

UNIVERZITET U BEOGRADU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET

Darko Z. Stojićević

**HIBRIDNE FORME DIVLJEG SUNCOKRETA
HELIANTHUS ANNUUS L.:
RASPROSTRANJENOST, VARIJABILNOST I
REAKCIJA NA HERBICIDE ALS INHIBITORE**

Doktorska disertacija

Beograd, 2020.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF AGRICULTURE

Darko Z. Stojićević

**WEEDY SUNFLOWER *HELIANTHUS ANNUUS*
L.: DISTRIBUTION, VARIABILITY AND
REACTION TO ALS INHIBITOR HERBICIDES**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2020.

Komisija za pregled i odbranu:

Mentor: dr Sava Vrbničanin, redovni profesor

Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet

Članovi komisije: dr Dragana Božić, vanredni profesor

Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet

dr Dragana Miladinović, naučni savetnik

Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad

dr Slaven Prodanović, redovni profesor

Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet

dr Tijana Banjanac, naučni saradnik

Institut za biološka istraživanja " Siniša Stanković", Beograd

Datum odbrane:

Neizmernu zahvalnost dugujem svom mentoru, *prof. dr Savi Vrbničanin*, redovnom profesoru Poljoprivrednog fakulteta u Zemunu, na nesebično pruženoj podršci, znanju, usmeravanju i pomoći tokom čitavog naučnog rada i izrade doktorske disertacije. Roditeljski saveti, prijateljski višesatni razgovori, zdrava kritika i topla pohvala mentora pomogli su mi da istrajem na ovom putu.

Takođe, zahvalnost dugujem i *dr Dragani Miladinović*, naučnom savetniku Instituta za ratarstvo i povrtarstvo u Novom Sadu, na pomoći u razumevanju i sprovođenju molekularnih analiza, pruženom znanju iz oblasti hibridizacije suncokreta kao i velikoj pomoći pri pisanju doktorske disertacije.

Veliku zahvalnost dugujem i *prof. dr Dragani Božić*, vanrednom profesoru Poljoprivrednog fakulteta u Zemunu, na pomoći tokom "prvih koraka" ali i čitavih doktorskih studija, dobronamernim savetima, pomoći oko konstruisanja poljskih oglada, pregleda i pisanja naučnih radova.

Posebnu zahvalnost upućujem *dr Tijani Banjanac*, naučnom saradniku Instituta za biološka istraživanja "Siniša Stanković", za sav trud, preciznost, pedantnost i volju da mi pomogne i što više približi različite metode tokom molekularnih istraživanja. Tijani zahvaljujem i na savetima, prijateljskim razgovorima i rečima podrške.

Želim da se zahvalim i *prof. dr Slavenu Prodanoviću*, redovnom profesoru Poljoprivrednog fakulteta u Zemunu, na pomoći oko odabira adekvatnih metoda za statističku analizu podataka, pomoći oko genetičkog dela disertacije i razumevanju genoma suncokreta.

Zahvaljujem se *dr Danijeli Mišić* i njenom timu sa Instituta za biološka istraživanja "Siniša Stanković", na omogućenom radu i analizama u okviru svojih laboratorija.

Koleginicama *dr Aleksandri Dimitrijević* i *Markoli Saulić* zahvaljujem se na pomoći prilikom izvođenja poljskih oglada, obrade biljnog materijala, molekularnih analiza.

Zahvaljujem se i *dr Milanu Dragičeviću* i *dr Darku Miciću* na velikoj pomoći prilikom statističke obrade podataka.

Zahvaljujem se i Katedrama za pesticide i botaniku Poljoprivrednog fakulteta u Zemunu.

Najveću zahvalnost dugujem supruzi *Aleksandri* čija mi je nesebična i neizmerna ljubav, razumevanje i podrška bila najveća snaga i motivacija.

HIBRIDNE FORME DIVLJEG SUNCOKRETA *HELIANTHUS ANNUUS* L.: RASPROSTRANJENOST, VARIJABILNOST I REAKCIJA NA HERBICIDE ALS INHIBITORE

Sažetak

Rasprostranjenost korovskog suncokreta *Helianthus annuus* na teritoriji Republike Srbije praćena je tokom više godina pri čemu je evidentirano 200 lokaliteta sa populacijama pomenute vrste. Na osnovu terenskih zapisa izrađena je UTM mapa rasprostranjenosti korovskog suncokreta. Najveće populacije ove forme suncokreta (njih 17), analizirane su na nivou fenotipa- morfološki pri čemu je praćeno 13 kvantitativnih i 12 kvalitativnih parametara. Takođe, pored korovskog suncokreta analizirano je i pet hibrida gajenog suncokreta i tri populacije vrste *H. tuberosus*. Fenotipske ocene obavljene su uz pomoć deskriptora posebno prilagođenih za vrste roda *Helianthus*. Tokom dvogodišnjih oglada na otvorenom polju praćena je spontana hibridizacija tj. slobodna oplodnja između hibrida Sumo 1 PR, odnosno Rimi (tolerantnih na herbicide ALS inhibitore) i ostalih formi suncokreta: osetljivog hibrida, samoniklog suncokreta i korovskog suncokreta. Sa biljaka osetljivog hibrida, samoniklog i korovskog suncokreta na različitim udaljenostima od potencijalnog donora gena (toleratnog hibrida) prikupljeno je seme u cilju testiranja osetljivosti njihovog potomstva na herbicide. U trećoj godini je potomstvo iz dvogodišnjih oglada slobodne oplodnje tretirano odgovarajućim herbicidima (a.m. imazamoks i tribenuron-metil). Molekularna analiza sekvence AHAS gena imala je za cilj praćenje mutacije koja izaziva tolerantnost, odnosno rezistentnost kod potomstva iz slobodne oplodnje različitih formi suncokreta sa tolerantnim hibridima.

Dobijeni rezultati ukazali su da se korovski suncokret dominantno javljao na neobradivim površinama, dok je na određenim lokalitetima bio prisutan i u usevima. Najveće populacije korovskog suncokreta evidentirane su na lokalitetima Padinska Skela, Zbeg i Surčin (potez Galovica). Brojnost biljaka korovskog suncokreta u okviru analiziranih populacija kretala se od 0,75 do 10 biljaka/m² dok su se u okviru velikih populacija neretko sretale oaze sa izuzetno visokom brojnošću po jedinici površine (20-30 biljaka/m²). Dobijeni rezultati na osnovu fenotipske ocene ukazali su na jako izraženu intra i inter- populacionu varijabilnost među analiziranim populacijama korovskog suncokreta. Sa druge strane, među analiziranim hibridima gajenog suncokreta i populacijama vrste *H. tuberosus* varijabilnost praćenih parametara bila je znatno niža. Broj glavica po biljci, visina biljaka i parametri glavice (dužina i širina jezičastih cvetova, odnosno dužina i širina brakteja) su značajno uticali na razdvajanje proučavanih genotipova primenom analize glavnih komponenti (PCA). Hijerarhijskom klaster analizom jasno je izdvojen klaster visoke stabilnosti koji je obuhvatao hibride gajenog suncokreta, zatim klaster sa populacijama korovskog suncokreta jaćeg fitnesa i treći klaster, nešto niže stabilnosti, koji je obuhvatao biljke vrste *H. tuberosus* i populacije korovskog suncokreta slabijeg fitnesa.

Klijavost potomstva dobijenog iz oglada slobodne oplodnje bila je različita na nivou analiziranih godina i genotipova, pri čemu je najnižu klijavost ispoljilo potomstvo korovskog, zatim samoniklog i osetljivog hibrida suncokreta. Reakcije potomstva osetljivog hibrida, samoniklog i korovskog suncokreta na preporučene kolićine herbicida (a.m. imazamoks i tribenuron-metil) iz oglada slobodne oplodnje značajno su se

razlikovale. Naime, potomstvo čiji potencijalni donor gena je bio hibrid Rimi, preživelo je tretman herbicidom imazamoks u značajno većem procentu (30,5%) u odnosu na procenat preživljavanja herbicida tribenuron-metil (6%) od strane potomstva čiji je potencijalni donor gena bio hibrid Sumo 1PR. Molekularnom analizom sekvence AHAS gena kod potomstva korovskog suncokreta potvrđen je transfer gena u dva slučaja (4,54%) na udaljenosti od 30 i 120 m od donora gena tj. tolerantnog hibrida Sumo 1 PR.

Ključne reči: korovski suncokret, populaciona varijabilnost, slobodna oplodnja, reakcija potomstva na herbicide ALS inhibitore, transfer gena

Naučna oblast: Biotehničke nauke

Uža naučna oblast: Herbologija

UDK broj: 633.854.78:632.954(043.3)

WEEDY SUNFLOWER *HELIANTHUS ANNUUS* L.: DISTRIBUTION, VARIABILITY AND REACTION TO ALS INHIBITOR HERBICIDES

Summary

The distribution of the weedy sunflower, *Helianthus annuus*, on the territory of the Republic of Serbia was monitored over a span of several years, during which time 200 localities were recorded containing the species' populations. Based on the on-site records a UTM map of the distribution of the weedy sunflower was drawn up. The largest populations of this form of sunflower (17 of them) were analyzed on the phenotype level, monitoring 13 quantitative and 12 qualitative parameters. Also, besides the weedy sunflower, five hybrids of the cultivated sunflower and three populations of the *H. tuberosus* were analyzed. The phenotype evaluations were performed based on the descriptors especially adapted for the genus *Helianthus*. Over the two-year-long experiment in open field, spontaneous hybridization i. e. free pollination between the Sumo 1 PR hybrid, i.e. Rimi (tolerant of ALS inhibitor herbicides) and other forms of sunflower: a susceptible hybrid, volunteer plants and weedy sunflower plants, was monitored. Seeds were collected from the susceptible hybrid, volunteer plants and weedy sunflower, at different distances from the potential gene donor (the tolerant hybrid), in order to test their progeny's sensitivity to herbicides. In the third year the progeny of the two-year experiment was treated with the relevant herbicides (imazamox and tribenuron methyl). The molecular analysis of the AHAS gene sequence had a goal to monitor the mutation which causes the tolerance or the resistance of the progeny coming from spontaneous hybridization of the different forms of sunflower with the tolerant hybrids.

The results indicated that the weedy sunflower predominantly appeared on non-arable areas while at certain sites it was also present among the crops. The largest populations of the weedy sunflower were recorded on the sites of Padinska Skela, Zbeg and Surčin (area Galovica). The number of plants of the weedy sunflower within analyzed populations was from 0,75 to 10 plants per square meter, whereas within large populations there were often oases with very high infestation (20 to 30 plants per square meter). The results coming from the phenotype evaluation indicated a strong intra- and inter-population variability among the analyzed populations of the weedy sunflower. On the other hand, among the analyzed hybrids of the cultivated sunflower and the populations of the *H. tuberosus* species the variability of the monitored parameters was significantly lower. The number of heads per plant, plant height and the head parameters (the length and width of the ray flowers, i.e. the length and width of the bracts) significantly influenced the separation of the observed genotypes by the application of the principal components analysis (PCA). By the hierarchical cluster analysis a high stability cluster was clearly distinguished, and it included the cultivated sunflower hybrids, then there were the weedy sunflower populations cluster with higher fitness level and the third cluster, of lower stability, including *H. tuberosus* species plants and the weedy sunflower populations of lower fitness level.

The germination rates of the progeny which resulted from the spontaneous hybridization experiment were different on the level of analyzed years and genotypes, where the lowest germination rate was of the progeny of weedy sunflower, then the volunteer plants and the susceptible hybrid sunflower. The reactions of the progeny of the susceptible hybrid, volunteer sunflower plants and the weedy sunflower to the recommended doses of the relevant herbicides (imazamox and tribenuron methyl) from

the spontaneous hybridization experiment were significantly different. Namely, the progeny whose potential gene donor was Rimi hybrid, survived the treatment with imazamox herbicide in significantly higher percentage (30,5%) compared to the survival rates after the tribenuron-methyl treatment (6%) of the progeny whose potential gene donor was Sumo 1PR hybrid. By the molecular analysis of the AHAS gene sequence of the weedy sunflower progeny, gene has been confirmed in two instances (4,54%) at the distances of 30 and 120 meters from the gene donor, i.e. the Sumo 1PR tolerant hybrid.

Key words: weedy sunflower, population variability, spontaneous hybridization, progeny reaction to ALS inhibitor herbicides, gene flow

Scientific area: Biotechnical sciences

Specialized scientific field: Weed science

UDK number: 633.854.78:632.954(043.3)

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. CILJ ISTRAŽIVANJA	3
3. PREGLED LITERATURE	4
3.1. Poreklo i rasprostranjenost suncokreta <i>Helianthus annuus</i> L.	4
3.2. Populaciona varijabilnost korovskog suncokreta	6
3.3. Herbicidi ALS inhibitori.....	8
3.3.1. Tribenuron-metil	10
3.3.2. Imazamoks.....	11
3.4. Tolerantnost gajenog suncokreta na herbicide ALS inhibitore.....	11
3.5. Rizici od transfera gena tolerantnosti sa hibrida suncokreta na srodnike.....	13
3.5.1. Potvrđeni slučajevi transfera gena između različitih formi <i>H. annuus</i>	14
3.6. Štetnost korovskog suncokreta i mogućnosti suzbijanja.....	16
4. MATERIJAL I METODE	18
4.1. Kartiranje rasprostranjenosti korovskog suncokreta	18
4.2. Fenotipska ocena.....	18
4.3. Poljski ogledi	19
4.3.1. Slobodna oplodnja.....	20
4.3.2. Biotest	22
4.3.3. Meteorološke prilike	22
4.4. Analiza strukture AHAS gena na molekularnom nivou.....	25
4.4.1. Biljni materijal.....	25
4.4.2. Izolacija i provera kvaliteta i kvantiteta DNK	25
4.4.3. Umnožavanje sekvence AHAS gena	25
4.4.4. Restrikciona digestija delova sekvence AHAS gena	26
4.4.5. Vizuelizacija produkata PCR reakcije i digestije restrikcijom enzimima.....	26
4.5. Statistička obrada podataka	27

5. REZULTATI	28
5.1. Rasprostranjenost korovskog suncokreta u Srbiji.....	28
5.2. Populaciona varijabilnost korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija <i>H. tuberosus</i>	32
5.2.1. Kvantitativni parametri	32
5.2.2. Kvalitativni parametri.....	47
5.3. Diferenciranost populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija <i>H. tuberosus</i> na osnovu parametara fenotipske varijabilnosti	55
5.3.1. Hijerarhijska klaster analiza (HCA).....	55
5.3.2. Analiza glavnih komponenti (PCA)	57
5.3.3. Nemetričko multidimenzionalno skaliranje (NMDS)	59
5.3.4. Razdvajanje na osnovu rekurzivne deobe	60
5.4. Reakcija potomstva iz slobodne oplodnje na herbicide ALS inhibitore.....	61
5.4.1. Reakcija potomstva na tribenuron-metil.....	61
5.4.2. Reakcija potomstva na imazamoks.....	63
5.5. Molekularna analiza AHAS gena kod potomstva iz slobodne oplodnje.....	66
6. DISKUSIJA	69
6.1. Rasprostranjenost korovskog suncokreta na teritoriji Republike Srbije	69
6.2. Širenje korovskog suncokreta	71
6.3. Upporedna analiza populacione varijabilnosti	72
6.3.1. Kvantitativni parametri	73
6.3.2. Kvalitativni parametri.....	76
6.4. Diferenciranost korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija <i>H. tuberosus</i>	77
6.5. Reakcija potomstva iz slobodne oplodnje na tribenuron-metil i imazamoks	78
6.6. Molekularna analiza AHAS gena kod potomstva iz slobodne oplodnje.....	81
7. ZAKLJUČAK	83
8. LITERATURA	86
Biografija kandidata	98

Izjava o autorstvu	99
Izjava o istovetnosti štampane i elektronske verzije doktorskog rada.....	100
Izjava o korišćenju	101

1. UVOD

Suncokret (*Helianthus annuus* L.) je jednogodišnja gajena biljka koja pripada rodu *Helianthus*, porodici *Asteraceae/Compositae* (glavočike) i ima veliki privredni značaj. Rod *Helianthus* obuhvata oko 67 vrsta među kojima ima jednogodišnjih i višegodišnjih (Kholghi i sar., 2011). Predstavnici ovog roda odlikuju se izraženom fenotipskom i genetičkom varijabilnošću što je najuočljivije na nivou izgleda habitusa divljeg, korovskog, ukrasnog, biljaka samoniklog useva, kao i hibrida gajenog suncokreta (Ribeiro i sar., 2010). Vrste ovog roda su autohtono prisutne u Severnoj Americi i procenjuje se da datiraju pre više od 4.000 godina (Muller i sar., 2009) odakle su se proširile na celo područje SAD, Kanade i Meksika a kasnije manje-više i po celom svetu (Ribeiro i sar., 2010).

