat disease recipients is fungus from genus *Puccinia. Puccinia graminis, Puccinia recondita* and *Puccinia striiformis* are representatives of this genus that are significant in wheat production. The best measure of protection against this fungal disease is the creation of genetically resistant wheat varieties that have one or more resistance genes in their genotype. Finding to these genes greatly helps gen-markers. Breeding for this disease is being cultivated by breeders all over the world where is present constant demand for resistant varieties and finding resistant genes.

Ključne riječi: wheat, genus *Puccinia*, disease, resistance genes, gen-markers

21 pages, 3 tables, 8 figures, 28 references

BSc Thesis is archived in Library of Faculty of Agriculture in Osijek and in digital repository of Faculty of Agriculture in Osijek

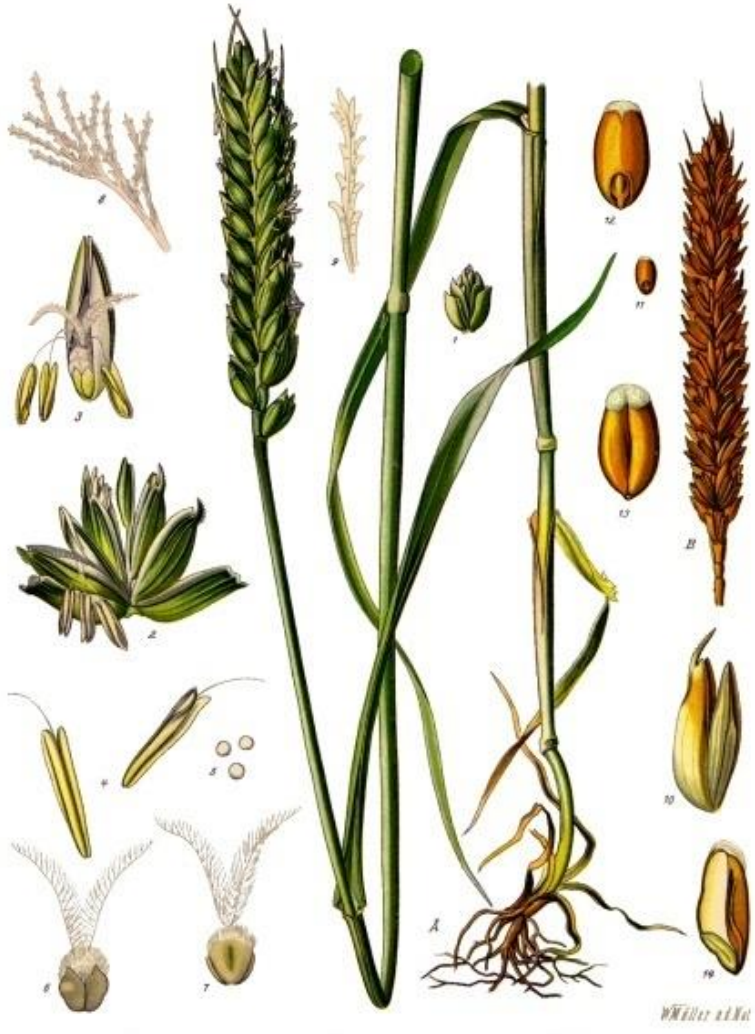
SADRŽAJ

1. UVOD.....1
2. ROD *Puccinia*.....3
   - *2.1. Puccinia graminis*.....4
   - *2.2. Puccinia recondita*.....5
   - *2.3. Puccinia striiformis*.....6
3. RAZVOJ OPLEMENJIVANJA PŠENICE U HRVATSKOJ.....7
4. POVEZANOST MAJOR GENA I VERTIKALNE OTPORNOSTI.....9
   - 4.1. Primjena molekularnih markera u oplemenjivanju pšenice na hrđu……10
5. GENI OTPORNOSTI PREMA *Puccinia graminis* Pers. 13
6. GENI OTPORNOSTI PREMA *Puccinia recondita* Dietel & Howl. (sin. *Puccinia triticina* Erikss.).....14
7. GENI OTPORNOSTI PREMA *Puccinia striiformis* Westend. (sin. *Puccinia glumarum* Erikss. and E. Henn.).....15
8. OZIME SORTE PŠENICE U REPUBLICI HRVATSKOJ U ČIJI SU GENSKI KOMPLEKS UNEŠENI GENI OTPORNOSTI.....16
9. ZAKLJUČAK.....18
10. LITERATURA.....19

1. UVOD

Pšenica (*Triticum aestivum* L.) pripada porodici *Poaceae*, rod *Triticum* (slika1.). Biljka je Staroga svijeta (Azije i južnih dijelova Europe), najrasprostranjenija i najvažnija krušarica. Jedna je od najznačajnijih kulturnih biljaka te se ubraja, uz kukuruz i rižu, u tri najvažnije žitarice u svijetu (Kozumplik i Pejić, 2012.).

Pšenica je autogamna biljka tj. prirodno samooplodna vrsta. Prema literaturi razlikuju se diploidne (2n=14, genom A), tetraploidne (2n=28, genomi AB) i heksaploidne (2n=42, genomi ABD) pšenice. Postoji velik broj vrsta, varijeteta i sorti pšenice, koje se dijele na dva osnovna tipa, ozime i jare pšenice. Ozime pšenice zahtjevaju blage umjerene zime, uzgajaju se u umjerenom pojasu (između 30° i 50° sjeverne širine). Proizvodnja pšenice u Hrvatskoj godišnje rasprostire se otprilike na 150000 ha površine (Kozumplik i Pejić, 2012.).



Slika 1. *Triticum aestivum* L.
(https://rankly.com/cache/bc241e058e1c4e1356b84cd73f014506_w128_h128.jpg)

Ciljevi oplemenjivanja pšenice su povećanje uroda i kakvoće stabilnosti, čime oplemenjivački rad obuhvaća i oplemenjivanje na otpornost ili tolerantnost prema polijeganju, osipanje i proklijavanje zrna na klasu, različite bolesti te druge abiotske i biotske stresove (Kozumplik i Pejić, 2012.). Bolesti pšenice javljaju se svake godine uzrokujući smanjenje količine i kakvoće uroda. Intenzitet pojave bolesti i utjecaj na prinos ovise o nekoliko čimbenika kao što su vremenske prilike, agrotehničke mjere, osjetljivost sorata i patogenost uzročnika bolesti. Štete izazvane napadom patogena ili štetnih insekata mogu značajno utjecati na prinos, kvalitetu proizvoda te na neka druga svojstva. Zaštita od patogena i štetnih insekata se može provoditi preventivno različitim agrotehničkim mjerama, kemijskim sredstvima, no jedan od najdjelotvornijih postupaka je razvoj i uzgoj genotipova s nasljedno uvjetovanom otpornošću na patogene. Biljke su tijekom evolucije razvile različite obrambene mehanizme kako bi se zaštitile od patogena. Usporedno tome, patogeni nastoje razvijati mehanizme kako bi mogli prevladati mehanizme biljne zaštite (Beljo, 2012.). Otpornost prema patogenim organizmima spada u kvalitativna ili alternativna svojstva čiji je razvoj uvjetovan djelovanjem gena s jakim fenotipskim učinkom (major gena) (Borojević, 1981.).

Najčešće i najpoznatije bolesti pšenice su fuzarijska palež klasa (*Fusarium graminearum*), pepelnica (*Blumeria graminis f. sp. tritici*), smeđa pjegavost lista (*Septoria tritici*), te hrđe (*Puccinia graminis, Puccinia recondita, Puccinia striiformis*) koje će se u ovom radu detaljnije opisati i objasniti kako oplemenjivanje pšenice na genetsku otpornost i stvaranje novih otpornih ili tolerantnih sorata može pomoći u sprječavanju ili smanjenom djelovanju ove bolesti.

2. ROD *Puccinia*

Vrste iz roda *Puccinia* imaju ogromni reproduktivni potencijal. Mogu formirati oko 2000 spora po pustuli. Uredospore su vrlo otporne na ultraljubičasto zračenje te se lako prenose zračnim strujanjima na velike daljine. Tim načinom se stalno razmjenjuje inokulum različite virulentnosti. Posljedice napada parazita iz roda *Puccinia* su redukcija fotosinteze i poremećaj izmjene tvari te dolazi do propadanja vegetativnih dijelova biljke zbog gubitka vode. Jedan od najčešćih posljedica napada su štura zrna (Putnik-Delić, 2009.).

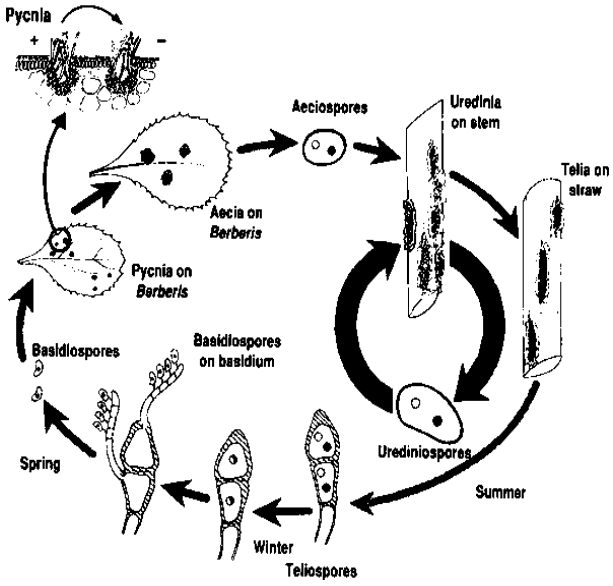
Gljivična oboljenja uzrokovana žitnim hrđama mogu prouzročiti i do 100% štete na netretiranoj osjetljivoj pšenici. Prema podacima najnovijih istraživanja provedenih u suradnji s organizacijom FAO (Food and Agriculture Organization) bolest napreduje u Europi, Africi i Aziji. Poznate postojeće rase hrđe šireći svoj inokulum, proširile su se na nove zemlje. Više od milijardu ljudi koristi pšenicu kao izvor hrane, pa tako i zarade. Kontinenti podložni napadima žitnih hrđa (Sjeverna i Istočna Afrika, Bliski Istok i Zapad, Srednja i Južna Azija), proizvođači su čak oko 37% svjetske proizvodnje pšenice. Nova rasa žute hrđe pogodila je nekoliko tisuća hektara pšenice u 2016. godini na talijanskom otoku Siciliji i uzrokovala najveće štete od žitne hrđe u posljednjih nekoliko desetljeća na području Europe. Postoji mogućnost širenja hrđe na velike udaljenosti ako se ne poduzmu odgovarajuće mjere kontrole, pa tako i na područje Sredozemlja i Jadrana (https://www.agroklub.com/ratarstvo/agresivne-vrste-zitne-hrdje-unistavaju-psenicu/30723/). Temperatura i vlaga jedan su od najbitnijih čimbenika za razvoj ovih bolesti (tablica 1.).

Tablica 1. Temperature razvoja bolesti (Ćosić i sur., 2016.)

Bolest	**Minimalne temp.**	**Optimalne temp.**	**Pesimalne temp.**	**Vlaga**
***Puccinia striiformis* (žuta hrđa)**	**2°C**	**8 - 13°C**	**18 – 23 °C**	**bitna**
***Puccinia recondita* (smeđa hrđa)**	**10°C**	**20°C**	**30°C**	**bitna**
***Puccinia graminis* (crna hrđa)**	**15°C**	**29°C**	**35°C**	**bitna**

2.1. *Puccinia graminis* Pers.

Puccinia graminis Pers. ili crna (stabljična) žitna hrđa (slika 2. i 3.) je obligatna, makrociklična (pet stadija), heteroksena (ima dva, botanički nesrodna domaćina) gljiva. Stadiji razvoja su: uredostadij s uredosporama (diploidan, uredosorusi izduženog ili ovalnog oblika, smeđe hrđaste boje) služi širenju tijekom vegetacije te klije u infekcijsku hifu uz prisutnost kapi kiše ili rose, teliostadij s teliosporama (diploidan, tamno smeđa do crna zadebljala i glatka episporija) služi za konzervaciju, bazidiostadij s bazidiosporama (haploidan) prenosi zarazu na prijelaznog domaćina (*Berberis* spp.), spermacijski stadij sa spermacijskim sporama (haploidan) koji s receptivnom hifom formira dikarion, ecidiostadij s ecidiosporama (diploidan, intenzivno žute ili svjetlo narančaste boje) nošen vjetrom obavlja zarazu pšenice. Simptomi se vide pretežito na vlati (stabljici), na rukavcima listova, plojci, klasu te vrlo rijetko na zrnu. Najčešće su to tijekom vegetacije izduženi do crtičasti smeđe hrđasti uredosorusi. U vrijeme zriobe razvijaju se crni teliosorusi s teliosporama. Sporulacija se odvija u širokom području temperature od 5 do 40°C (Ćosić i sur., 2016.).