Suncokret je u 16. veku iz Severne Amerike prenet u Evropu preko Španije (Putt, 1997; Meyer i Purugganan, 2013; Olsen i Wendel, 2013), gde je prvo uzgajan kao ukrasna biljka, da bi se kao uljana biljka počeo gajiti u Rusiji, tačnije Krasnodaru gde je urađena hibridizacija, a potom i u drugim evropskim zemljama i širom sveta (Muller i sar., 2009). U Rusiji je 1860. godine počela selekcija i oplemenjivanje suncokreta sa ciljem povećanja sadržaja ulja. Rezultat tih postupaka bilo je povećanje sadržaja ulja sa 28% na 50% (Putnam i sar., 1990). Na površinama na kojima se gaji suncokret, naredne godine se mogu javiti samonikle biljke koje predstavljaju korov za dati usev. Dužim održavanjem samoniklog useva na nekoj površini dolazi do slobodne oplodnje i razmene genetičkog materijala sa drugim genotipovima suncokreta što vodi do stvaranja korovskog suncokreta. Jedna od teorija pojave korovskog suncokreta (weedy sunflower) zasniva se na hipotezi da je on nastao u procesu hibridizacije samoniklog i gajenog suncokreta pri proizvodnji semena. Korovski suncokret se javlja uz puteve, potoke, na obradivim površinama, međama, uvratinama, zaparloženim površinama i na tim površinama predstavlja veoma agresivnu i invazivnu korovsku biljku (Vrbničanin i sar., 2004; Vrbničanin i Božić, 2014). Prema Pravilniku o listama štetnih organizama i listama bilja i biljnih proizvoda i propisanih objekata (Sl. glasnik R. Srbije br. 7/2010) *Helianthus annuus-ruderales* je svrstan na listu IA deo II, tj. u grupu štetnih organizama za koje je poznato da su prisutni na području Srbije i čije je unošenje i širenje u Srbiji zabranjeno. To je čest korov okopavina, strnih žita, voćnjaka, vinograda i ruderalnih staništa (Vrbničanin i Šinžar, 2003). Jedini divlji srodnik gajenog suncokreta na našem prostoru je vrsta *Helianthus tuberosus* L. kod naroda poznata kao čičoka. Čičoka ima veliki značaj u prehrambenoj industriji i medicini zbog visokog sadržaja inulina u krtolama. Čičoka se jako dugo koristi kao izvor pozitivnih osobina koje se hibridizacijom prenose na gajeni suncokret i omogućavaju mu znatno veću otpornost na bolesti, štetočine i volovod (*Orobanche cumana*) (Vasić i sar., 2002; Altagić i Terzić, 2006).

Korovski suncokret se od gajenog suncokreta može razlikovati po izraženom grananju, visini, prisutnosti pigmenta antocijana u različitim organima (Muller i sar., 2009), prisustvu mnogobrojnih glavica po biljci (Božić, 2005), relativno malim ahenijama (semenom) koje se oslobađaju tokom zrenja, dormantnosti i lomljivosti semena (Muller i sar., 2009). Gajeni i korovski suncokret su reproduktivno kompatibilni a istraživanja su pokazala da kada rastu u blizini mogu se lako ukrštati (Ureta i sar., 2008b).

Korovski suncokret često je prisutan u usevima gde izaziva značajno smanjenje prinosa koje se može kretati 40-64% kod kukuruza (Deines i sar., 2004), 28-31% kod šećerne repe, 17-19% kod soje, 5-33% kod ozime pšenice (Novak, 2009). Lošom poljoprivrednom praksom, nepoštovanjem plodoreda i neadekvatnom primenom mera suzbijanja korova (uključujući i herbicide) sve češće se javlja smanjena osetljivost korovskog suncokreta na herbicide različitih hemijskih grupa.

2. CILJ ISTRAŽIVANJA

Uzimajući u obzir postojeći problem sa korovskim suncokretom u biljnoj proizvodnji, cilj ove doktorske disertacije je da se:

- utvrdi rasprostranjenost korovskog suncokreta na teritoriji Republike Srbije, utvrdi veličina populacija i brojnost biljaka kod većih populacija, kao i nivo zakorovljenosti useva korovskim suncokretom;

- uz pomoć fenotipskih deskriptora i uz primenu metoda multivarijacione analize prouči intra- i interpopulaciona varijabilnost korovskog suncokreta, odabranih hibrida gajenog suncokreta i populacija vrste *H. tuberosus* za definisane kvantitativne i kvalitativne morfološke parametre;

- u poljskim uslovima proveri da li tokom spontanog ukrštanja (slobodne oplodnje) dolazi do transfera AHAS gena odgovornog za tolerantnost na herbicide ALS inhibitore (imazamoks i tribenuron-metil) sa tolerantnih hibrida na osetljivi hibrid, samonikli usev i korovski suncokret *H. annuus*;

- testira osetljivost potomstva dobijenog iz slobodne oplodnje tolerantnih hibrida i ostalih genotipova suncokreta (osetljivog hibrida, samoniklog useva i korovskog suncokreta) na preporučene količine primene herbicida ALS inhibitora (imazamoks, tribenuron-metil);

- na molekularnom nivou proveri da li je ili nije kod potomstva osetljivog hibrida, samoniklog useva i korovskog suncokreta dobijenog iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena tolerantnosti (na herbicide ALS inhibitore) bio hibrid Sumo 1PR došlo do transfera gena.

3. PREGLED LITERATURE

3.1. Poreklo i rasprostranjenost suncokreta *Helianthus annuus* L.

Suncokret pripada rodu *Helianthus* (familiji *Asteraceae/Compositae*, glavočike) koji obuhvata oko 67 vrsta (Kholghi, 2011). Vrste ovog roda su autohtono prisutne u Severnoj Americi i procenjuje se da datiraju pre više od 4.000 godina (Muller i sar., 2009), odakle se proširio na celo područje SAD, Kanade i Meksika a kasnije manje-više i po celom svetu (Ribeiro i sar., 2010). Nekoliko vrsta ovog roda su retke, neke su česti cenobionti prirodne vegetacije na američkom kontinentu, a značajan broj vrsta se ponaša kao antropofite koje zakorovljuju oranice ili druga antropogena staništa. Samo nekoliko vrsta ovog roda čovek gaji, a među njima su najzastupljeniji *Helianthus annuus* L. (gajeni suncokret) i *H. tuberosus* L. (čičoka) (Heiser, 1978). Vrsta *H. annuus* je jednogodišnja dikotila sa diploidnim brojem hromozoma, $2n = 2x = 34$ ($n = 17$) (Fick, 1989; Ureta i sar., 2008a). Postoje dva tipa ovog suncokreta, jedan za dobijanje ulja i drugi za konditorske proizvode (Salunkhe i sar., 1999). Pre privođenja kulturi, Indijanci su ga koristili za ishranu, kao izvor boje za tekstil, u ceremonijalne svrhe, za ishranu životinja i u narodnoj medicini (Soleri, 1993; Mandel i sar., 2014). Takođe, vrsta *H. tuberosus* potiče iz istočnih delova SAD i Meksika, ima veliki značaj u poljoprivredi i različitim granama industrije. Za razliku od gajenog suncokreta, vrsta *H. tuberosus* je heksaploid ($2n = 102$). Čičoka se upotrebljava u prehrambenoj industriji i u medicinske svrhe zbog svoje hranljive vrednosti i sadržaja inulina u krtolama, dok se nadzemni deo biljke sa krtolama može koristiti za dobijanje biodizela (Kays i Nottingham, 2008; Diederichsen, 2010; Kou i sar., 2014). Pored navedenog, fermentacijom ugljenih hidrata iz krtola čičoke moguće je dobiti od 4 do 4,7 t/ha etanola (Walker, 2010; Ruttanaprasert i sar., 2014). Čičoka je na našim prostorima jedini divlji srodnik gajenog suncokreta. Na praćenju i hibridizaciji vrste *H. tuberosus* i gajenog suncokrata *H. annuus* na našim prostorima radi se duže od 40 godina (Škorić i Vanzozi, 1984; Dozet i sar., 1994). Čičoka je jako varijabilna vrsta koja poseduje veliki broj gena koji kontrolišu rezistentnost na značajan broj bolesti i štetočina gajenog suncokreta (Vasić i sar., 2002). Hibridizacijom hibrida gajenog suncokreta sa čičokom utiče se na značajno povećanje otpornosti hibrida suncokreta na najbitnije bolesti, štetočine i parazitnu korovsku vrstu *Orobanche cumana* (volovod) (Altagić i Terzić, 2006).

Prvi pisani dokaz o prisutstvu suncokreta u Evropi sačinio je poznati belgijski herbolog Rembert Dodoens 1568. godine (Jocić i sar., 2015). Suncokret je zatim prenet u Francusku, Englesku, Nemačku i ostale evropske zemlje, gde je prvo gajen kao ukrasna biljka (Todorović i Komljenović, 2007), a kao usev prvo počinje da se gaji u Rusiji sredinom XVIII veka (Vranceanu, 2000; Bervile i sar., 2005; Corbi, 2017). Značajan napredak u selekciji uljanih genotipova suncokreta nastao je u eksperimentalnim stanicama bivšeg Sovjetskog Saveza u Krasnodaru, Saratovu i Rostovu početkom XX veka (Vranceanu, 1977; Cantamutto, 2008). U ovu svrhu osnovan je veliki broj oplemenjivačkih centara i u Evropi: Rumunija, Bugarska, Mađarska, Srbija i Francuska (Jocić i sar., 2015). Prva istaživanja na temu tolerantnih hibrida suncokreta na teritoriji Republike Srbije sprovedli su Jocić i sar. (2001) što je rezultiralo dobijanjem prvih hibrida tolerantnih na imidazolinone i stvaranja Clearfield tehnologije (Jocić i sar., 2004). Ubrzo nakon toga, 2007. godine stvoreni su i hibridi suncokreta tolerantni na sulfoniluree (a.m. tribenuron-metil) (Jocić i sar., 2011) da bi se od 2016. godine na tržištu moglo naći ukupno sedam hibrida ovog tipa tolerantnosti (Cvejić i sar., 2016). Oba tipa tolerantnosti kod hibrida suncokreta omogućila su efikasno

suzbijanje mnoštva značajnih korova u usevu suncokreta (Malidža i sar., 2004; Malidža i sar., 2006).

Suncokret se danas gaji na preko 27,5 miliona hektara sa prosečnim prinosom od oko 1,98 t ha⁻¹ (FAOSTAT, 2018). U Srbiji suncokret je najznačajnija uljarica, koja već godinama daje stabilne prinose (Miklić i sar., 2011).

Divlji i korovski suncokret *H. annuus* su rašireni u mnogim zemljama, a pre svega u nekoliko vodećih zemalja po proizvodnji suncokreta: Argentina, Francuska, Italija, Srbija, Španija (Presotto i sar., 2011) i SAD (Faure i sar., 2002). Postoji više hipoteza o poreklu korovskog suncokreta u Evropi, odnosno, na područjima gde divlji suncokret *H. annuus* nije autohtona vrsta. Jedna od hipoteza o poreklu "evropskog korovskog suncokreta" zasniva se na teoriji da on nastaje na poljima semenske proizvodnje pri spontanom oprašivanju linija majke od strane biljaka koje spontano rastu u blizini (biljke samoniklog useva) na obradivim i neobradivim površinama. Druga teorija o poreklu korovskog suncokreta se bazira na tome da on nastaje u procesu spontane hibridizacije između biljaka samoniklog useva i drugih samoniklih, podivljalih i divljih formi suncokreta *H. annuus* (Muller i sar., 2010), što je prema našem viđenju raširenosti korovskog suncokreta u Srbiji verovatnija teorija (Vrbničanin i sar., 2014; Vrbničanin i Stojićević, 2015; Stojićević i sar., 2017). Takođe, jedna od teorija porekla korovskog suncokreta u Evropi podržava viđenje da je on nastao u procesu spontane hibridizacije jednogodišnjih dekorativnih vrsta, koje se često gaje po vrtovima, sa gajenim suncokretom (Faure i sar., 2002).

U Francuskoj, Faure i sar. (2002) ukazuju na prisustvo i širenje samoniklih biljaka suncokreta u usevu pšenice, graška i soje. Smatra se da je u Španiji i Francuskoj oko 15% površina pod gajenim suncokretom zakorovljeno korovskim suncokretom, i da se gubici u prinosu useva na veoma zakorovljenim parcelama kreću i do 50% (Muller i sar., 2009). Generalno, poreklo korovskog suncokreta u Evropi još nije potpuno razjašnjeno, a opseg genetičke varijabilnosti između korovskog i hibrida gajenog suncokreta je nesumnjivo veliki, mada još uvek nije dovoljno proučen (Faure i sar., 2002). Populacije korovskog suncokreta u Francuskoj se morfološki razlikuju i predstavljaju kombinaciju osobina tipičnih divljih i hibrida gajenog suncokreta. Takođe, u centralnoj Italiji korovski suncokret predstavlja ozbiljan problem na obradivim i neobradivim površinama. Prvi podaci o pojavi korovskog suncokreta datiraju iz 1986. godine, kada je evidentirano njegovo prisustvo u različitim usevima gde prethodnih godina nije gajen suncokret (Monotti i Bonciarelli, 1992). Cagiotti i sar. (1994) potvrđuju pojavu ove forme suncokreta u okolini Peruđe. Generalno, na području centralne Italije konstatovano je širenje populacija korovskog suncokreta duž rubova parcela, uz kanale i puteve, a u nekim područjima se šire sa rubova njiva u parcele. Danas se korovski suncokret na području centralne Italije može naći u mnogim usevima: kukuruz, šećerna repa, duvan, paradajz, lucerka, ječam, pšenica itd. Osim toga, ove forme suncokreta javljaju se i na parcelama gde pet i više godina nije gajen suncokret (Vischi i sar., 2006). Takođe, Holec i sar. (2005) navode prisutnost korovskog suncokreta u centralnoj Evropi.