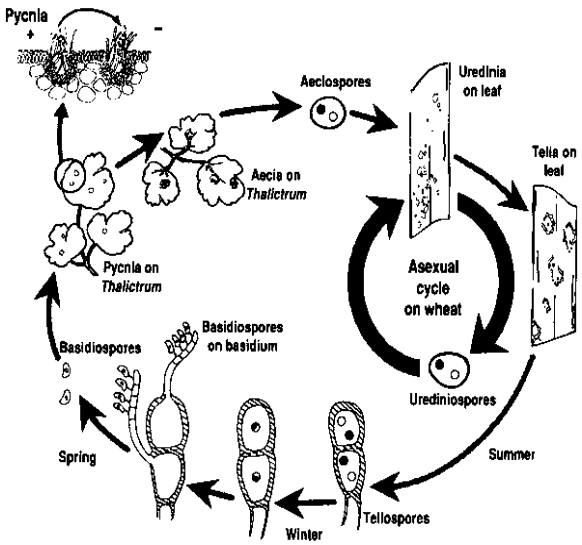
Slika 2. Životni ciklus *Puccinia graminis* (http://www.fao.org/docrep/006/Y4011E/y4011e12.gif)



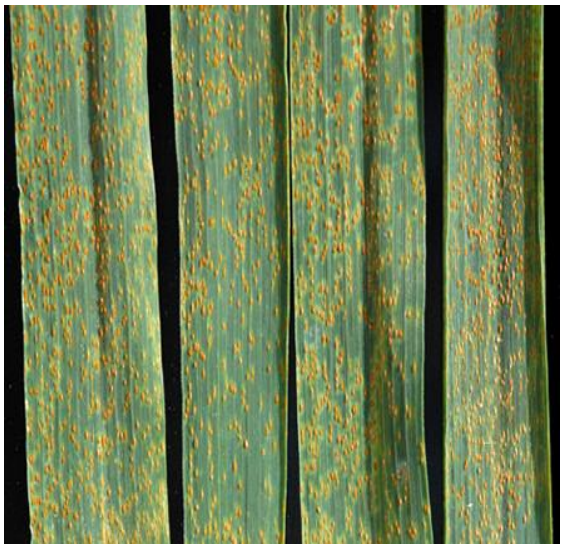
Slika 3. *Puccinia graminis* na pšenici (https://www.ars.usda.gov/images/docs/9910_10104/stemrust_inset.jpg)

2.2. *Puccinia recondita* Dietel & Howl. (sin. *Puccinia triticina* Erikss.)

Puccinia recondita Dietel & Howl. (sin. *Puccinia triticina* Erikss.) ili smeđa hrđa pšenice (slika 4. i 5.) je makrociklična heterecijska vrsta. Na pšenici gljiva formira uredostadij (okrugle uredospore narančaste boje) i teliostadij (teliospore sjajne crne boje), a stadij spermagonija i ecidiostadij na vrstama iz roda *Thalictrum*. Bazidispore u proljeće dospijevaju na prijelaznog domaćina i obavljaju zarazu. Kod ove gljivične vrste poznata je daljnja specijalizacija na patotipove. Simptomi ove gljive se vide prvenstveno na listu, rjeđe rukavcu lista, rijetko na stabljici, iznimno rijetko na osju i pljevama. Do zaraze može doći samo tijekom vegetacije dok su listovi zeleni jer je gljiva obligatni parazit. Karakterističan simptom je pojava nepravilno razbacanih smeđih uredosorusa. Za klijanje uredospora potrebna je kap vode te imaju širok raspon temperatura od 2 do 30°C (Ćosić i sur., 2016.).



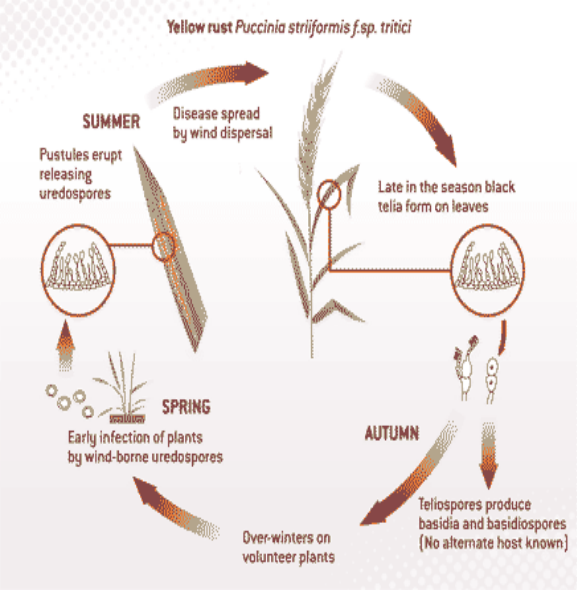
Slika 4. Životni ciklus *Puccinia recondita* (http://www.fao.org/docrep/006/Y4011E/y4011e11.gif)



Slika 5. *Puccinia recondita* na pšenici (https://www.ars.usda.gov/images/docs/9915_10109/leaf_rust.jpg)

2.3. *Puccinia striiformis* Westend. (sin. *Puccinia glumarum* Erikss. and E. Henn.)

Puccinia striiformis Westend. (sin. *Puccinia glumarum* Erikss. and E. Henn.) je autoecijska (jedan domaćin) mikrociklična (dva stadija razvoja) hrđa (slika 6. i 7.). U njenom se životnom ciklusu izmjenjuju uredo i teliostadij. Gljiva nepovoljne uvjete može preživjeti u obliku uredospora ili dormantnog micelija na samoniklo pšenici ili nekim drugim domaćinima. Simptomi se najčešće uočavaju na plojci listova i na pljevama iako može zaraziti sve zelene nadzemne organe pšenice i drugih strnih žita. Tipičan simptom su žute crte ili pruge na plojci listova koje potječu od velikog broja limunasto žutih ili žuto narančastih sitnih uredosorusa poredanih u usporedne redove. Optimalne temperature za klijanje uredospora su od 9 do 23°C (Ćosić i sur., 2016.).



Slika 6. Životni ciklus *Puccinia striiformis* (http://assets.fwi.co.uk/5221775-yellow-rust-life-cycle.gif)



Slika 7. *Puccinia striiformis na pšenici* (https://www.ars.usda.gov/images/docs/9918_10112/stripe_rust.jpg)

3. RAZVOJ OPLEMENJIVANJA PŠENICE U HRVATSKOJ

Oplemenjivanje pšenice na otpornost prema bolestima u Hrvatskoj započeo je prof. dr. Gustav Bohutinsky (1903.-1912.) na čiji se rad nadovezao rad prof. dr. Mirka Korića (1922.-1947.) (Korić, 1993.). Kozumplik i Pejić (2012.) navode da je na oplemenjivanju pšenice u Hrvatskoj najviše rađeno u Bc Institutu Zagreb i u Poljoprivrednom institutu Osijek. Neka od najznačajnijih imena u razvoju oplemenjivanja je dr. J. Potočanac u Bc Institutu Zagreb, J. Milohnić, Z. Martinić-Jerčić do 1980., P. Javor, Marija-Engelman, Svetka Korić, M. Jošt, M. Matijašević, S. Tomasović, R. Mlinar. Na Agronomskom fakultetu Zagreb radili su na pšenici A. Tavčar, Vlasta Kenđelić, Marija Kump i M. Matijašević. Voditelj oplemenjivanja pšenice nakon dr. J. Potočanca u Bc Institutu Zagreb bio je M. Matijašević. Danas oplemenjivanje vodi I. Ikić te oplemenjivači S. Tomasović, R. Mlinar i M. Maričević. Nakon Marije Kump na Agronomskom fakultetu u Zagrebu oplemenjivanje pšenice vodio je Z. Martinić-Jerčić, a danas vodi Marijana Barić. Zvonimir Mađarić je vodio oplemenjivanje pšenice u Poljoprivrednom institutu u Osijeku s M. Valenčićem, kasnije s J. Martinčićem. Oplemenjivački program kasnije u Osijeku vodi M. Bede pa G. Drezner. Danas pored G. Dreznera radi D. Novoselović i K. Dvojković na oplemenjivanju pšenice u Poljoprivrednom institutu Osijek.

Oplemenjivački rad u Bc Institutu Zagreb od 1947. do danas može se podijeliti u tri faze. Prva faza obuhvaća razdoblje od 1947. do 1955. godine. Rezultati prve faze oplemenjivanja su sorte priznavane od 1964. do 1968. godine; Vuka, Mura, Kupa i Zagorka. Druga faza oplemenjivanja započela je 1956. i trajala je do 1964. godine, a rezultati ove faze su sorte Zlatna dolina, Sanja i Marijana. Treća faza oplemenjivanja započela je 1965. i traje do danas, a ciljevi su poboljšanje otpornosti na bolesti, daljnje skraćivanje visine biljke, poboljšanje kvalitete zrna i brašna. Rezultati treće faze su brojne sorte. U razdoblju od 1950. godine do danas je skupljen i ispitan veliki broj genotipova i genetskih nosilaca pojedinih svojstava, od toga i genotipove otporne na različite vrste hrđe.

Zvonimir Mađarić u Poljoprivrednom institutu Osijek 1956. godine donio je novi oplemenjivački program čije su odrednice bile otpornost prema hrđi i ozimost. Najpoznatiji genotipovi dobiveni iz tog programa su sorte Dubrava i Slavonka. Germplazma s Poljoprivrednog instituta Osijek testirana je ili se testira svake godine na Tip I (inicijalna infekcija), Tip II (širenje na klasiće), Tip III otpornost (DON otpornost) i na lisnu i stabljičnu hrđu u klijancima (Španić).

Korić još davne 1989. navodi da se u selekciji na otpornost prema bolestima pšenice, odnosno prema hrđama otišlo najdalje. Dotadašnja istraživanja su pokazala da se otpornost prema hrđama može uspješno postići zato što pšenica u svom genofondu posjeduje više gena otpornosti koji svojim djelovanjem daju otpornost genotipu prema određenom broju patotipova. Već tada je za crnu žitnu hrđu bilo pronađeno 44 gena otpornosti, koji se označuju slovom Sr (što dolazi od engleskog naziva za *Puccinia graminis* – Stem rust), za lisnu hrđu 40 gena otpornosti označenih oznakom Lr (od engleskog naziva za *Puccinia recondita* – Leaf rust), a kod žute hrđe 19 gena otpornosti označenih oznakom Yr (od engleskog naziva za *Puccinia striiformis* – Yellow rust). U prošlosti su navedene hrđe radile štete drastičnim smanjenjem uroda sve do potpunog uništenja pšenice.

Postoji nekoliko mjera zaštite od bolesti. Prve ili osnovne su kulturalne ili higijenske mjere. Drugo su selekcija na otpornost i uzgoj otpornih sorti, najekonomičnija i najefikasnija mjera koja se može podijeliti u tri osnovne grupe:

- Konvencionalna ili klasična selekcija putem direktnog križanja dvaju genotipova unutar vrste ili između dvije srodne vrste.
- Mutacije koje mogu nastati prirodnim putem ili inducirane mutacije koje su nastale radioaktivnim zračenjem ili nekom kemijskom supstancom.
- Metoda kultura tkiva.

Jedna od mjera zaštite je i direktna primjena odgovarajućeg pesticida da bi se održalo normalno zdravstveno stanje biljke. Ova mjera se nastoji smanjiti na najmanju moguću primjenu (Korić, 1989.).

Bede i Petrović (2006.) u svom znanstvenom radu navode da je za oplemenjivanje vrlo značajan izbor odgovarajućih roditelja. Križanjem takvih genetski različitih roditelja dovodi do rekombinacije gena koja bi osigurala velik raspon genetske varijabilnosti koja će omogućiti izbor željenih genotipova iz hibridnih populacija. Velik broj rekombinacija gena osigurava velik raspon selekcije među potomstvom te veću mogućnost pronalaska uspješnih superiornih genotipova.

4. POVEZANOST ''MAJOR'' GENA I VERTIKALNE OTPORNOSTI

Ona svojstva čiji je razvoj uvjetovan djelovanjem gena s jakim efektom nazivaju se major geni. Major geni ubrajaju se u kvalitativna ili alternativna svojstva. U ta svojstva spadaju boja i oblici cvjetova, plodova, listova i drugih organa, otpornost prema patogenima itd. Minor geni imaju slabiji efekt djelovanja. Kako bi se dobila željena sorta sa zadovoljavajućim svojstvima, stvaraju se nove kombinacije gena i tako nastaju nove sorte sa svojstvima koja prethodne sorte nisu posjedovale (Borojević, 1981.). Na taj način se stvaraju sorte koje u svojoj genetskoj osnovi sadrže otpornost prema različitim patogenima.

Svojstva kao što su prinos, kvaliteta i otpornost na bolesti, kvantitativna su svojstva (poligena, multifaktorijalna ili kompleksna svojstva) i kontrolirana su s većim brojem gena, na čiju izražajnost u velikoj mjeri djeluju okolinski činitelji. Regije unutar genoma koje sadrže gene povezane s određenim kvantitativnim svojstvom poznate su kao QTLovi ili lokusi za kvantitativna svojstva (Španić, 2010.).

Van der Plank (1963.) je razvio teoriju o dvije vrste otpornosti, vertikalnoj i horizontalnoj otpornosti. Vertikalnu otpornost (specifičnu) objašnjava slučajevima kada je jedna sorta otporna prema nekim rasama patogena, a horizontalnu (nespecifična ili poljska otpornost) ako je sorta jednako otporna prema svim rasama patogena. Otpornost biljaka koju uvjetuje jedan gen ili nekoliko gena sa jakim efektom (major geni) pripada vertikalnoj (specifičnoj) otpornosti.

Korić (1993.) proučavajući gene otpornosti prema bolestima koje bi mogle biti u genofondu sorata pšenice iz Hrvatske, došao je do spoznaje da postoje dva načina kako su u njega ušli. Prvu skupinu sačinjavaju geni otpornosti koji su ″slučajno″ unošeni te su rezultat međusobnih križanja dvaju ili više genotipova u cilju poboljšanja nekog drugog agronomskog svojstva. Genima otpornosti koji su slučajno unošeni djelotvornost se tijekom vremena smanjila. Drugu skupinu sačinjavaju geni otpornosti koji su u genofond pojedinih genotipova ušli ″ciljanim križanjem″, sa željom oplemenjivača da se putem križanja odgovarajućih roditelja poboljša svojstvo otpornosti prema nekoj bolesti.