Na našim prostorima korovski suncokret je u invaziji (Vrbničanin i sar., 2004; Saulić i sar., 2013a; Vrbničanin i Božić, 2014) i identifikovan je na mnogim područjima sa intenzivnom proizvodnjom suncokreta (Stanković-Kalezić i sar., 2007a, b; Vrbničanin i Stojićević, 2015; Vrbničanin i sar., 2017). Prvi put suncokret kao korov (*Helianthus annuus* L. - *ruderalis*) pominje Rađenović na području Kosova i Metohije 1978. godine. Nakon tog perioda u literaturi nema podataka o prisutnosti i širenju suncokreta kao korova kod nas. Tek 2007. godine Stanković-Kalezić (2007) i Stanković-Kalezić i sar. (2007a) beleže prisustvo ove korovske vrste na ruderalnim staništima na području Pančevačkog rita, pri

čemu navode njeno prisustvo u šest biljnih zajednica. Najveći stepen prisutnosti je zabeležen u zajednici *Matricario-Helianthetum annuue*, gde je korovski suncokret edifikatorska vrsta zajednice. U odnosu na pokrovnost zajednice, koja je iznosila 11018, pokrovnost korovskog suncokreta je bila 5439, tj. oko 49% u odnosu na ukupnu pokrovnost opisane zajednice (Stanković-Kalezić i sar., 2007b). Takođe, prema usmenim podacima Janka Šešića (2012) korovski suncokret je prisutan na području južnog Srema već duže od dve decenije. Na kraju, prema najnovijim istraživanjima prisustvo korovskog suncokreta je zabeleženo na širem području Beograda, Banata, Bačke i Stiga (Vrbničanin i sar., 2014; Vrbničanin i Stojićević, 2015; Stojićević i sar., 2017).

Osim korovskog suncokreta, na površinama gde se intenzivno gaji suncokret učestalo se javljaju samonikle biljke useva suncokreta. Samonikli usev suncokreta je po pravilu slabijeg fitnesa, sa izraženom centralnom glavicom i apikalnim tipom grananja koje nosi nekoliko sitnih glavica. Ove samonikle biljke javljaju se kao rezultat osipanja semena tokom žetve useva, i osuto seme najčešće niče u narednoj vegetaciji. Kao takve, ne formiraju stabilne populacije i mogu se vrlo lako suzbiti agrotehničkim i hemijskim merama i poštovanjem plodoređa. Međutim, ukoliko opstanu na nekoj površini par sezona i ukrste se sa drugim formama suncokreta (starijim populacijama), može doći do progresivnog povećanja fitnesa takvih populacija. Osim toga, poseban problem predstavljaju samonikle biljke poreklom sa hibrida suncokreta tolerantnih na herbicide ALS inhibitore (a.s. imazamoks - hemijska grupa imidazolinoni, tribenuron-metil - hemijska grupa sulfoniluree), jer mogu da nose gen odgovoran za toleranciju na pomenute herbicide, pa se kao takve ponašaju kao rezistentni korovski biotipovi (Faure i sar., 2002; Anderson, 2007).

3.2. Populaciona varijabilnost korovskog suncokreta

Korovski suncokret se jasno razlikuje od gajenih hibrida i samoniklih biljaka (samoniklog useva) koje se sreću u pojasu gajenja suncokreta u Evropi uključujući i Srbiju. Takođe, između populacija korovskog suncokreta postoji veoma izražena fenotipska varijabilnost. Osnovne interpopulacione razlike se ogledaju u: (1) jako razgranatom stablu čije grananje može da bude od osnove ili polovine visine biljke, (2) velikoj brojnosti sitnih glavica, (3) prisustvu antocijana u različitim biljnim organima, kao i (4) različitoj obojenosti, prošaranosti i dimenzijama ahenija (Vrbničanin i sar., 2010, 2017; Saulić i sar., 2013b; Trifković i sar., 2013; Dimitrijević i sar., 2014; Stojićević i sar., 2016). Biljke korovskog suncokreta formiraju **korenov sistem** vretenastog tipa koji je veoma razgranat, odnosno značajno je razvijeniji od korenovog sistema gajenog suncokreta i prodire duboko u podlogu. Vischi i sar. (2006) ističu da korovski suncokret prisutan na području centralne Italije fenotipski podseća na gajeni suncokret ali formira znatno razvijeniji korenov sistem.

Stablo korovskog suncokreta je uspravno, razgranato i prekriveno stršećim dlakama (Slika 1). Visina stabla je varijabilna, odnosno, stablo je visoko od nekoliko desetina santimetara pa do četiri metra (Reagon i Snow, 2006). Za razliku od gajenog suncokreta koji se ne grana, kod divljeg i korovskog suncokreta gen odgovoran za grananje je dominantan tako da su biljke korovskog i divljeg suncokreta najčešće od osnove razgranate (Reagon i Snow, 2006). U odnosu na grananje stabla (Slika 1) mogu se razlikovati četiri tipa grananja: 1) razgranat u osnovi (basal branching), 2) razgranat pri vrhu (top branching), 3) razgranat sa centralnom glavicom (full branched with main head)



Slika 3. Izgled glavica korovskog suncokreta (2013, orig.)

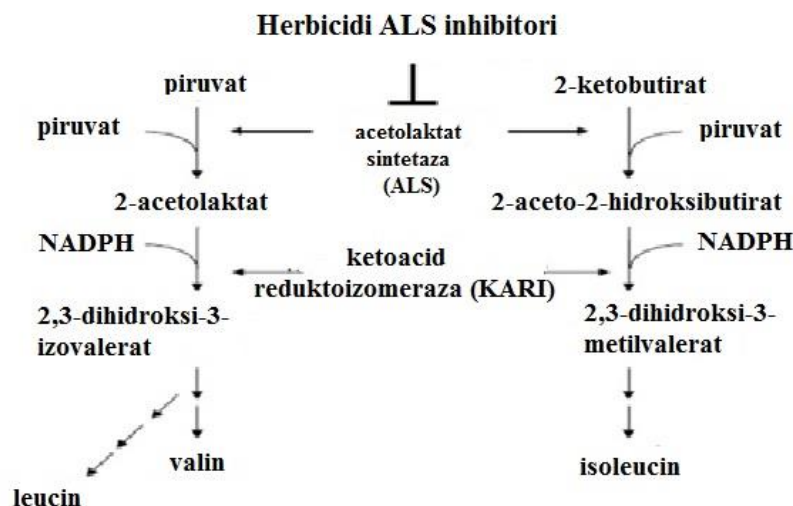
Broj glavica po biljci se kreće od jedne kod hibrida gajenog suncokreta, par glavica kod biljaka samoniklog useva, nekoliko desetina kod korovskog suncokreta (Vrbničani i sar., 2014) i do nekoliko stotina kod pravog divljeg suncokreta. Što je broj glavica veći prečnik glavica je manji (Todorović i Komljenović, 2007; Ureta i sar., 2008).

Plod suncokreta kao i ostalih glavočika je ahenija, klinastog oblika sa papusom od 2 tanke čekinje koje rano otpadaju (Vrbničani i Šinžar, 2003). Ahenije divljeg i korovskog suncokreta su znatno sitnije, različito nijansirane sivo-braon bojom i prekrivene gustim maljama (Perez i sar., 2006; Nooryazdan i sar., 2010).

3.3. Herbicidi ALS inhibitori

Inhibitori acetolaktat-sintetaze (acetohidroksi kisele sintetaze) (ALS/AHAS inhibitori) predstavljaju grupu herbicida koja ima široku primenu u biljnoj proizvodnji širom sveta. To su herbicidi čiji se mehanizam delovanja zasniva na inhibiciji aktivnosti ALS enzima i predstavljaju najbrojniju grupu herbicida sa 54 aktivne supstance koje pripadaju jednoj od pet hemijskih grupa: sulfoniluree (SU), triazolopirimidini (TP), pirimidiniltio (ili oks)-benzoati (PTB), sulfonilamino-karboniltriazolinoni (SCT) i imidazolinoni (IMI). U odnosu na sve navedene hemijske grupe SU herbicidi su najzastupljeniji (oko 30 komercijalizovanih herbicida) (Mallory-Smith i Retzinger, 2003; Yu i Powles, 2014).

U procesu sinteze esencijalnih aminokiselina valina, leucina i izoleucina učestvuju četiri enzima (Brayan, 1980). Enzim acetolaktat-sintetaza (ALS) katalizuje prvu reakciju u biosintezi leucina, valina i izoleucina iz piruvata. Za svoju aktivnost ovaj enzim zahteva vitamin tiamin, pirofosfat, jon Mg i FAD (flavin adenin dinukleotid). ALS enzim katališe: a) kondenzaciju dva molekula piruvata do acetolaktata koji dalje dovodi do sinteze valina i b) kondenzaciju jednog molekula piruvata sa α -ketobutiratom (oksibutirat) do α -aceto- β -hidroksibutiratom koji dalje dovodi do sinteze izoleucina (Shema 1).



Shema 1. Put sinteze aminokiselina i mesto delovanja herbicida ALS inhibitora (Masaki i sar., 2013)

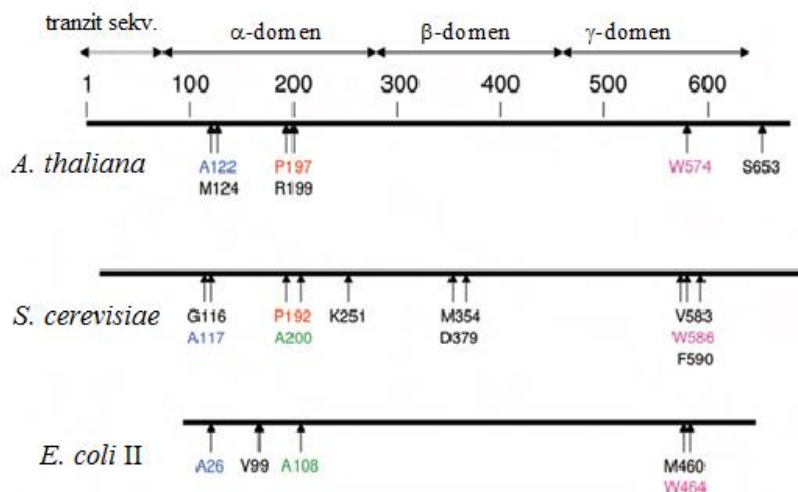
Prvi komercijalni SU herbicid, hlorsulfuron (preparat Glean®) uvela je 1982. godine kompanija DuPont za suzbijanje korova u usevima strnih žita (Kramer i Schirmer, 2007). Gotovo istovremeno, kompanija Cyanamid je sintetisala strukturalno novu hemijsku grupu herbicida, IML, ali sa istim mehanizmom delovanja (inhibitori ALS enzima) (Shaner i sar., 1984). ALS enzim je odgovoran za biosintezu aminokiselina valina, leucina i izoleucina (Duggleby i Peng, 2000). U zavisnosti od hemijske strukture, herbicidi ALS inhibitori obuhvataju više grupa jedinjenja, koja imaju široku primenu u suzbijanju višegodišnjih i jednogodišnjih uskolisnih i širokolisnih korova. To su herbicidi koji se primenjuju u malim količinama, povoljnih su eko-toksikoloških svojstava i visoke selektivnosti prema velikom broju gajenih biljaka. Efekti primene su vidljivi relativno brzo u vidu: zaostajanja u porastu, obezbojavanja lisnih nerava, propadanja terminalnih pupoljaka, hloroze, nekroze i propadanja celih biljaka.

Ubrzo nakon uvođenja u primenu ovih herbicida potvrđeni su prvi slučajevi rezistentnosti i to kod korovskih vrsta *Lactuca serriola* L. i *Kochia scoparia* L. na hlorsulfuron (Shaner, 1992). Od tada do danas kod 165 korovskih vrsta (101 dikotile i 64 monokotile) potvrđena je rezistentnost na herbicide ALS inhibitore (Heap, 2020).

U većini slučajeva rezistentnost nastaje kao rezultat mutacija na jednom nukleotidu (polimorfizam jednog nukleotida, SNP) u okviru AHAS gena, ali na različitim mestima na proteinu, tj. α , β i γ domenu (Shema 2) (Pang i sar., 2004). Do sada je poznato da se mutacije mogu javiti na osam mesta u aminokiselinim ostacima: Ala-122, Pro-197, Ala-205, Asp-376, Arg-377, Trp-574, Ser-653 i Gly-654, pri čemu su moguće 26 aminokiselinske supstitucije (Powles i sar., 2010; Beckie i sar., 2012; Tranel i sar., 2014).

Najčešća mutacija je supstitucija prolina (Pro) na poziciji (kodonu) 197 sa više aminokiselina u α -domenu (Pro-197-Ser/Leu/Thr/Gln/Ala/Asn/His/Tyr/Arg/Glu/Ile). Jedna ili više od navedenih mutacija su potvrđene kod vrsta: *K. scoparia*, *Descurainia Sophia* (L.) Webb., *Papaver rhoeas* L., *Lolium rigidum* Gaud., *Apera spica-venti* (L.) Beauv itd. Osim navedenih mutacija čest uzrok rezistentnosti je i supstitucija aminokiseline triptofana (Trp) na poziciji 574 sa leucinom (Leu) ili metioninom (Met) ili glicinom (Gly)

(Trp-574-Leu/Met/Gly), što je takođe potvrđeno kod više korovskih vrsta, kao i ukrštena rezistentnost sa SU, IMI i TP herbicidima (Beckie i Tardif, 2012; McElroy i sar., 2013; Riar i sar., 2015).



Shema 2. Mesta mutacija na ALS enzimu kao rezultat razvoja rezistentnosti na herbicide ALS inhibitore (Pang i sar., 2004)

Kaundun i sar. (2012) objašnjavaju mogućnost pojave dve ili više mutacija u okviru AHAS gena koji izazivaju ukrštenu rezistentnost kao *L. rigidum* gde je potvrđena homozigotna rezistentnost usled mutacije na poziciji Pro-197 i heterozigotna rezistentnost usled mutacije na poziciji Trp-574. Kolkman i sar. (2004) identifikovali su tri gena koji kodiraju AHAS katalitičku jedinicu (Ahas1, Ahas2, Ahas3). Ahas1 je multialelni lokus na kome su svi tipovi mutacija koje izazivaju rezistentnost na herbicide kod suncokreta (Sala i sar., 2008). Za razliku od rezistentnosti bazirane na mutacijama na primarnom mestu delovanja herbicida (target-site) postoji i drugi tip rezistentnosti kao rezultat metabolizma, smanjenog usvajanja i nedovoljne translokacije, kao i dekompermentacije (sekvestracije) herbicida koji je sa deleko manje potvrđenih slučajeva (Yu i Powles, 2014).

Osim toga, mnoge korovske vrste rezistentne na herbicide ALS inhibitore razvile su multiplu rezistentnost koja pored ALS inhibitora uključuje rezistentnost i na druge mehanizme delovanja herbicida, npr. auksine, EPSPS (5-enolpiruvatšikimat 3-fosfat-sintetaza) i ACC (acetil-CoA-karboksilaza) inhibitore (Beckie i Tardif, 2012; Preston i sar., 2013; McElroy i sar., 2013; Yu i Powles, 2014; Liu i sar., 2016).

3.3.1. Tribenuron-metil

Tribenuron-metil je aktivna supstanca iz grupe SU herbicida (Shema 2) koju biljke usvajaju preko lista i korena i transportuju floemom ili ksilemom, odnosno kreće se simplastom ili apoplastom. Ovaj herbicid zaustavlja deobu ćelija inhibirajući biosintezu esencijalnih aminokiselina valina i izoleucina. Osetljive biljke zaostaju u porastu odmah nakon njihove primene i za 7-21 dan potpuno propadaju.

Primenjuje se za suzbijanje širokolisnih korova u pšenici i novijim hibridima suncokreta (Sumo) tolerantnim na herbicide ALS inhibitore (Jocić i sar. 2011; Cvejić i sar., 2016). Komercijalni nazivi preparata na bazi ove aktivne supstance su: Express, Granstar, Pointer itd. (Du Pont).

3.3.2. Imazamoks

Imazamoks pripada grupi IMI herbicida koji kao i tribenuron-metil (SU herbicid) inhibira aktivnost ALS enzima odgovornog za biosintezu aminokiselina valina, leucina i izoleucina. IMI herbicidi se koriste za suzbijanje širokog spektra uskolisnih i širokolisnih korova u leguminozama (soja, pasulj, grašak, lucerka, crvena detelina) i tolerantnim hibridima suncokreta (Rimi hibridi), kao i za suzbijanje parazitske cvetnice volovoda (*Orobancha* sp.). Brzo se asporbuje preko listova i nešto sporije korenom, a transportuje ksilemom i floemom. Kod nekih korovskih vrsta sporo se transportuje usled stvaranja slabo pokretnih jedinjenja u procesu metabolizma. S obzirom da imaju nisku toksičnost za sisare, prihvatljiv efekat na životnu sredinu kao i visoku efikasnost pri niskim količinama primene, ova grupa jedinjenja predstavljala je dobar model za dobijanje tolerantnih useva. Naime, klasičnim metodama selekcije i ukrštanja dobijeni su usevi kukuruza, pšenice, pirinča, uljane repice i suncokreta tolerantni na IMI herbicide (Tan i sar., 2005). U vezi sa ovim od 1992. godine počinje njihova masovna primena u usevima tolerantnim na ovu grupu herbicida (Clearfield i Clearfield plus sistem). Imazamoks na poziciji pet piridinskog prstena ima CH₃-O-CH₂ funkcionalnu grupu po čemu se razlikuje od ostalih analoga ove grupe.

3.4. Tolerantnost gajenog suncokreta na herbicide ALS inhibitore

Veliki problem u savremenoj proizvodnji suncokreta predstavljaju širokolisni korovi, posebno vrste porodice *Asteraceae* kojoj pripada i usev suncokreta. Veliki problem u ovom usevu prave vrste *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Lactuca serriola* L., *Sonchus arvensis* L., *S. oleraceus* L., *S. asper* (L.) Hill., *Xanthium strumarium* L. i druge širokolisne korovske vrste za koje u konvencionalnim hibridima suncokreta nema rešenja za post-em tretmane. Rešenje za navedeni problem je pronađeno u stvaranju hibrida suncokreta tolerantnih na herbicide ALS inhibitore. Osnova za ovo biotehnoško rešenje je bio pronalazak populacija suncokreta rezistentnih na herbicide iz grupa imidazolinona i sulfonilurea (inhibitori aktivnosti ALS enzima).

Polimorfizam jednog nukleotida (SNP) u okviru AHAS gena prvo je registrovan kod *K. scoparia* i *L. serriola* (Pro-197-Thr i Pro-197-His) (Guttieri i sar., 1992). Do sada je potvrđeno 26 aminokiselinskih supstitucija na osam različitih pozicija koje su odgovorne za rezistentnost na herbicide ALS inhibitore (Powles i sar., 2010; Beckie i sar., 2012; Tranel i sar., 2014). Među najčešće indentifikovanim aminokiselinskim supstitucijama jeste zamena na poziciji Pro-197 (SU rezistentnost) i Trp-574 (SU i IMI). Među 12 aminokiselinskih supstitucija na 197. kodonu, gde se nalazi aminokiselina Pro, najčešća mutacija je zamena aminokiseline Pro sa Ser. Mutacija ovog tipa izaziva visoku rezistentnost na SU herbicide i potvrđena je kod 21 korovske vrste. Takođe, pored zamene jednog nukleotida na 197. kodonu, moguće su i zamene dva nukleotida koje takođe izazivaju rezistentnost ali su veoma male učestalosti (Yu i Powels, 2014). Kaundun i sar. (2012) objašnjavaju da pojava dve ili više mutacija u okviru AHAS gena izazivaju multiplu (višestruku) rezistentnost.

Podjedinica AHAS gena Ahas1 1-1 (Imr ili Arpur) sadrži mutaciju C-T na 205. kodonu (npr. kod *Arabidopsis thaliana*) koja omogućava suncokretu umerenu tolerantnost na imidazolinone (Bruniard i Miller, 2001; Kolkman i sar., 2004). Ahas1 1-2 (Arkan) sadrži istu mutaciju na 197. kodonu koja kontroliše visok stepen tolerantnosti na herbicide iz grupe sulfonilurea (Kolkman i sar., 2004). Takođe, mutacija G-A na 122. kodonu

omogućava visoku tolerantnost suncokreta na imidazolinone (Sala i sar., 2008). Suncokret rezistentan na imidazolinone prvi put je stvoren 1996. godine u SAD, Kansas (mesto Rossville), a osnova za to je bila prethodno utvrđena rezistentnost na divljim populacijama suncokreta posle sedmogodišnje uzastopne primene imazetapira u usevu soje (Al-Khatib i sar., 1998). Nesmotrenost zbog primene imazetapira duži niz godina na jednom polju, s jedne strane stvorilo je problem, a s druge strane probudilo je interesovanje oplemenjivača suncokreta i proizvođača herbicida za mogućnost korišćenja ovog svojstva u cilju unapređenja suzbijanja korova u ovom usevu (Lileboe, 1997). Povratnim ukrštanjima linija gajenog suncokreta sa rezistentnim populacijama dobijene su dve nove tolerantne linije IMISUN-1 i IMISUN-2 (Miller i Al-Khatib, 2000). Prema rezultatima Al-Khatib i sar. (1998), divlji suncokret iz Kanzasa poseduje 210 puta veću otpornost ključnog ALS enzima na imazetapir u odnosu na osetljivu formu. Rezistentnost je objašnjena promenom osetljivosti ključnog mesta delovanja IMI herbicida. Način nasleđivanja ovog svojstva je parcijalno dominantna. Gajenje IMI tolerantnih hibrida suncokreta (Clearfield® tehnologija) započeto je 2003. godine u Turskoj, Srbiji, Argentini i SAD (Malidža i sar., 2003; Demirci i Kaya, 2009). U Clearfield® sistemu gajenja, ukoliko se tretman primeni u fazi 6-8 listova suncokreta (3-4 para listova), efikasno se suzbijaju najproblematičnije širokolisne korovske vrste kao i volovod. Drugi sistem tolerantnosti na IMI herbicide poznat je kao Clearfield plus sistem razvijen uz pomoć mutageneze semena i selekcije, koji omogućava tolerantnost hibrida suncokreta na aktivnu materiju imazamoks. Kod Clearfield plus tehnologije, tolerantnost je kontrolisana samo alelom Ahasl 1-3 ili u kombinaciji sa Ahasl 1-1 pri čemu se postiže znatno veća fleksibilnost koja omogućava veću tolerantnost na herbicid u različitim uslovima sredine, efikasnije suzbijanje korova, veći sadržaj ulja, formiranje veće biomase itd., što nije slučaj sa hibridima iz Clearfield® tehnologije (Sala i sar., 2008a,b,c, 2012; Pfenning i sar., 2008, 2012; Weston i sar., 2012a,b; Vigh i sar., 2012).

Otkrićem populacije divljeg suncokreta *H. annuus* (u Kansasu, SAD) rezistentne na tribenuron-metil stvorena je mogućnost proširenja programa oplemenjivanja suncokreta na tolerantnost prema herbicidima (Al-Khatib i sar., 1999). Prve linije suncokreta SURES 1 i SURES 2, stvorene u Severnoj Dakoti, su bile homozigotno tolerantne na tribenuron-metil (Miller i Al-Khatib, 2004). Otpornost na tribenuron-metil iz izvornih populacija preneti je u veliki broj majčinskih i restorer samooplodnih linija suncokreta. Te linije su poslužile za stvaranje većeg broja hibrida suncokreta tolerantnih na tribenuron-metil (npr. NS-H-2017-SU, NS-H-2018-SU, NS-H-2019-SU). Uvođenjem hibrida tolerantnih na tribenuron-metil značajno je proširena mogućnost hemijskog suzbijanja nekih problematičnih širokolisnih korova u usevu suncokreta (*C. arvensis*, *S. arvensis*), kao i ekonomski povoljnije suzbijanje nekih jednogodišnjih širokolisnih korova posle nicanja (*A. artemisiifolia*, *X. strumarium*), kao i parazitske cvetnice *Orobancha cumana* (Malidža i sar., 2006; Jocić i sar., 2011; Cvejić i sar., 2017). Ovi hibridi se po mnogim agronomskim svojstvima ne razlikuju od vodećih konvencionalnih hibrida suncokreta koji se nalaze u širokoj proizvodnji, osim u pogledu tolerantnosti na herbicide ALS inhibitore.

Kao rezultat uvođenja novih tehnologija u stvaranju hibrida suncokreta tolerantnih na herbicide poslednjih godina u Srbiji gaji se veći broj takvih hibrida: 1) hibridi tolerantni na imazamoks (preparat Pulsar 40): NK Fortimi, NK Neoma, NK Alego, NK Adagio, Tristan, Rimi PR, NS Taurus, NS Pegaz, Pioneer PR64LC09 i 2) hibridi tolerantni na tribenuron-metil (preparat Express 50 SX): Sumo 1PR, Sumo 2OR, SMO 3, NS Sumo sun, NS Sumo star, NS Sumo sjaj, NS Sumo sol, Pioneer PR64LE19, Pioneer PR64LE25 (Cvejić i sar., 2016).

3.5. Rizici od transfera gena tolerantnosti sa hibrida suncokreta na srodnike

Spontana hibridizacija je moguća kod biljaka različitih familija, životnih formi, različitog načina prenošenja polena, oplodnje itd. (Stewart i sar., 2003). Međutim, transfer gena nije uvek praćen visokom stopom uspešnosti, ali čak i u pojedinačnim slučajevima ova pojava zaslužuje pažnju. Smatra se da će se transfer gena u optimalnim agroekološkim uslovima pre desiti ukoliko se biljke donori i akceptori gena nalaze na međusobnoj udaljenosti do 100 m, odnosno retko ukoliko je ta razdaljina do 1000 m. Takođe, uspešnost hibridizacije zavisi i od uslova spoljašnje sredine: temperature, vlažnosti i strujanja vazduha (Ellstrand, 2014). Ukoliko dođe do ukrštanja gajenih i divljih biljaka posledice se mogu manifestovati u vidu pojave korovskih i invazivnih populacija pojačanog fitnesa (Corbi, 2017). Takođe, rizik od invazivnosti se može povećati ukoliko gajena biljka poseduje određena svojstva kao npr. otpornost na insekte, bolesti, sušu, mraz, povećan salinitet, što opet dovodi do značajnog pojačanja fitnesa potomstva koje nastaje u procesu hibridizacije takvih genotipova sa divljim srodnicima (Snow i Moran-Palma, 1997; Mercer i sar., 2007).

Gajeni suncokret odlikuje se nerazgranatim stablom, krupnim i crnim ahenijama, izostankom dormantosti, krupnom terminalnom glavicom (Purugganan i Fuller, 2009; Presotto i sar., 2011; Meyer i Purugganan, 2013). Kod divljih, korovskih i samoniklih biljaka suncokreta dolazi do pojave jače ili slabije dormantnosti, izraženog grananja stabla, smanjenja prečnika ali povećanja broja glavica, kao i raznolike obojenosti i prošaranosti ahenija koje su znatno sitnije od ahenija gajenog suncokreta (Saulić i sar., 2013a,b; Dimitrijević i sar., 2014; Vrbničanin i sar., 2014, Vrbničanin i Stojićević, 2015). F₁ biljke nakon ukrštanja gajenog suncokreta i njegovih divljih srodnika po pitanju navedenih parametara (u zavisnosti od roditelja) se nalaze između te dve forme suncokreta što ukazuje da su proizvod hibridizacije i razmene genetičkog materijala (Mercer i sar., 2007; Presotto i sar., 2011). Kod F₁ hibridnog potomstva osobine ahenija su u jakoj zavisnosti od ženskog roditelja (Roach, 1987; Snow i sar., 1998; Weiss i sar., 2013; Alexander i sar., 2014; Mercer i sar., 2014; Presotto i sar., 2014; Pace i sar., 2015; Hernandez, 2017). Izuzetno jak uticaj na fenotipske razlike između gajenog suncokreta i divljih srodnika ima jako mali broj lokusa koji kontrolišu kvantitativne osobine (QTL - quantitative traits loci). Analizom ovih lokusa može se pratiti i tok hibridizacije. Protok gena između divljeg, korovskog i samoniklih biljaka omogućava visok stepen varijabilnosti ovih formi suncokreta, a samim tim, omogućava im lakši opstanak u nepovoljnim uslovima sredine, osvajanje novih staništa i izraženu kompetitivnost. Mercer i sar. (2007) ukazuju da je F₁ potomstvo nastalo iz ukrštanja suncokreta tolerantnog na ALS inhibitore i divljeg suncokreta znatno boljeg biološkog potencijala (krupnije seme, brži rast klijanaca, kraći period od nicanja do cvetanja) u odnosu na roditelje, zatim da u tretmanima sa duplom količinom primene herbicida proizvode veću količinu semena nego u kontroli i da u uslovima kompeticije brže rastu i razvijaju se od suseda. Međutim, nije uvek slučaj da hibridno potomstvo između gajenih biljaka i divljih srodnika ima bolji fitnes od roditelja, odnosno to zavisi pod kakvim uslovima se razvija potomstvo (Hauser, 2002). Ispitivanja Božić i sar. (2019) ukazuju na smanjenu osetljivost populacija korovskog suncokreta sa lokaliteta Padinska Skela i Surčin na primenu različitih količina nikosulfurona što stvara problem u ratarskoj proizvodnji usled smanjene osetljivosti ovog korova na herbicide ALS inhibitore.

3.5.1. Potvrđeni slučajevi transfera gena između različitih formi *H. annuus*

U SAD dve trećine gajenog suncokreta nalazi se u blizini divljih populacija pri čemu im se u značajnoj meri preklapaju faze razvića (Burke i sar., 2002). Transfer gena sa gajenog u korovski ili divlji suncokret je ne tako retka pojava čak i kada je udaljenost između ovih formi veća od jednog kilometra (Linder i sar., 1998; Greenleaf i Kremen, 2006; Corbi, 2017).

U šest provincija centralne Argentine, u blizini polja sa gajenim hibridima suncokreta učestalo su prisutne i populacije divljeg suncokreta *H. annuus*. Smatra se da od ukupno 1,96 miliona hektara pod suncokretom, čak 37% površine je zakorovljeno divljim suncokretom. A na osnovu proučavanih morfoloških parametara potvrđen je transfer gena u oba pravca, tj. sa useva na korov i sa korova na usev. U proseku 7% biljaka bilo je intermedijerno, odnosno pripada potomstvu iz hibridizacije. Najveći procenat transfera gena bio je na udaljenosti 3 m od izvora polena (18%), dok je sa povećanjem udaljenosti do 500 m od izvora polena procenat transfera gena značajno opadao (Ureta i sar., 2008). Takođe, Arias i Rieseberg (1994) su na području Meksika potvrdili transfer gena između gajenog i divljeg suncokreta na oko 10% u odnosu na ukupnu populaciju. U istraživanjima naših autora (Bozic i sar., 2015), transfer gena na udaljenosti od 1 m potvrđen je u 11,5% slučajeva, dok je na udaljenosti od 5 m bio oko 5%.