Oplemenjivači pšenice nastoje stvoriti genotipove koji bi bili nositelji otpornih gena prema određenim patogenima. Tradicionalni je oplemenjivački proces dugotrajan. U modernom oplemenjivanju koriste se dvije ključne tehnologije, molekularni markeri i genetički inžinjering. Upotrebom molekularnih markera moguće je identificirati prisutnost gena u tkivu biljke i time skratiti proces selekcije (Španić, 2010.).

Dvije vrste gena korištene su u križanju pšenice za otpornost na hrđu. Prva podjela gena, nazvani R (za otpornost) geni, specifični su u svom djelovanju za pojedinu rasu patogena, učinkoviti u svim stadijima razvoja biljke. Druga podjela gena koji su nazvani APR (adult plant resistance – geni otpornosti odrasle biljke) geni, učinkoviti su samo kod odraslih biljaka i suprotno učinku R gena, razine otpornosti koje pružaju pojedini APR (adult plant resistance genes) geni samo su djelomične i dopuštaju znatan razvoj bolesti (Ellis i sur., 2014.).

4.1. Primjena molekularnih markera u oplemenjivanju pšenice na hrđu

Genetski markeri predstavljaju genetsku raznolikost između organizama ili vrsta, služe kao naznake za određene gene i locirani su u blizini ili povezani s genima od interesa (tablica 2.). Zauzimaju određena mjesta na kromosomu, lokusna mjesta. Razlikuju se tri tipa genetskih markera: 1. Morfološki (klasični ili vidljivi) markeri, predstavljaju fenotipska svojstva; 2. Biokemijski markeri koji uključuju alelne varijante enzima nazvanih izoenzimi; 3. DNA (molekularni) markeri, otkrivaju mjesta varijacije u DNA. Osim što služe za konstruiranje povezanih mapa, imaju primjenu i u oplemenjivanju bilja. Pomoću njih je moguće odrediti razinu genetske divergentnosti unutar germplazme ili identificirati genotipove, procijeniti genetsku udaljenost između populacija, detektirati QTL-ove (lokuse kvantitativnih svojstava), razviti selekciju potpomognutu markerima (Korzun, 2002.).

DNA markeri koji su korišteni u konstrukciji molekularnih mapa pšenice klasificirani su u tri grupe: 1. Generacija markera RFLP (eng. restriction fragment length polymorphisms) i RAPDs (eng. randomly amplified polymorphic DNAs); 2. Generacija markera SSRs (eng. simple sequence repeats ili mikrosateliti) i AFLPs (eng. amplified fragment length polymorphisms) i 3. Generacija markera SNPs (eng. single nucleotide polymorphisms) i InDels (eng. insertion-deletions). Razvijeno je i mnogo drugih tipova markera u koje se ubrajaju STSs (eng. sequence tagged sites), SCARs (eng. sequence characterized amplified regions), ISSRs (eng. inter simple sequence repeats) i SAMPL (eng. selective amplification of microsatelite polymorphic loci) (Španić, 2010.).

Buerstmayr i sur. (2014.) opisuje da su otkrili nekoliko, najvjerojatnije novih QTL-a (quantitative trait locus) za APR (otpornost odrasle biljke) na hrđe u ozimoj europskoj pšenici. Osobito tri QTL-a poboljšala su otpornost na lisnu hrđu i žutu hrđu, istodobno ukazujući na široki spektar otpornosti QTL. Kvantitativna svojstva lokusa ili QTL-ovi povezana s hrđama, mapirana su koristeći DArT i SSR markere.

Tablica 2. Geni otpornosti prema žitnoj hrđi i markeri za pronalaženje gena (McIntosh i sur., 2017.)

Geni otpornosti prema *Puccinia graminis* Pers.	**Markeri za pronalaženje gena otpornosti Sr (*Puccinia graminis* Pers.)**	**Geni otpornosti prema *Puccinia striiformis* Westend.**	**Markeri za pronalaženje gena otpornosti Yr (*Puccinia striiformis* Westend.)**	**Geni otpornosti prema *Puccinia triticina***	**Markeri za pronalaženje gena otpornosti Lr (*Puccinia triticina*)**
Sr2	Fhbl	Yr5	Xwmc175-2B	Lr19	
Sr9		Yr6	Xgwm577-7B	Lr48	Xsun563/Xsun497, IWB70147, XBARC0-7-2b
Sr9h		Yr7	Xwmc175A-2B	Lr52	Xgwm234-5B, Xcfb309-5B, Xsun480/Xmag705/Xfcp552-5B, icg16c008/Xgwm234-5B, Xsun180
Sr11	KASP_6BL_IWB46893, KASP_6BL_IWB10724, KASP_6BL_IWB72471	Yr10	AF149112	Lr70	Xbarc130-5D, Xwmc233-5D
Sr13	Xgwm427-6A, AFSr13S, Xdupw-6A	Yr15	Xbarc8-1B, Xgwm413-1BS	Lr75	Xgwm604-1B, swm271, Xgwm11-1B/Xgwm18-1B/swm294/swm278/swm275
Sr26		Yr18		Lr77	IWB32653, KASP23680, KASP12260, IWB79797
Sr28	Xwmc332, wPt-7007, wPt7004	Yr32		LrK1	Xcfd20/Xgwm234-5B
Sr35	AK331487, AK332451	Yr36			
Sr42	Xcfd49-6D	Yr47	Xgwm234-5B, Xcfb309-5B, Xsun480/Xmag705/Xfcp552-5B, Xsun180		
Sr45	Xgwm106.1D/BE44426, csssu45/Af45	Yr51	Xowm45F3R304A, Xsun104-4A, Xgwm160-4A		
Sr56	Xsun209 (SSR), Xsun320 (STS from wPt-7665)	Yr57			
Sr59	KASP markeri	Yr60	Xwmc313/Xwmc219-4A, Xwmc776-4A		
SrPI410966		Yr69			
SrTmp	6DS007, 6DS00273, 6DS0039	Yr77	IWA167, Xbarc54-6D, Xcfd188-6D		
		Yr78	IWA7257 – Xwmc737-6B		
		YrF			
		YrJ22	Xgwm382-2AL, IWA1348		
		Yrwh2	Xwmc540-3B, Xgwm566-3B		

Molekularni markeri koriste se u dvije svrhe kod oplemenjivanja na otpornosti: prva je praćenje ugradnje određenih gena otpornosti ili QTL-a (quantitative trait locus - lokus kvantitativnih svojstava) u genotipove elitnih pšenica, a druga svrha je identifikacija otpornih gena u sortama i linijama gdje genetska podloga nije poznata (Vida i sur., 2009.).

5. GENI OTPORNOSTI PREMA *Puccinia graminis* Pers.

Crna ili stabljična hrđa. Geni otpornosti prema ovoj hrđi su Sr9h, Sr12, Sr21, Sr42, Sr43, Sr49, Sr55, Sr59, SrND643, SrTm4, SrTmp (McIntosh i sur., 2015.).