Generalno, gajenje useva tolerantnih na herbicide ima višestruku prednost u odnosu na konvencionalnu proizvodnju, ali ta tehnologija nosi i izvesne rizike vezane za gajenje takvih useva. Gajenje tolerantnih useva praćeno je rizicima sa izvesnim ekonomski i ekološki negativnim efektima koji se mogu manifestovati kroz: 1) transfer gena sa tolerantnih useva na divlje srodnike, 2) opasnost da tolerantni usevi postanu samonikli korovi, 3) pitanja stabilnosti ekspresije introdukovanih gena, 4) narušavanje biodiverziteta pojavom takozvanih „super korova“ rezistentnih na herbicide ili do promene osobina neciljanih biljnih vrsta (Rogers i Parkes, 1995; St Amand i sar., 2000; Massinga i sar., 2003; Song i sar., 2004). Svakako, najveći rizik je transfer gena na srodne korovske, samonikli usev ili divlje srodnike (Marshall i sar., 2001; Massinga i sar., 2003). Dakle, transferom gena iz useva tolerantnih na herbicide u korovske i divlje srodnike mogu nastati rezistentne korovske populacije čije suzbijanje je mnogo teže. Osim navedenog, mogući indirektni štetni efekti useva tolerantnih na herbicide uključuju širenje samoniklih biljaka sa poljoprivrednih na nepoljoprivredne površine i štetne efekte na neciljane organizme i biološko-ekološke procese u ekosistemu (Riches i Valverde, 2002).

U vezi sa navedenim rizicima naučna javnost intenzivno se bavi mnogim pitanjima kao što su: 1) praćenja transfera gena sa tolerantnih useva na divlje srodnike (Snow i sar., 1998; Burke i sar., 2002; Lu i Yang, 2009), 2) ispitivanje stabilnosti gena u divljim srodnicima koji u tom slučaju predstavljaju rezistentne korovske populacije (Whitton i sar., 1997; Linder i sar., 1998), 3) biološka produkcija, održavanje i ponašanje rezistentnih populacija, 4) kompetitivne sposobnosti rezistentnih i osetljivih populacija iste vrste itd. (Marshall i sar., 2001; Sibony i Rubin, 2003).

Transfer gena sa tolerantnih useva na divlje srodnike zavisi od niza faktora kao što su: 1) prisustva useva i njegovih bliskih srodnika, 2) kompatibilnosti i podudarnosti njihovog životnog ciklusa, 3) stvaranja životno sposobnog i fertilnog F₁ potomstva, 4) održavanje uzastopnih fertilnih generacija, 5) mogućnosti transfera gena, rekombinacije hromozoma i introgresije, 6) održavanjem gena u prirodnim populacijama poreklom od useva (Jenczewski i sar., 2003) itd. Prostorno širenje genskih varijanti odgovornih za tolerantnost na herbicide moguće je posredstvom raznošenja polena, semena ili, u nekim slučajevima, raznošenjem delova biljaka sposobnih za dalje vegetativno razmnožavanje

(Arnaud i sar., 2003; Jenczewski i sar., 2003). Sam transfer gena odgovornih za tolerantnost na herbicide na narednu generaciju biljaka odvija se preko polena (zbog stranooplodnje) između polno kompatibilnih individua bilo kroz intrapopulacionu i/ili interpopulacionu hibridizaciju (Massinga i sar., 2003; Lu i Yang, 2009).

Na uspešnost transfera gena posredstvom polena značajno mogu uticati uslovi spoljašnje sredine (jačina i pravac vetra, temperatura, intenzitet svetlosti i vlažnost vazduha) i tip vektora koji učestvuje u oprašivanju (Hvarleva i sar., 2009;; Božić, 2011; Božić i sar., 2015). Prenosenje polena sa tolerantnih useva na srodne forme/vrste takođe zavisi od: 1) međusobne razdaljine, 2) veličine populacija iz kojih polen potiče i onih u koje dospeva, 3) gustine, tj. broja biljaka po jedinici površine, 4) broja cvetova po biljci i 5) pozicije divljih srodnika u odnosu na usev (Gotz i Ammer, 2000; Božić i sar., 2015). Mogućnost za spontani transfer gena sa useva na divlje srodnike zavisi i od preklapanja perioda cvetanja useva i divljih srodnika, kao i mehanizma prenošenja polena. Renno i Winkel (1996) ukazuju da je period cvetanja divljih populacija obično duži nego period cvetanja useva što preklapanje čini verovatnijim. Takođe i u našim preliminarnim istraživanjima ova pravilnost je potvrđena. Cvetanje hibridnog suncokreta u našim uslovima može potrajati do 15 dana dok korovski suncokret može cvetati i do 60 dana. Takođe, Božić i sar. (2015) su utvrdili da je severna strana sveta bila najpogodnija za transfer gena tolerantnosti na tribenuron-metil sa tolerantnog hibrida suncokreta na korovski suncokret.

Mogućnost transfera gena odgovornog za tolerantnost suncokreta na herbicide u divlji suncokret potvrdili su Arias i Rieseberg (1994), Massinga i sar. (2003), Ureta i sar. (2008b), Gutierrez i sar. (2010), Pressotto i sar. (2012) i drugi. Takođe, i kod nas je u više radova ukazano na ovaj problem (Božić i sar., 2014, 2015; Vrbničanin i sar., 2017; Vrbničanin i Božić, 2018). Osim toga, primeri korovskih vrsta koje su razvile rezistentnost na IMI herbicide i ukrštene rezistentnosti (npr. IMI i SU herbicide) ukazuju na potencijalne rizike da se rezistentnost sa tolerantnih hibrida suncokreta prenese na divlje srodnike. Intenzivnom primenom herbicida istog mehanizma delovanja (IMI i SU kao inhibitori ALS enzima) na istim površinama raste selekcionni pritisak na prisutne korovske vrste što nakon određenog perioda može dovesti do razvoja rezistentnih korovskih biotipova.

Bez obzira na čestu uporebu vrste *H. tuberosus* u oplemenjivačkom radu i kontrolisanoj hibridizaciji sa gajenim suncokretom (Altagić i sar., 1993; Škorić, 2014, Kantar i sar., 2014), ipak spontana hibridizacija između ove dve vrste na našim prostorima nije moguća zbog razlika u vremenu cvetanja. Sa druge strane, period cvetanja korovskog suncokreta je dosta duži pa je moguće kratko poklapanje faze cvetanja a samim tim i mogućnost transfera gena između vrste *H. tuberosus* i korovskog suncokreta.

Uvođenjem Clearfield i Sumo tehnologije gajenje hibrida suncokreta tolerantnih na imazamoks, odnosno na tribenuron-metil, predstavlja mogućnost za transfer gena odgovornih za tolerantnost sa tih hibrida suncokreta na samonikli usev i korovski suncokret što ujedno predstavlja mogućnost razvoj rezistentnih populacija korovskog suncokreta. Procenjuje se da će suzbijanje samoniklog suncokreta rezistentnog na herbicide biti slično kao i dosadašnje suzbijanje samoniklog suncokreta, ali će broj raspoloživih herbicida za njegovo suzbijanje biti umanjen za one prema kojima su te populacije razvile rezistentnost. Dakle, pristup u rešavanju ovog problema treba da se zasniva na konceptu integralnog suzbijanja korova i primeni Stewardship tehnologije gajenja useva kako bi se rizik od razvoja rezistentnosti na IMI i SU herbicide kod samoniklog i korovskog suncokreta sveo na minimum (Malidža i sar., 2004; Malidža i sar., 2006; Vrbničanin i Stojićević, 2015; Malidža i Vrbničanin, 2015; Vrbničanin i sar., 2017).

3.6. Štetnost korovskog suncokreta i mogućnosti suzbijanja

Korovski suncokret se javlja zajedno sa drugim vrstama korova u okopavinama i gde njegova brojnost i pokrovnost varira u zavisnosti od broja jedinki po jedinici površine. S obzirom na trend rasta brojnosti populacija korovskog suncokreta za očekivanje je da će u budućnosti njegova pokrovnost u vegetacionom pokrivaču korovske zajednice takođe rasti što predstavlja jedan od pokazatelja kompetitivnosti ove korovske vrste (Stanković-Kalezić i sar., 2007). Osim fizičke/direktne (za životni prostor) i fiziološke/indirektne (za prirodne resurse, prevashodno svetlost) kompetitivnosti korovski i divlji suncokret mogu uticati značajno na kvalitet prinosa suncokreta, jer seme divljeg suncokreta sadrži manje od 270 g/kg ulja (Presotto i sar., 2011).

Korovski suncokret može dovesti do značajnog smanjenja prinosa mnogih useva poput kukuruza, suncokreta, pšenice, sirka, paradajza, duvana, lucerke itd. (Vischi i sar., 2006; Presotto i sar., 2011). Muller i sar. (2009) ukazuju na gubitke prinosa useva suncokreta za oko 50% u uslovima visoke zakorovljenosti parcele korovskim suncokretom. Sličan nivo šteta utvrđen je u usevu kukuruza gde su četiri biljke korovskog suncokreta/m² umanjile prinos zrna do 46% (Deines i sar., 2004). Novak (2009) takođe navodi gubitke u usevu šećerne repe 28-31%, odnosno u usevu pšenice 5-33% u uslovima visoke zakorovljenosti korovskim suncokretom.

Pored ratarskih okopavina i u povrtarskim usevima ova korovska vrsta može da pravi značajne štete. Naime, Mesbah i sar. (2004) ukazuju da 0,5, 1 i 1,5 biljaka korovskog suncokreta/m² dovodi do značajnog smanjenja prinosa pasulja pri čemu je utvrđen ekonomski prag štetnosti 0,12-0,20 biljke/m². Prema istim autorima procenjeno je da početak kritičnog perioda u suzbijanju korovskog suncokreta u usevu pasulja počinje oko 3 nedelje nakon nicanja useva.

Suzbijanje korovskog suncokreta može predstavljati veliki problem, posebno u gajenom suncokretu. Generalno, za suzbijanje ove kao i drugih ekonomski štetnih korovskih vrsta potreban je integralni pristup, tj. primena svih dostupnih preventivnih, agrotehničkih, fizičkih i hemijskih mere za efikasno, ekonomično i održivo suzbijanje ove vrste. To podrazumeva (Vrbničanin i sar., 2014): 1) pregled parcela, vođenje knjige polja i procena prisutnosti korovskog suncokreta na i oko parcele, 2) sprečavanje njegovog plodonošenja i smanjenje rezervi semena u zemljištu, 3) sprovođenje agrohigijene sprečavanjem raznošenja semena po parceli i izvan parcela, 4) održavanje poljoprivrednog i nepoljoprivrednog zemljišta bez korova, 5) setvu čistog semenskog materijala i korišćenje zgorelog stajnjaka, 6) uništavanje postžetvenih ostataka, 7) poštovanje plodoređa, 8) redovnu osnovnu i dopunsku obradu zemljišta, 9) fizičko uništavanje korovskog suncokreta gde god je to moguće, 10) primenu efikasnih i ekonomski isplativih herbicidnih kombinacija, 11) kod primene herbicida poštovati preporučene količine spram brojnosti korovskog suncokreta itd. Takođe, izuzetno je bitna prostorna izolacija prilikom semenske proizvodnje suncokreta (najmanje 3 km) jer se usled nepoštovanja izolacije, u dosta slučajeva javljaju atipične biljke (off-type biljke) u usevu, gde u narednoj vegetaciji i nakon ukrštanja sa drugim formama suncokreta dobijamo nove populacije korovskog suncokreta. Kod suzbijanja ove vrste takođe se javlja i problem rezistentnosti na herbicide ALS inhibitore i glifosat (Massinga i sar., 2003; Ureta i sar., 2008; Gutierrez i sar., 2010; Pressotto i sar., 2012; Casquero i sar., 2013). Iako je ovo relativno otporna korovska vrsta, postoji određena paleta herbicida kojima se za sada može suzbijati korovski suncokret i samonikli usev suncokreta a to su preparati na bazi sledećih aktivnih supstanci: 2,4-D, dikamba, imazamoks, izoksafutol, klopivalid, glifosat, piroksulam, triasulfuron,

rimsulfuron + dikamba, rimsulfuron + tifensulfuron-metil, terbutilazin + mezotrion, tifensulfuron-metil i drugi (Robles i sar., 2002; Tim priređivača, 2018). Osim toga, da bi upotreba postojećih herbicida bila što duže u opciji za primenu potrebno je voditi računa o mehanizmu delovanja ovih herbicida i koristiti ih naizmenično. Time će selekcionni pritisak istog mehanizma delovanja biti manji a samim tim i mogućnost, odnosno brzina razvoja rezistentnosti umanjena. Dakle, strategija borbe protiv korovskog suncokreta podrazumeva kombinaciju mera u konceptu integralnog suzbijanja ove i drugih korovskih vrsta.

4. MATERIJAL I METODE

4.1. Kartiranje rasprostranjenosti korovskog suncokreta

U periodu 2012-2014. godine rađena je ocena prisutnosti i kvantitativne zastupljenosti (kartiranje) korovskog suncokreta na području sa intenzivnom proizvodnjom suncokreta u Srbiji i pri tome je snimljeno 200 populacija (lokaliteta). Evidentirane populacije nalaze se od najsevernije tačke Srbije, lokaliteta Stari Žednik (45°56'32" N, 19°37'29" E), do najjužnije, lokaliteta Knežica (44°23'34" N, 21°25'26" E). Za kartiranje je korišćen terenski zapisnik, fotoaparati i GPS uređaj marke eTrex Legend-Garmin. U terenski zapisnik unošeni su sledeći podaci: datum snimanja, lokalitet, ime i prezime ocenjivača, GPS koordinate (geografska dužina i širina, nadmorska visina), podaci o vrsti i veličini snimane površine, brojnost populacije po jedinici površine, faza razvoja biljaka i intenzitet zakorovljenosti useva korovskim suncokretom. Za ocenu brojnosti populacija korišćena je skala: 1= vrsta pokriva do 5% snimane površine, 2= vrsta pokriva 10-25% snimane površine, 3= vrsta pokriva 25-50% snimane površine i 4= vrsta pokriva preko 50% snimane površine. Faze razvoja biljaka u populaciji su date prema BBCH skali. Nakon prikupljenih podataka sa terena i njihove obrade izrađena je UTM (Univerzalna Transferzna Merkatorova) karta distribucije i kvantitativne zastupljenosti korovskog suncokreta na području Srbije (razmera 10x10 km) kao dvodimenzionalni prikaz, a za trodimenzionalni prikaz podataka korišćen je program Google Earth.

4.2. Fenotipska ocena

Od ukupno 200 snimljenih populacija korovskog suncokreta za 17 populacija su rađena detaljna proučavanja populacione varijabilnosti i to za 13 kvantitativnih (numeričkih) i 12 kvalitativnih (opisnih) osobina. U ovu svrhu korišćen je fenotipski deskriptor (Tabela 1) prilagođen za vrste roda *Helianthus* (Presotto i sar., 2009). Pored proučavanja populacione varijabilnosti korovskog suncokreta u istraživanja je uključeno i 5 hibrida suncokreta (4 hibrida tolerantna na herbicide ALS inhibitore: Pioneer ExpressSun®, Pioneer Clearfield®, Sumo 1 PR i Rimi; 1 netolerantni (osetljivi) hibrid Sremac), kao i 3 populacije vrste *H. tuberosus* L. koje su rasle u blizini korovskog suncokreta.

Tabela 1. Fenotipski deskriptor za proučavanje varijabilnosti genotipova vrsta roda *Helianthus* (Presotto i sar., 2009)

Analizirani parametar	Jedinica mere	Tip osobine
Visina biljaka	cm	Qt
Prečnik stabla	cm	Qt
Širina liske	cm	Qt
Dužina liske	cm	Qt
Dužina lisne drške	cm	Qt
Broj glavica	n	Qt
Prečnik glavice	cm	Qt
Broj jezičastih cvetova	n	Qt

Širina jezičastih cvetova	cm	Qt
Dužina jezičastih cvetova	cm	Qt
Broj brakteja	n	Qt
Dužina brakteja	cm	Qt
Širina brakteja	cm	Qt
Centralna glavica	Ne- 0 Da- 1	Qv
Tip grananja	Ne-0 Apikalno-1 Potpuno-2	Qv
Baza lista	Ravna-1 Srolika-2	Qv
Oblik lista	Kopljast-1 Srolik-2 Deltoidan-3	Qv
Lisna površina	Ravna-1 Voštana-2 Hrapava-3 Veoma hrapava-4	Qv
Obod lista	Gladak-1 Blago urezan-2 Urezan-3 Testerast-4	Qv
Antocijan	Ne-0 Da-1 Intenzivan-2	Qv
Vršni listić	Ne-0 Da-1	Qv
Raspored brakteja	Zbijene-1 Rastresite-0	Qv
Tip brakteja	Zaobljene-0 Zašiljene-1	Qv
Maljavost brakteja	0-25% 1, 25-50 2, 50-75 3, 75-100 4	Qv
Boja glavice	Žuta-1 Tamna-2	Qv

*Qt- kvantitativne osobine, Qv- kvalitativne osobine

4.3. Poljski ogledi

Poljski ogledi za proučavanje pojave spontane hibridizacije u slobodnoj oplodnji izvedeni su na pet lokacija na području Požarevca u periodu 2012-2015. godine. Poljski ogledi postavljeni su tako da što bolje odražavaju prirodne uslove (Tabela 2). Preliminarni ogledi i biotestovi za ispitivanje reakcije potomstva iz slobodne oplodnje na primenu preporučenih količina imazamoksa (1,2 l/ha Pulsar 40) i tribenuron-metila (45 g/ha Express 50 SX) izvedeni su na lokaciji Toponica (potez Rajčica). Na lokalitetima Požarevac-potezi Metkor i Tulba, Toponica- potezi Gaj i Selište izvedeni su ogledi "linijskog" oblika za praćenje slobodne oplodnje osetljivog hibrida suncokreta, samoniklog suncokreta poreklom od osetljivog hibrida i korovskog suncokreta sa hibridima tolerantnim na herbicide ALS inhibitore (Sumo 1PR, Rimi).

Tabela 2. Osnovni podaci o lokalitetima gde su izvedeni poljski ogledi

Lokalitet	Godina	GPS koordinate	Tip zemljišta	Predusev
1. Požarevac, potez Metkor	2013.	44°64'06"N 21°18'48"E	ritska crnica (umereno plodno)	pšenica
2. Požarevac, potez Tulba	2014.	44°63'25"N 21°19'46"E	ritska crnica (umereno plodno)	kukuruz
3. Toponica, potez Gaj	2013.	44°50'26"N 21°25'07"E	gajnjača (plodno)	lucerka
4. Toponica, potez Selište	2014.	44°52'38"N 21°28'47"E	ritska crnica (plodno)	ječam
5. Toponica, potez Rajčica	2012, 2015.	44°51'79"N 21°27'53"E	ritska crnica (plodno)	kukuruz

4.3.1. Slobodna oplodnja

Za ispitivanje slobodne oplodnje i transfera AHAS gena koji kontroliše tolerantnost suncokreta na herbicide ALS inhibitore (sulfonilurea i imidazolinone), izvedeni su trogodišnji poljski ogledi. Preliminarni ogled postavljen je 2012. godine na lokalitetu Toponica- potez Rajčica. U pet redova dužine 100 m su posejani: tolerantni hibrid Rimi, tolerantni hibrid Sumo 1PR, osetljivi hibrid Duško, samonikli usev suncokreta poreklom od osetljivog hibrida Sremca i korovski suncokret. Gajeni hibridi i samonikli suncokret su sejani mašinski sa razmakom 70 x 24 cm, dok je setva korovskog suncokreta obavljena ručno i razmak biljaka u redu je bio manji od standardne setve. Svrha preliminarnog ogleda je bila da se utvrde optimalni rokovi setve, optimalna gustina i način setve (mašinska ili ručna), početak i dužina trajanja cvetanja, kao i dužina vegetacije svih genotipova suncokreta da bi se ustanovilo da li postoji ili ne preklapanje u periodu cvetanja, i ako postoji koliko dana traje to preklapanje između gajenih hibrida, samoniklog useva i korovskog suncokreta. Vođeni rezultatima iz preliminarnih ogleda nastavljena su istraživanja u poljskim uslovima. U okolini Požarevca (Tabela 3) tokom 2013. i 2014. godine izvedeni su poljski ogledi za praćenje slobodne oplodnje (transfera gena) između tolerantnih hibrida suncokreta Sumo 1PR (THSS, tolerantan na a.s. tribenuron-metil) i Rimi (THSR, tolerantan na a.s. imazamoks) i osetljivog hibrida Duško (OHSD), zatim samoniklog suncokreta poreklom od osetljivog hibrida Sremac (SSS) i korovskog suncokreta (svi genotipovi suncokreta pripadaju vrsti *Helianthus annuus*). Seme hibrida suncokreta je dobijeno iz Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad, seme samoniklog potomstva osetljivog hibrida Sremac sa školskog dobra Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Beogradu "Radmilovac" (gde je u prethodnoj, tj. 2012. godini gajen hibrid Sremac) a seme korovskog suncokreta je prikupljeno 2012. godine u ataru Surčina (44°47'21" N; 20°16'29" E).

Tabela 3. Osnovni podaci o ogledima za praćenje transfera AHAS gena

Forme suncokreta	Godina							
	2013.				2014.			
	Lokacija	Vreme setve	Vreme cvetanja	Vreme žetve	Lokacija	Vreme setve	Vreme cvetanja	Vreme žetve
THSS	1	26. april	15-25. jul	28. avgust	4	30. april	21-31. jul	7. septembar
THSR	3	26. april	15-25. jul	28. avgust	2	30. april	21-31. jul	7. septembar
OHSD	1/3	26. april	15-25. jul	28. avgust	4/2	30. april	21-31. jul	7. septembar
SSS	1/3	26. april	18-30. jul	28. avgust	4/2	30. april	23. jul - 7. avgust	7. septembar
Korovski suncokret	1/3	18. april	15. jul - 5. septembar	28. avgust	4/2	23. april	19. jul - 6. septembar	7. septembar

Seme tolerantnog hibrida suncokreta je sejano u tri reda standardne gustine setve (70 x 24 cm) u dužinu od 50 m, a u nastavku prvog reda sejan je osetljivi hibrid Duško (OHSD), u nastavku drugog reda samonikli suncokret Sremac (SSS), dok je u nastavku trećeg reda sejan korovski suncokret. Sva tri nastavljena reda su bila dužine 300 m, tako da je ogled bio dimenzija tri reda x 350 m dužine. U 2013. godini na lokaciji Požarevac- potez Metkor (lokacija 1) sejan je tolerantni hibrid Sumo 1 PR (tolerantan na tribenuron-metil) a

na lokaciji Toponica- potez Gaj (lokacija 3, udaljena oko 22-23 km od lokacije 1) zasnovan je isti tip ogleada samo umesto hibrida Sumo 1 PR sejan je tolerantni hibrid Rimi (tolerantan na imazamoks). Razmak između lokacija 22-23 km je bila garancija da neće biti hibridizacije između različitih hibrida kao donora AHAS gena. U 2014. godini po istom principu su zasnovani ogleadi s tim što su tolerantni hibridi bili rotirani, odnosno na lokaciji 2 (Požarevac- potez Tulba, udaljena oko 4 km od Metkora) je posejan hibrid Rimi a na lokaciji 4 (Toponica- potez Selište, udaljena oko 4 km od Gaja) hibrid Sumo 1 PR (Slika 4).



Slika 4. Lokaliteti na kojima su izvedeni poljski ogleadi: 1- Požarevac potez Metkor, 2- Požarevac potez Tulba, 3- Toponica potez Gaj, 4- Toponica potez Selište, 5- Toponica potez Rajčica

Radi usklađivanja vremena cvetanja između četiri proučavana genotipa suncokreta setva korovskog suncokreta obavljena je ručno, 7-10 dana ranije od ostalih jer je u preliminarnim ispitivanjima utvrđeno da cvetanje korovskog suncokreta često kreće sedam dana kasnije od cvetanja hibrida gajenog suncokreta. Prostorna izolacija oba ogleada je osigurana tako što u krugu od oko 3 km nije postojao drugi usev suncokreta i time je isključena mogućnost da u blizini postoji drugi donor gena odgovoran za tolerantnost na herbicide. Predusev ni na jednom od lokaliteta nije bio suncokret te je i ta mera isključila mogućnost pojave samoniklih biljaka suncokreta. Oglad je održavan okopavanjem. Nakon cvetanja, na 10 mesta, tj. na različitim udaljenostima od tolerantnih hibrida (1= 30 m, 2= 60 m, 3= 90 m, 4= 120 m, 5= 150 m, 6= 180 m, 7= 210 m, 8= 240 m, 9= 270 m, 10= 300 m) markirano je po 10 biljaka u svakom od 3 reda na obe lokacije i u obe godine po istom

principu. Svaka markirana glavica (tj. biljka kod hibrida, odnosno više glavica sa jedne biljke kod SSS i korovskog suncokreta) je predstavljala jedan uzorak koji je u fazi pune zrelosti prikupljen, seme prosušeno do 14% vlage i na sobnoj temperaturi čuvano do sledeće sezone za dalje testiranje. Na svakoj obeleženoj biljci korovskog suncokreta i SSS obeležene su glavice koje su se poklopile u vremenu cvetanja sa tolerantnim hibridom s obzirom da se cvetanje hibrida završi u periodu od 15 dana dok cvetanje korovskog suncokreta može trajati i oko 60 dana (utvrđeno u preliminarnim istraživanjima).

4.3.2. Biotest

Tokom 2015. godine na lokaciji Toponica potez Rajčica testirana je osetljivost potomstva iz slobodne oplodnje (dobijenog iz ogleđa 2013. i 2014. godine) na herbicide ALS inhibitore da bi se utvrdilo da li je ili nije došlo do promene u reakciji na primenu preporučenih količina herbicida Express (22,5 g/ha tribenuron-metila) i Pulsar 40 (48 g/ha imazamoksa) kao pokazatelja mogućeg transfera AHAS gena odgovornog za tolerantnost na herbicide ALS inhibitore. Za kontrolu korišćeni su tolerantni hibridi THSS i THSR kao i seme korovskog suncokreta sakupljeno sa lokaliteta Surčin. Eksperimentalno polje je podeljeno na dva potpolja (subplot), na jednom potpolju je sejano potomstvo iz 2013. a na drugom potomstvo iz 2014. godine. Svako potpolje dalje je podeljeno na dva dela (sub-subplota) i na jednom delu je sejan THSS i potomstvo OHSD, SSS i korovskog suncokreta gajeno na istoj lokaciji sa THSS u prethodnoj godini, a na drugom delu potpolja THSR i potomstvo OHSD, SSS i korovskog suncokreta gajeno na istoj lokaciji sa THSR u prethodnoj godini. Za svaku varijantu posejano je po 100 semena osim za potomstvo korovskog suncokreta gde je posejano 200 jer je ono sitnije i sa izraženijom dormantnošću. Setva je obavljena ručno u redove dužine 5 m sa međurednim razmakom od 20 cm. Nakon nicanja biljke su prebrojane i time je proverena klijavost semena potomstva. Kada su biljke potomstva OHSD, SSS i korovskog suncokreta dobijenog na lokaciji na kojoj je gajen THSS, kao i sam THSS dostigle fazu 2 para pravih listova (BBCH 13) tretirane su preporučenim količinama herbicida Express (22,5 g tribenuron-metila ha⁻¹), a drugi deo potpolja sa istim potomstvom (OHSD, SSS i korovskog suncokreta) dobijenim na lokaciji na kojoj je gajen THSR, takođe u fazi 2 para listova, tretirano je preporučenom količinom herbicida Pulsar 40. Kao kontrola korišćene su biljke tolerantnih hibrida koje su tretirane adekvatnim herbicidom (THSS Express-om, a THSR Pulsarom), dok su biljke korovskog suncokreta tretirane i jednim i drugim herbicidom sa ciljem dokazivanja osetljivosti. Herbicidi su primenjeni leđnom prskalicom Solo 425 zapremine 15 l sa rasprskivačem XR TeeJet, uz utrošak 300 l vode/ha. Efekat tretmana je ocenjivan 7, 14, 21 i 28 dana nakon tretiranja (DNT).

4.3.3. Meteorološke prilike

Meteorološki podaci za područje Požarevca gde su izvedeni poljski ogledi preuzeti su iz najbliže hidrometeorološke stanice Ljubičevo (Tabela 4, 5). Vremenski uslovi u toku 2013. i 2014. godine kada su izvođeni poljski ogledi za praćenje spontane hibridizacije, tj. transfera AHAS gena između tolerantnih hibrida suncokreta i srodnika su se značajno razlikovali (Grafik 1, 2). Naime, 2014. godina je bila ekstremno vlažna sa količinom padavina značajno iznad proseka. Posebno vlažni meseci bili su maj i jul, kada je palo 268,3 (prosek ~100 mm) odnosno 246,4 mm kiše (prosek ~10 mm).

Tokom jula 2013. godine bilo je uglavnom suvo i sa prosečnim temperaturama što je pogodovalo cvetanju svih formi suncokreta, letu oprašivača kao i procesima oprašivanja i oplodnji. Međutim, kraj cvetanja suncokreta u 2014. godini (jul mesec) poklopio se sa kišnim periodom, ali s obzirom da su takve vremenske prilike potrajale svega par dana bilo je sasvim dovoljno povoljnog perioda za oprašivanje i oplodnju. Pored navedenog, područje Požarevca izloženo je jako čestim i intenzivnim vazdušnim strujanjima iz pravca jugoistoka pa je u vreme cvetanja suncokreta bilo slabog do umerenog vetra (košava). Pozicioniranje tolerantnih hibrida na sva 4 lokaliteta gde je ispitivano spontano ukrštanje bilo je u skladu sa pravcem duvanja vetra, najučestalijeg za pomenuto područje.