Patotip stabljične hrđe TTKSK (izolat Ug99), prvi put otkriven u Ugandi 1998. godine, prijetio je globalnoj proizvodnji pšenice zbog svoje jedinstvene kombinacije virulentnosti. Alelizam i testovi specifičnosti pojedine rase, pokazali su da je gen otpornosti protiv stabljične hrđe u sorti SD 1691 Sr28. Lokacija gena Sr28 prikazana je u 2BL. Identificirani su molekularni markeri povezani sa Sr28 i potvrđena je ova veza u dvije dodatne populacije. Ovi markeri mogu biti korišteni u selekciji za Sr28 prilikom križanja populacije s drugim genima otpornosti prema stabljičnoj hrđi. Nekolicini gena identificirana je otpornost prema rasi TTKSK (Ug99). Većina tih gena unešena je iz divljih srodnika pšenice, a neki posjeduju genetsku povezanost s nepoželjnim svojstvima. Velik broj otpornih sorata u Sjedinjenim Američkim Državama bili su registrirani da posjeduju Sr24 i Sr36 gene otpornosti. Otkriveno je da su patotipovi rase TTKSK (Ug99) virulentni prema ovim genima (Rouse i sur., 2012.).

Sr2 gen jedan je od najčešće korištenih gena u programima križanja pšenice diljem svijeta više od 50 godina. Ostali djelotvorni Sr geni uključuju Sr13, Sr22, Sr25, Sr26, Sr32, Sr35, Sr39, Sr40, Sr44, Sr45, Sr46, Sr47 (Yu i sur., 2012.). Rasa TTKSK (Ug99) nije bila virulentna prema Sr24 i Sr36, genima otpornosti koje su oplemenjivači prilikom križanja unijeli u genotip pšenice iz njenih divljih srodnika. Sr24 potječe iz *Thinopyrum ponticum*, a Sr36 iz *Triticum timopheevii*. Sr35 koji potječe iz *Triticum monococcum* pokazao se također učinkovitim protiv TTKSK (Ug99) (Zhang i sur., 2010.). Agresivan patotip TTKSK (Ug99) proširio se od Ugande prema Srednjem Istoku te je tako došao i do Ruske Federacije. Baranova i sur. (2015.) navode da je jedna od metoda za stvaranje materijala za križanje, hibridizacija pšenice s divljim i kultiviranim vrstama žitarica.

Crna žitna hrđa gotovo se više ne može registrirati u usjevima pšenice na našem području Republike Hrvatske. Prema podacima iz Ministarstva poljoprivrede, nije zabilježena tijekom proteklih nekoliko godina.

6. GENI OTPORNOSTI PREMA *Puccinia recondita* Dietel & Howl. (sin. *Puccinia triticina* Erikss.)

Geni otpornosti koji se nalaze u katalogu gena i njihovih simbola za pšenicu su: Lr3, Lr11, Lr13, Lr21, Lr28, Lr39, Lr48, Lr67, Lr74, Lr75, Lr76, LrBi16 (McIntosh i sur., 2015.).

Značajan broj gena otpornosti prema lisnoj hrđi (Lr) uzrokovanoj gljivicom *Puccinia recondita* ili *Puccinia tritici*, potječe iz različitih genotipova vrste *Triticum aestivum*, no neki geni otpornosti unešeni su u sorte obične pšenice iz divljih vrsta, *Aegilops umbellulata* - Lr9, *Aegilops squarrosa* - Lr21, Lr22, Lr32, Lr39, Lr40, Lr41, Lr42, Lr43, *Agropyron elongatum* - L19, Lr24, Lr29, *Aegilops speltoides* - Lr28, Lr35, Lr36, Lr47 ili *Aegilops ventricosa* - Lr37. Geni Lr1 , Lr3, Lr11, Lr14, Lr16 i Lr2 identificirani su u nekim poljskim sortama. Ovi geni, djelujući pojedinačno, nažalost ne sprječavaju značajno infekciju pšenice. Geni otpornosti prema lisnoj hrđi Lr1, Lr9, Lr10, Lr13, Lr19, Lr23, Lr24, Lr25, Lr27, Lr28, Lr29, Lr31, Lr34, Lr35, Lr37 i Lr47 mapirani su na kromosomima uz pomoć RFLP molekularnih markera. Koriste se također i PCR markeri (tablica 2.) (Chelkowski, Stepien, 2001.).

Akin i sur. (2008.) u Turskoj su proveli istraživanje kako bi se provjerila učinkovitost gena protiv lisne hrđe. Istraživanje je pokazalo je da su geni Lr28, Lr19, Lr23, Lr24, Lr25, Lr29, Lr2a, Lr15 i Lr37 još uvijek djelotvorni, dok Lr13 djelujući sam i Lr10, Lr2 + Lr31 u kombinaciji nisu.

Imbabi i sur. (2014.) navodi da su u egipatskim sortama pšenice najčešći geni otpornosti Lr13, Lr24, Lr34 i Lr36. Identificirani su u čak 15 istraženih sorata, zatim Lr26 i Lr35 (93%), Lr39 (66%), Lr37 (53%) i Lr46 (26,6%) sorata, a Lr19 je prisutan u 33,3% sorata. Zaključeno je da u uzgajanim sortama pšenice postoji dobra varijacija Lr gena.

Gubici zbog napada uzročnika lisne hrđe, *Puccinia tritici*, Putnik-Delić (2006.) utvrdila je da su u našoj regiji štete do 38 %, a znatno manje na domaćim genotipovima.

Za razliku od crne, smeđa hrđa je redovito prisutna na našem području, u jačem ili slabijem intenzitetu, ovisno o uvjetima.

7. **GENI OTPORNOSTI PREMA** *Puccinia striiformis* Westend. (sin. *Puccinia glumarum* Erikss. and E. Henn.)

Geni otpornosti prema žutoj hrđi su: Yr18, Yr26, Yr46, Yr51, Yr57, Yr58, Yr68, Yr69, Yr70, Yr71, Yr72, Yr73, Yr74, Yr75, Yr76 (McIntosh i sur., 2015.).

Agenbag (2012.) u svom radu navodi da je crtičava ili žuta hrđa uzrokovana gljivicom *Puccinia striiformis* prvi puta proučavana u Južnoj Africi 1996. godine. Otkriven je jedan patotip ove hrđe, 6E16A, koji je pokazao virulentnost prema Yr2, Yr6, Yr7, Yr8 i Yr17 genima otpornosti. Ovaj patotip prethodno je bio utvrđen na područjima Istočne i Zapadne Afrike, Srednjem Istoku i Zapadnoj Aziji. Korištenjem DNA markera potvrđena je povezanost između patotipova hrđe južno-afričkih i centralno i zapadno-azijskih te europskih izolata.