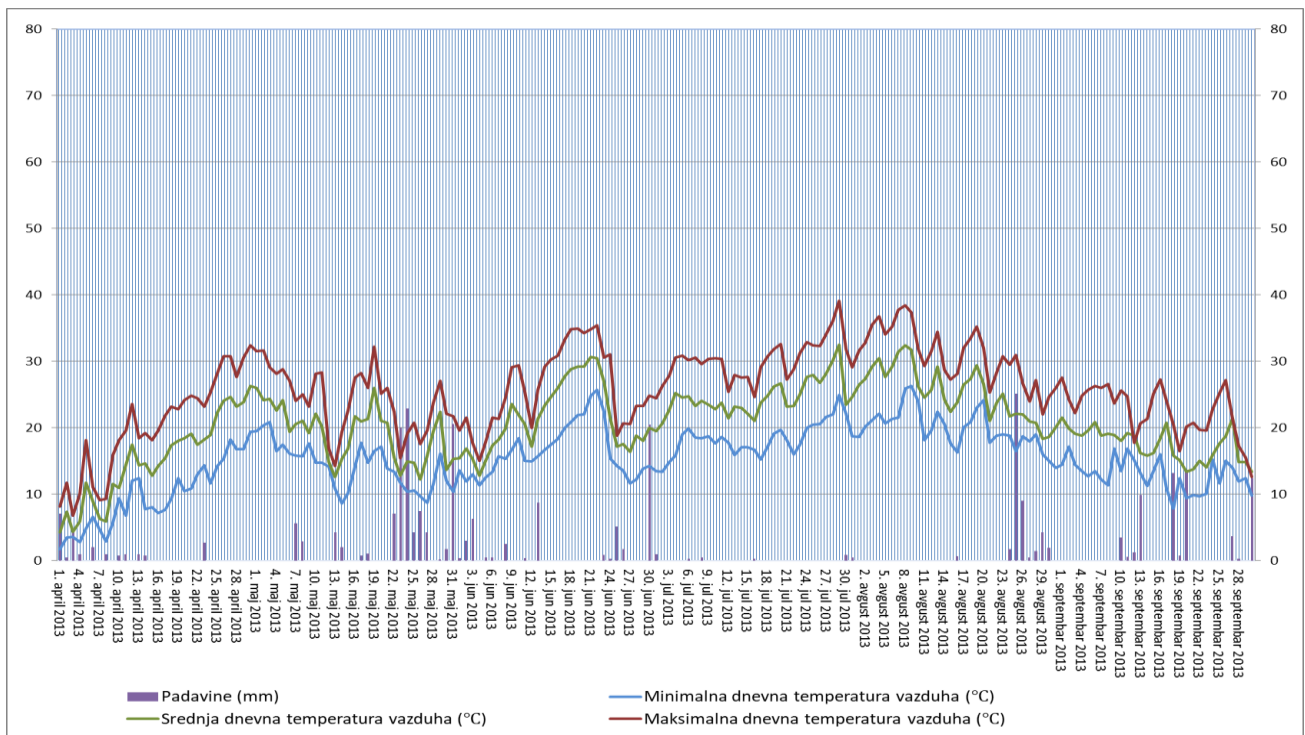
Tabela 4. Meteorološki podaci za područje Požarevca

God.	Sume efektivnih temperatura (GDD)					Sume padavina (mm)				
	april	maj	jun	jul	avgust	april	maj	jun	jul	avgust
2013.	145,7	289,2	336,5	436,6	476,6	21,8	104,0	49,3	2,7	43,3
2014.	124,9	230,2	347,4	410,9	399,5	85,4	268,3	59,5	246,4	63,3
2015.	100,8	278,8	351,0	508,1	479,9	30,2	82,1	38,0	11,0	49,5

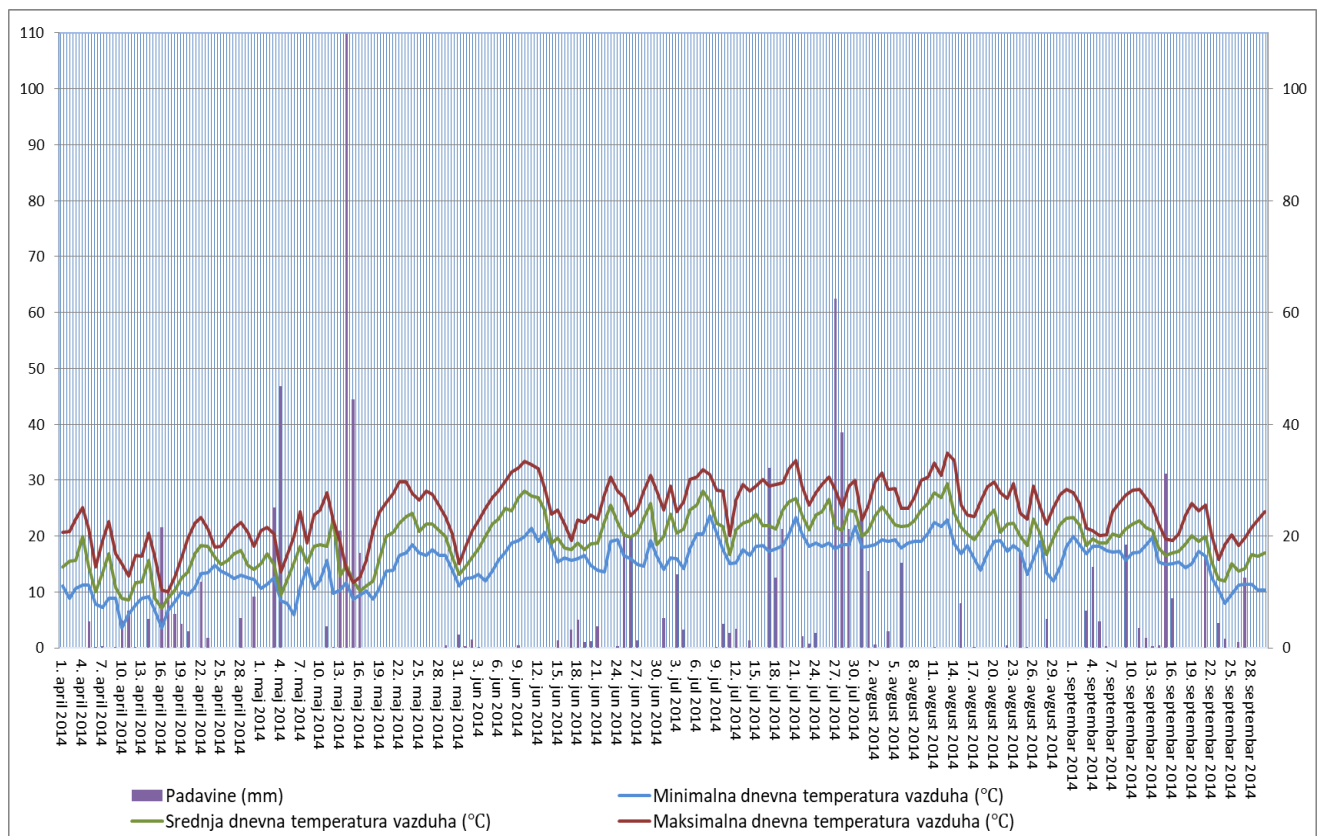
GDD (Grow Degree Days) - Sume efektivnih temperatura

Tabela 5. Dnevne vrednosti meteoroloških parametara za područje Požarevca u periodu cvetanja i ukrštanja različitih formi suncokreta tokom 2013. i 2014. godine

2013. godina				2014. godina			
Datum	Temperatura (min-max)	Padavine (mm)	Vetar (pravac, jačina m/s)	Datum	Temperatura (min-max) °C	Padavine (mm)	Vetar (pravac, jačina m/s)
15. jul	17-28	0	SSE-4,8	21. jul	23-35	0	WSW-2,4
16. jul	17-25	0	SSE-4,7	22. jul	20-29	2,1	E-2,4
17. jul	15-29	0	SSE-4,9	23. jul	18-26	0,8	WSW-2,4
18. jul	17-31	0	S-2,8	24. jul	20-28	2,7	SSE-2,6
19. jul	19-32	0	WNW-2,4	25. jul	18-29	0	SSE-2,6
20. jul	20-33	0	NNW-2,3	26. jul	19-30	0	SSE-2,8
21. jul	19-27	0	WNW-2,4	27. jul	18-28	62,5	SSE-3,4
22. jul	16-29	0	SSE-2,9	28. jul	18-25	38,6	SSE-3,4
23. jul	19-31	0	SSE-2,8	29. jul	18-29	21,3	SSE- 2,2
24. jul	20-33	0	SSE-3,2	30. jul	22-30	0	NE-2,4
25. jul	20-33	0	SSE-2,4	31. jul	18-23	23,0	NE-2,4



Grafik 1. Temperature i padavine tokom vegetacionog perioda 2013. godine za područje Požarevca



Grafik 2. Temperature i padavine tokom vegetacionog perioda 2014. godine za područje Požarevca

4.4. Analiza strukture AHAS gena na molekularnom nivou

4.4.1. Biljni materijal

Biljni materijal potomstva iz slobodne oplodnje (ogledi gde je potencijalni donor gena bio THSS) korišćen u analizi strukture AHAS gena na molekularnom nivou dobijen je naklijavanjem semena potomstva iz ogleada koji su izvedeni 2014. godine. U vreme pune zrelosti sakupljeno je seme sa svake obeležene biljke, očišćeno od nečistoća i čuvano na sobnoj temperaturi do izvođenja biotesta. Da bi se neutralisala dormantnost, seme suncokreta dobijenog iz spontanog ukrštanja 7 dana pre setve je čuvano u frižideru na temperaturi od 4°C. Setva je obavljena u plastičnim saksijama zapremine 200 ml, za svaki uzorak korišćeno je 10-30 semena. Nakon nicanja biljke su nasumično proređene kako bi u svakoj saksiji ostale po 2 biljke. Biljke F₁ generacije gajene su u fitotronu na temperaturi 25±2°C uz svetlosni režim 16/8 sati: svetlo/mrak (uslovi "dugog dana"). Kada su biljke dostigle fazu rasta od dva para pravih listova uzet je materijal za izolaciju DNK. Takođe, sa četiri biljke potomstva korovskog suncokreta (ukrštanje iz 2013. godine gde je potencijalni donor gena bio THSS) koje su preživele tretman tribenuron-metilom, sakupljeni su listovi za molekularnu analizu. Uzorkovani listovi čuvani su na temperaturi -70°C do procedure izolacije ukupne DNK.

4.4.2. Izolacija i provera kvaliteta i kvantiteta DNK

Biljni materijal, pre izolacije ukupne DNK, podvrgnut je usitnjavanju i razaranju tkiva u avanima pomoću tečnog azota ili pomoću uređaja za homogenizaciju biljnog materijala Tissuelyser. Izolacija DNK izvršena je po CTAB-KK v2 protokolu (Kidwell i Osborn, 1992). Kvalitet i kvantitet izolovane DNK određen je spektrofotometrijski pomoću NanoPhotometer® P-Class 300 uređaja (IMPLEN), merenjem apsorbanci na tri talasne dužine: A₂₃₀ nm, A₂₆₀ nm i A₂₈₀ nm i proračunom odnosa A_{260/280} i A_{260/230}. Uzorci zadovoljavajućeg kvaliteta i koncentracije korišćeni su za dalju PCR amplifikaciju.

4.4.3. Umnožavanje sekvence AHAS gena

U cilju umnožavanja sekvence AHAS gena (Tabela 6) u okviru koje dolazi do mutacije koja predstavlja osnovu tolerantnosti suncokreta na herbicide ALS inhibitore korišćen je sledeći par prajmera: sekvenca direktnog (forward) prajmera 5- TCCGCAATGTGCTCCACGT i reverznog (reverse) prajmera 4- CACTCGAAGCCGGGTACGCT (Kolkman i sar., 2004; Dimitrijević i sar., 2010). Pomenuti par prajmera umnožava sekvencu gena AHAS 1, haplotip 3 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/AY541453.1>).

PCR amplifikacija izvedena je na uređaju Mastercycler (Eppendorf) prema „TOUCH DOWN 3“ programu opisanom u radu Dimitrijević i sar., 2010:

Inicijalna denaturacija DNK- 3 minuta na 95°C;

6 ciklusa:

- denaturacija na 94°C u trajanju 30 s
- aniling na 66°C u trajanju 30 s i opadanje temperature za 1°C svaki sledeći ciklus
- ekstenzija na 65°C u trajanju od 30 s

32 ciklusa:




- denaturacija na 94°C u trajanju 30 s

- aniling na 60°C u trajanju 30 s
- ekstenzija na 65°C u trajanju od 30 s
- finalna ekstenzija na 65°C u trajanju 20 min.

Za amplifikaciju upotrebljen je Top Taq Master Mix kit (Quigen). Za pravljenje PCR štoka po jednoj reakciji korišćeno je: 25 µl Top Taq mastermix-a; 1,4 µl prajmera (F+R); 1 µl DNK i 22,6 µl H₂O.

Tabela 6. Sekvenca AHAS gena u okviru koje se nalazi mutacija odgovorna za tolerantnost hibrida suncokreta na herbicide ALS inhibitore

Redni broj nukleotida	Sekvenca AHAS gena umnožena odabranim parom prajmera
371	<u>tccgcaatgt gctcccaggt</u> ^{***} cacgaacagg gcggcgtggt cgccgccgaa
421	ggctacgcac ggcctccgg tcttcccggc* gtgtgtatcg ccactccgg tctggagct
481	acgaacctag ttagtggctt tgctgacgcg ctgtagaca gtgtcccat ggtggcaatc
541	accggtcaag ttc ccggag ^{**} aatgatcgga accgatgcgt ttcaagaaac cccaattgtt
601	gaggtaacac gttcgattac taaacataat tatcttggtt tggatggtga ggatattccc
661	agaattgtc gtgaggcttt ttatcttgcg agttcgggtc ga ccggg ccc ggttttgata
721	gatgtaccga aagatataca gcaacagtta gtggtgccga aatgggatga accgatgagg
781	tt ccggg tt atttgctag aatgccgaag cctcaatatg atgggcattt ggaacagatt
841	gtaggttgg tgggggaagc gaagaggccg gttttgatg tgggtggtgg gtgtttgaat
901	tcggatgatg agttgaggcg gtttgggag cttaccgggga tccggttgc gacttttg
961	atggggcttg gagcgtacc ggcttcgagt g 991

- *  mesto digestije restrikcionog enzima BcnI
- **  mesto digestije restrikcionog enzima Kpn2I
- ***  mesto vezivanja prajmera

4.4.4. Restrikciona digestija delova sekvence AHAS gena

Nakon PCR amplifikacije, delovi sekvence AHAS gena podvrgnuti su digestiji restrikcionim enzimima Kpn2I i BcnI (Thermo Scientific). Digestija fragmenata je u cilju optimizacije reakcije izvršena sa 5, 10, 20 jedinica (U) restrikcionih enzima u vremenskim periodima od 4, 5 ili 16 h. Enzim Kpn2I je uspešnu digestiju izvršio na temperaturi od 55°C a enzim BcnI na temperaturi 37°C. Inaktivacija oba enzima postignuta je na temperaturi od 80°C. Temperaturni uslovi digestije postignuti su inkubacijom na PCR mašini Mastercycler (Eppendorf). Za rad sa restrikcionim enzimima pripremljen je RE mix ukupne zapremine 20 µl koji se sastojao od: 10 µl PCR produkata (~0,1-0,5 µg DNK), 2 µl 10 x Tango pufera, 7 µl H₂O (nuclease free) i 1 µl restrikcionog enzima.

4.4.5. Vizuelizacija produkata PCR reakcije i digestije restrikcionim enzimima

Vizuelizacija produkata PCR amplifikacije kao i rezultata digestije restrikcionim enzimima urađena je elektroforezom na agaroznom gelu. Elektroforeza je izvršena na 1 i 1,5% agaroznim gelovima, uz dodatak etidijum-bromida (0,5 µg ml⁻¹) u 1 x TBE puferu (89 mM Tris, 89 mM borna kiselina, 2 mM EDTA, 0,5 µg ml⁻¹ etidijum-bromid), pri konstantnom naponu od 100 V tokom 2,5 h. Elektroforeza se odvijala u kadici za

horizontalnu elektroforezu (Compact L/XL, Whatman, Biometra GmbH, Goettingen, Nemačka), dok su gelovi vizuelizovani u UV transiluminatoru (ST4 3026-WL/26M, Vilber Lourmat, Torcy, Francuska). DNK marker od 100 bp (DNA Ladder Plus, Fermentas, Vilnius, Litvanija) je korišćen za utvrđivanje veličine fragmenata.