Godine 2014. na području Virovitičko-podravske županije, te i na području ostalih susjednih županija, uočena je jaka zaraza pšenice sa žutom (crtičavom) hrđom pšenice *(Puccinia striiformis f. sp. tritici).* Ova bolest se jače razvija kod niske temperature i visoke vlage, a ta godina je bila izuzetno povoljna za njezin razvoj. Bolest je mahom zahvatila polja pšenice i prouzročila poljoprivrednicima velike štete. Dosta oborina, puno rose i prilično blaga zima bili su jedan od uzroka masovnog širenja bolesti.

Pojavila se nova žuta hrđa čije ime još nije osmišljeno, na području nekoliko skandinavskih zemalja, te u Italiji i Maroku. Nove rase odnose se na skup sojeva koji su agresivniji i bolje prilagođeni višim temperaturama nego većina drugih. Osnovana rasa Warrior (-) žute hrđe nastavljala se širiti zrakom, prisutna je i u Europi i zapadnoj Aziji (www.agroklub.com).

Ministarstvo poljoprivrede navodi da je pojava žute hrđe u 2014. godini na području Hrvatske, iako to nije potvrđeno, posljedica nove rase *Puccinia striif*ormis, vjerojatno rasa Warrior, koja je izazvala velike gubitke u mnogim zemljama Europe. Takve pojave teško je prognozirati i spriječiti. Tijekom 2015. i 2016. pojava bolesti bila je slabija, a Ministarstvo je pravovremeno obavještavalo poljoprivrednike o potrebi provedbe mjera zaštite.

8. OZIME SORTE PŠENICE U REPUBLICI HRVATSKOJ U ČIJI SU GENSKI KOMPLEKS UNEŠENI GENI OTPORNOSTI

Korić (1993.) kaže da je većina gena otpornosti u genofondu ozimih pšenica iz Republike Hrvatske unešena slučajno. Takva djelotvornost je veoma slaba i oni su uglavnom nedjelotvorni. On je tada zaključio da je djelotvornost gena otpornosti u starim sortama s vremenom oslabila i da bi bilo potrebno ponoviti unošenje novih djelotvornih gena otpornosti. Dotadašnja istraživanja pokazala su da odgovarajućih uspjeha ima. Tada postojeće sorte ozime pšenice koje su u svom genofondu posjedovale gene otpornosti (tablica 3.) opisane su na temelju fenotipskih vrijednosti najčešće korištene pedigre metode. Genetska otpornost tih sorti nije provjerena na molekularnom nivou, već su oplemenjivači ocjenjivanjem otpornosti pojedinih sorti tijekom godina i na temelju fenotipskih vrijednosti procjenili postojanje pojedinih gena otpornosti u određenoj sorti.

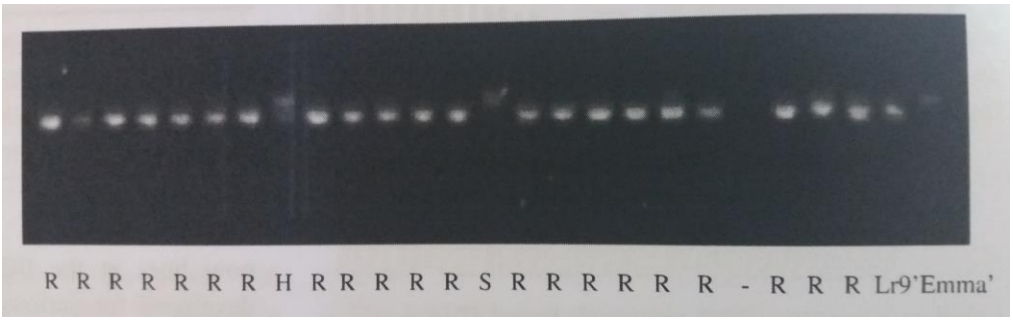
Tablica 3. Ozime sorte pšenice u čiji su genski kompleks unešeni geni otpornosti (Korić, 1993.)

Bc-Institut za oplemenjivanje i proizvodnju bilja Zagreb	
Marija	Sr5, Sr7b, Sr18, Sr19, Sr20, Sr31, Lr14a, Lr17b, Yr9
Mihelca	Sr5, Sr31, Yr9
Tina	Sr2, Sr7b, Sr8, Sr9d, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Lr14a
Davorka	Sr5, Sr8, Sr18, Sr36, Sr37, Lr3, Lr17b, Yr9
Anita	Sr2, Sr7b, Sr9d, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Lr14a
Olga	Sr5, Sr7b, Sr8, Sr18, Sr19, Sr20, Sr29, Sr31, Lr3, Lr14a, Yr9
Plodna	Sr2, Sr7b, Sr9d, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Lr14a
Dinka	Sr5, Lr3, Yr9
Adela	Sr2, Sr7b, Sr9d, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Lr14a
Agrigenetics d.o.o. Osijek	
Lara, Kruna, Luna	Sr2, Sr5, Sr7b, Sr9d, Sr9g, Sr12, Sr16, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Sr31, Lr3, Lr11, Lr14a, Lr22b, Yr3, Yr7, Yr9, Yr18
Lenta, Celea	Sr1, Sr2, Sr5, Sr7b, Sr8, Sr9d, Sr9e, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Lr3, Lr14a, Yr9
Zavod za oplemenjivanje bilja, genetiku, biometriku i eksperimentiranje	
Murka (Kuna)	Sr5, Sr31, Yr9
Dolinka (Banica)	Sr36, Sr37, Lr14a, Yr2, Yr3a, Yr4a, Yr13
Poljoprivredni institut Osijek	
Žitarka	Sr2, Sr5, Sr7b, Sr9d, Sr9g, Sr12, Sr16, Sr17, Sr18, Sr19, Sr20, Sr31, Lr3, Lr11, Lr14a, Lr22b, Yr7, Yr9, Yr18
Srpanjka	Sr2, Sr5, Sr7b, Sr9d, Sr!7, Sr18, Sr19, Sr20, Lr3, Lr11, Lr14a, Yr9
Demetra, Ana	Sr5, Sr8, Sr18, Lr3, Yr9

Postoji mogućnost da neki geni otpornosti s vremenom izgube svoju djelotvornost. Tijekom procesa oplemenjivanja postoji mogućnost pronalaska novih gena otpornosti.

Današnja ponuda sorti ozime pšenice od Poljoprivrednog instituta Osijek, a koje pokazuju vrlo dobru tolerantnost prema najrasprostranjenijim bolestima pšenice su: Vulkan, Anđelka, Kraljica, Rebeka, Klasan (vrlo dobra tolerantnost na žutu hrđu). Prema oplemenjivačima tolerantne su: Ficko, Super žitarka, Galloper, Lucija, Srpanjka, Katarina, Tika taka, Silvija, Renata, Felix, OS Olimpija (https://www.poljinos.hr/proizvodi-usluge/psenica-jecam/).

U Mađarskoj su se na području oplemenjivanja pšenice na otpornost na lisnu hrđu koristili PCR (polymerase chain reaction) tehnologijom. Geni otpornosti (Lr9, Lr24, Lr25, Lr29, Lr35 i Lr37) koji nisu prethodno korišteni u Mađarskoj, unešeni su u četiri sorte ozime pšenice upotrebom markerom potpomognute selekcije uz pomoć markera temeljenih na PCR metodi (slika 8.). Tijekom procesa povratnog križanja, geni su preneseni u sorte pšenice i proizvedene su različite BC (backcross - povratno križanje) generacije. Markeri temeljeni na PCR tehnologiji mogu se relativno lako primijeniti u oplemenjivačkim programima pšenice (Vida i sur., 2009.).



Slika 3. PCR tehnologija; utvrđivanje gena otpornosti Lr9 (Vida i sur., 2009.)

9. ZAKLJUČAK

Oplemenjivanje pšenice je dugotrajan proces koji uvelike može biti skraćen uporabom molekularnih markera uz čiju se pomoć mogu otkriti pojedini geni otpornosti. Genetska otpornost biljke jedna je od najuspješnijih mjera zaštite i borbe protiv pojedinih bolesti.

Kako u svijetu, tako i u Hrvatskoj konstantno se nastoji razvijati otporne sorte pšenice, tj. one sorte koje će dati visoke prinose, biti otporne na polijeganje te uz to pružiti određenu tolerantnost (uzročnik bolesti je prisutan na biljci, ali ne smanjuje njen prinos) ili otpornost (uzročnik se uopće ne nastanjuje na biljku).

10. LITERATURA

1. Agenbag, G. M., Pretorius, Z. A., Boyd, L. A., Bender, C. M., Prins, R. (2012.): Identification of adult plant resistance to stripe rust in the wheat cultivar Cappelle-Desprez, Theor Appl Genet 125
2. Akin, B., Zencirci, N., Özseven, I. (2008.): Field Resistance of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes from Different Countries to Leaf Rust (*Puccinia triticina*), Turk J Agric For 32
3. Baranovaa, O. A., Lapochkinab, I. F., Anisimovaa, A. V., Gajnullinb, N. R., Iordanskayab, I. V., Makarova, I. Y. (2015.): Identification of Sr Genes in New Common Wheat Sources of Resistance to Stem Rust Race Ug99 Using Molecular Markers, Russian Journal of Genetics: 2016, Vol. 6
4. Bede, M., Petrović, S. (2006.): Genetska varijabilnost roditelja – uvjet uspješnom oplemenjivanju pšenice, Sjemenarstvo 23(2006)1
5. Beljo, J. (2012.); Tehnike oplemenjivanja bilja, Sveučilište u Zadru, Odjel za ekologiju, agronomiju i akvakulturu, Zadar
6. Borojević, S. (1981.): Principi i metodi oplemenjivanja bilja, Poljoprivredni fakultet u Novom Sadu, Novi Sad
7. Buerstmayr, M., Matiasch, L., Mascher, F., Vida, G., Ittu, M., Robert, O., Holdgate, S., Flath, K., Neumayer, A., Buerstmayr, H. (2014.): Mapping of quantitative adult plant fiels resistance to leaf rust and stripe rust in two European winter wheat populations reveals co-location of three QTL conferring resistance to both rust pathogens, Theor Appl Genet (2014) 127
8. Chelkowski, J., Stepien, L. (2001.): Molekular markers for leaf rust resistance in wheat, J. Appl. Genet. 42(2)
9. Ellis, J. G., Lagudah, E. S., Spielmeyer, W., Dodds, P. N. (2014.): The past, present and future of breeding rust resistant, Frontiers in plant science, Volume 5
10. Imbaby,I. A., Mahmoud, M. A., Hassan, M. E. M., Abd-El-Aziz, A. R. M. (2014.): Identification of Leaf Rust Resistance Genes in Selected Egyptian Wheat Cultivars by Molecular Markers, Hindawi Publishing Corporation the Scientific World Journal Volume 2014

11. Jurković, D., Ćosić, J., Vrandečić, K. (2016.): Pseudogljive i gljive ratarskih kultura, Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Osijek
12. Španić, V.: Procedures and strategies in wheat breeding for resistance to disease, proceedings. 50th Croatian and 10th International Symposium on Agriculture
13. Korić, B. (1989.): Dostignuća u selekciji pšenice na otpornost prema nekim bolestima, Agronomski glasnik 4-5/1989.
14. Korić, B. (1993.): Geni otpornosti prema bolestima unošeni u genski kompleks hrvatskih sorata pšenice priznatih u republici Sloveniji, Zbornik predavanj in referatov 5. slovenskega posvetovanja o varstvu rastlin
15. Korzun, V. (2002): Use of molecular markers in cereal breeding, Cell. Mol Biol Lett 7
16. Kozumplik, V., Pejić, I. (2012.): Oplemenjivanje poljoprivrednog bilja u Hrvatskoj, Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet
17. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C., Appels., R., Xia, X. C. (2015-2016.): Catalogue of gene symbols for wheat: 2015-2016 supplement
18. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C., Xia, X. C. (2017.): Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement
19. Putnik-Delić, M. (2006.): Povezanost otpornosti prema *Puccinia triticina* u različitim fazama razvoja pšenice, Magistarski rad, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad
20. Putnik-Delić, M. (2009.): Otpornost pšenice prema uzročniku lisne hrđe (*Puccinia tritici*), Glasnik zaštite bilja 5
21. Rouse, M. N., Nava, I. C., Chao, S., Anderson, J. A., Jin, Y. (2012.): Identification of markers linked to the race Ug99 effective stem rust resistance gene Sr28 in wheat (*Triticum aestivum* L.), Theor Appl Genet 125
22. Španić, V. (2010.): Varijabilnost genotipova pšenice (Triticum aestivum L.) obzirom na FHB otpornost i genetsku divergentnost, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Osijek
23. Van der Plank, J. E. (1963.): Plant diseases: Epidemics and control, Academic Press, New York/London
24. Vida, G., Gál, M., Uhrin, A., Veisz, O., Hasan S., N., Flavell, A. J., Wang, Z., Bedő, Z. (2009.): Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance, Euphytica (2009) 170

25. Yu, Long-Xi, Mognounov, A., Wanyera, R., Keser, M., Singh, S. K., Sorrells, M. (2012.): Identification of Ug99 stem rust resistance loci in winter wheat germplasm using genome-wide association analysis, Theor Appl Genet 125
26. Zhang, W., Olson, E., Saintenac, C., Rouse, M., Abate, Z., Jin, Y., Akhunov, E., Pumphrey, M., Dubcovsky, J. (2010.): Genetic Maps of Stem Rust Resistance Gene Sr35 in Diploid and Hexaploid Wheat, Crop science, Vol. 50

INTERNETSKE STRANICE:

www.agroclub.com

https://www.poljinos.hr/proizvodi-usluge/psenica-jecam/