4.5. Statistička obrada podataka

Za analizu fenotipske varijabilnosti populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*, kao i njihovo međusobno poređenje na osnovu 25 proučavanih parametara (13 kvantitativnih, numeričkih, i 12 kvalitativnih, opisnih) primenjeni su:

- Pearson-ov koeficijent korelacije (Pcc) za utvrđivanje zavisnosti između analiziranih genotipova na osnovu kvantitativnih parametara;
- za utvrđivanje diferenciranosti genotipova uz primenu Tukey-testa urađeni su boxplot grafici;
- vizuelizacija intra- i interpopulacione varijabilnosti genotipova prikazana je Kiviat ("radar", "pauk") graficima;
- analizom varijanse (ANOVA) testirana je statistička značajnost razlika između genotipova pri čemu je primenjen Tukey-test;
- Shannon-ov indeks diverziteta je korišćen za utvrđivanje varijabilnosti kvalitativnih osobina.

Multivarijaciona analiza fenotipske varijabilnosti proučavanih genotipova urađena je u programu *R* (R Core Team, 2018) pri čemu je korišćen veći broj paketa. Paket *stats* (R Core Team, 2018) je korišćen za hijerarhijsku klaster analizu (Hierarchical Cluster Analysis, HCA) na osnovu Euklidove distance. Validacija klastera rađena je u *fpc* paketu tako što je na 1000 nasumično odabranih uzoraka računat Jaccard-ov koeficijent sličnosti između populacija/genotipova (Hennig, 2015). U ovu svrhu korišćen je UPGMA metod aglomeracije klastera. Za određivanje optimalnog broja klastera nakon HCA korišćen je paket *factoextra* (Kassambara i Mundt, 2017).

Analiza glavnih komponenti (Principle Component Analysis, PCA) rađena je pomoću paketa *stats*. Značajnost razlika glavnih komponenti testirana je metodom Horn-ove paralelne analize (Horn, 1965) u paketu *paran* (Dinno, 2018). Pre PCA analize 13 kvantitativnih parametara su centrirani na 0 i prilagođeni (skalirani) tako da im standardna devijacija iznosi 1.

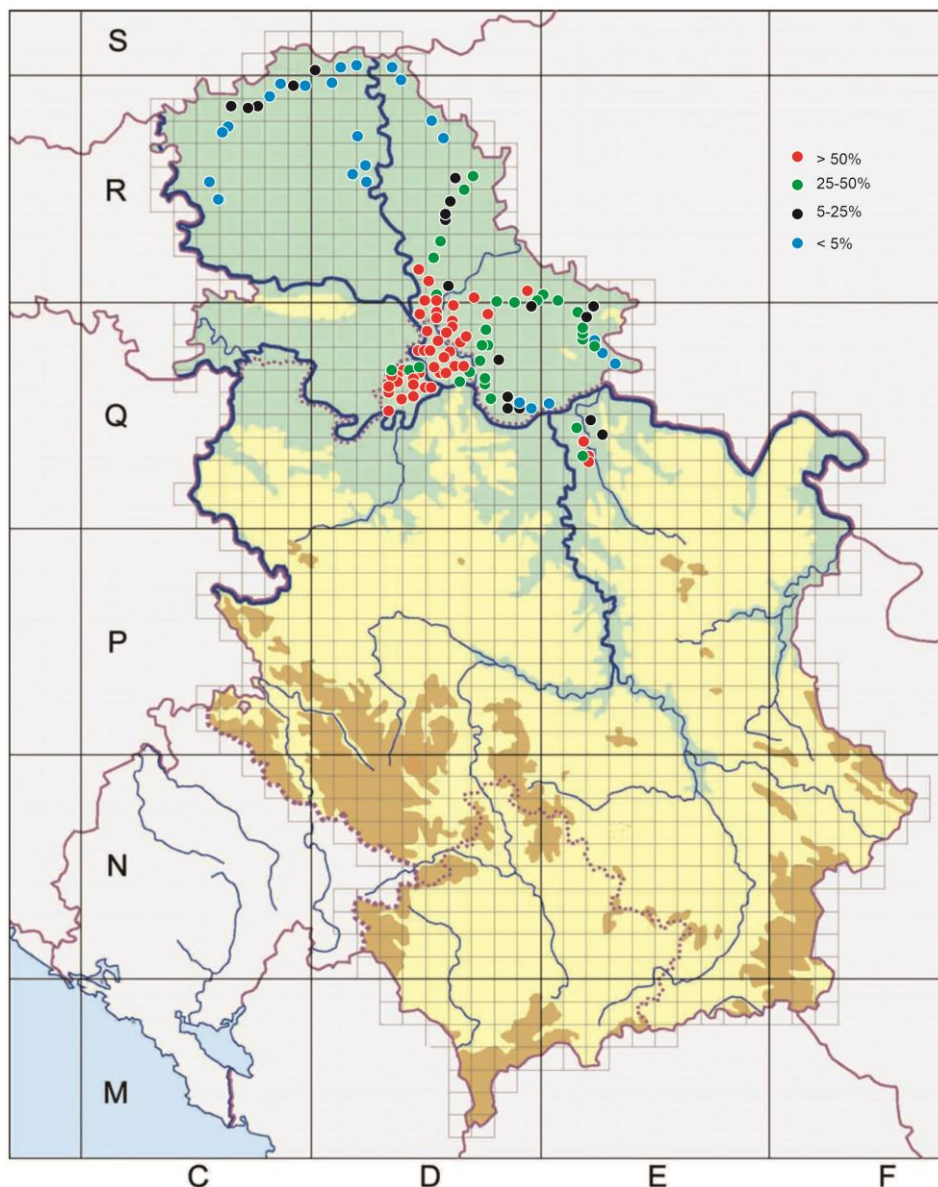
Za nemetričko multidimenzionalno skaliranje (Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS) korišćen je paket *vegan* (Oksanen i sar., 2018).

Evaluacija kvantitativnih i kvalitativnih parametara analiziranih genotipova rađena je rekursivnom deobom (Recursive Partitioning) u paketu *rpart* (Therneau i Atkinson, 2018). Za grafički prikaz dobijenih rezultata korišćen je paket *ggplot2* (Wickham, 2016).

5. REZULTATI

5.1. Rasprostranjenost korovskog suncokreta u Srbiji

Na osnovu trogodišnjeg snimanja prisutnosti i kvantitativne zastupljenosti korovskog suncokreta na području intenzivne proizvodnje suncokreta izrađena je UTM karta (razmera 10x10 km) distribucije korovskog suncokreta za područje Srbije (Slika 5).



Slika 5. Rasprostranjenost i kvantitativna zastupljenost korovskog suncokreta na području Srbije, UTM karti razmera 10x10 km

Na 200 lokaliteta, pretežno na području Vojvodine, evidentirane su velike populacije korovskog suncokreta. Za proučavanje fenotipske varijabilnosti odabrano je 17 populacija (lokaliteta) na kojima je bilo prisutno više od 100 biljaka u populaciji. Osim populacija korovskog suncokreta, ocena fenotipske varijabilnosti je urađena i kod tri populacije *H. tuberosus* koje su rasle u blizini populacija korovskog suncokreta, a u poljskim ogledima gde je ispitivan transfer gena isti kvantitativni (13) i kvalitativni (12) parametri su ocenjivani kod 5 hibrida gajenog suncokreta (Tabela 7).

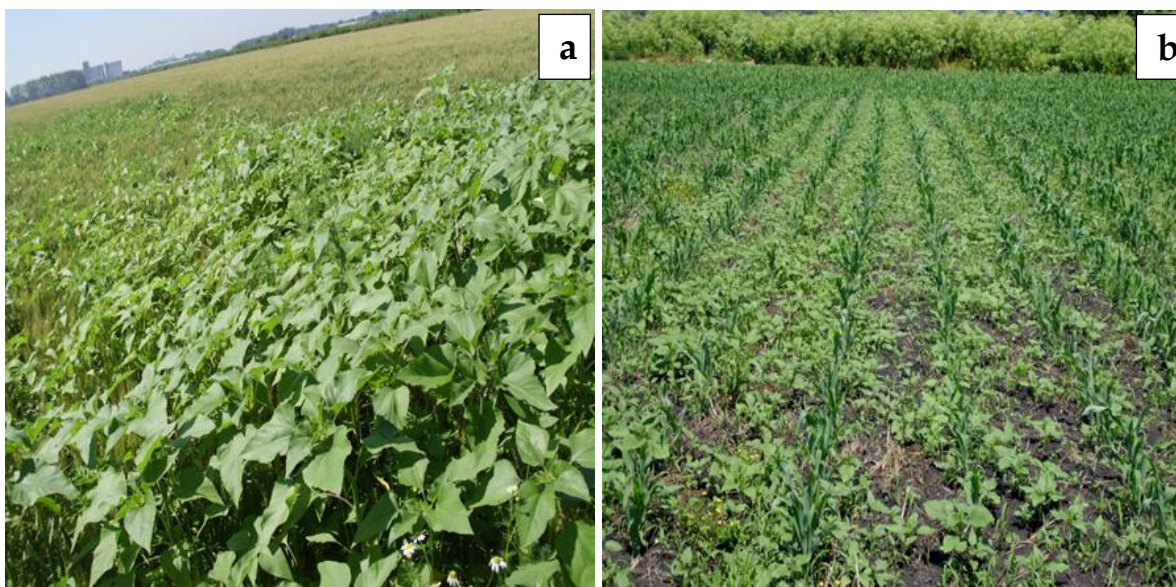
Tabela 7. Pregled populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija vrste *H. tuberosus* na kojima je proučavana fenotipska varijabilnost

Lokalitet	GPS koordinate	Nadmor. visina	Površina (m ²)	Veličina popul. (n)	Van useva	Usev
Populacije korovskog suncokreta						
Padinska Skela (PS)	44.948624 20.435366	79 m	150 000	800 000	+	+
Zbeg (ZB)	44.904880 20.448522	77 m	80 000	500 000	+	+
Kovilovo- put za Jabučki rit (KJ)	44.923577 20.454695	79 m	10 000	50 000	+	+
Kovilovo- put za Crvenku (KC)	44.914993 20.436611	77m	1 000	5 000	-	+
Surčin- Galovica (SG)	44.791074 20.307034	78 m	50 000	200 000	-	+
Surčin- 7. jul (S7)	44.777793 20.284985	73 m	500	3 000	+	-
Toponica- potok (TO)	44.526141 21.284021	109 m	2 000	3 000	-	+
Toponica- Selište (TS)	44.524565 21.290429	107 m	20 000	30 000	-	+
Dunavac (DU)	45.037047 20.393790	76 m	400	1 000	+	-
Kovačica (KO)	45.114273 20.659638	108 m	1 000	10 000	+	-
Pećinci (PE)	44.885535 19.960680	85 m	500	5 000	+	-
Perlez (PZ)	45.219358 20.397017	84 m	1500	10 000	-	+
Ilandža (IL)	45.152745 20.920562	89 m	100	200	-	+
Kikinda (KI)	45.809333 20.431078	85 m	100	100	+	-
Požarevac- Tulba (PT)	44.635154 21.195507	108 m	1 500	1 500	-	+
Stari Žednik (SŽ)	45.952097 19.623990	116 m	200	500	-	+
Biteklije (BI)	44.541796 21.268552	91 m	20 000	15 000	-	+
Populacije <i>H. tuberosus</i>						
Toponica (HtT)	44.516737 21.270742	115 m	100	50	+	-
Knežica (HtK)	44.413259 21.435933	127 m	200	100	+	-
Surčin (HtS)	44.793138 20.300151	85 m	350	150	-	+
Hibridi gajenog suncokreta						
Radmilovac, Osetljivi hibrid Sremac (OHSS)	44.756053 20.577886		/	/	/	/
Biteklije, Pioneer Clearfield (THPP)	44.547181 21.262526	91 m	/	/	/	/
Biteklije, Pioneer Expressun (THPE)	44.547181 21.262526	91 m	/	/	/	/
Toponica, Sumo 1 PR (THSS)	44.523698 21.285866	107 m	/	/	/	/
Toponica, Rimi (THSR)	44.503034 21.251446	117 m	/	/	/	/

Najveće populacije korovskog suncokreta (površina koju pokriva populacija i procenjeni broj biljaka po jedinici površine) su zabeležene na lokalitetima Padinska Skela, Zbeg i Surčin- Galovica.

Na području Padinske Skele utvrđena je najveća populacija korovskog suncokreta, gde je na površini od oko 15 ha procenjena brojnost od 800 000 biljaka (u proseku 5,33 biljaka/m²). Naime, na ovom lokalitetu mnoge parcele sa usevima pšenice i kukuruza su bile veoma zakorovljene korovskim suncokretom na osnovu čega se moglo pretpostaviti da je prinos useva bio ugrožen (Slika 6a). Takođe, brojnost biljaka u populaciji je bila visoka i izvan parcela, odnosno duž puteva, međa i pored kanala za navodnjavanje. Pregledom polja konstatovano je da su najverovatnije žarište za širenje korovskog suncokreta bile biljke koje spontano rastu i plodonose na/u blizini deponija stajnjaka koji se tokom jeseni rastura na okolne parcele a zajedno sa njim raznosi i seme korovskog suncokreta.

Populacija korovskog suncokreta u okolini naselja Zbeg kod Kovilova je bila druga po veličini i ona je pokrivala oko 8 ha. Na ovom lokalitetu procenjeno je da se u populaciji nalazi oko 500 000 biljaka, odnosno 6,25/m². Osim toga, tokom trogodišnjeg snimanja terena evidentiran je rast brojnosti ove populacije za oko tri puta (utrostručen), što se moglo dovesti u vezu sa izgradnjom putne mreže (nanošenje novog zemljišta sa značajnim količinama semena korovskog suncokreta). Za razliku od Padinske Skele, populacija korovskog suncokreta na ovom lokalitetu dominantno je bila prisutna izvan obradivih površina, što takođe potvrđuje pretpostavku da je seme korovskog suncokreta najvećim delom doneto sa zemljom koja je korišćena za izgradnju putne mreže. Osim toga, u okolini Padinske Skele i Kovilova u oazama evidentirane su populacije korovskog suncokreta ekstremne brojnosti koja se kretala 20-30 biljaka/m² (Slika 7).



Slika 6. Zakorovljenost useva pšenice (a- Padinska Skela) i kukuruza (b- Surčin) korovskim suncokretom (2013, orig.)

Treća po veličini populacija korovskog suncokreta je utvrđena na području Surčina (potez Galovica), gde je procenjena brojnost biljaka bila 200 000 na površini od oko 5 ha (4 biljke/m²). Biljke su dominantno bile izvan obradivih površina (pored kanala i dalekovoda), mada su sporadično bile prisutne i u parcelama (prevashodno okopavinama)

(Slika 6b). Takođe, na osnovu usmene komunikacije sa poljoprivrednim proizvođačima, došlo se do saznanja da je uočena smanjena osetljivost korovskog suncokreta na herbicide, prvenstveno ALS inhibitore. To se može dovesti u vezu sa razvojem rezistentnosti ovog korova na herbicide kao rezultat transfera gena odgovornog za tolerantnost sa tolerantnih hibrida na korovski suncokret.



Slika 7. Površina sa ekstremno visokom brojnošću biljaka korovskog suncokreta po jedinici površine, lokalitet Kovilovo put za Crvenku (2013, orig.)

Sa obe strane Zrenjaninskog puta, u pravcu Jabučkog rita i Crvenke evidentirane su populacije korovskog suncokreta nešto slabijeg habitusa, slične biljkama sa lokaliteta Zbeg. Ove populacije su se prostirale duž kanala i na uvratinama, a određeni broj biljaka zabeležen je i u okopavinskim usevima.

Na lokalitetu Dunavac, uz Zrenjaninski put, na ruderalnim površinama, evidentirana je manja populacija korovskog suncokreta. Biljke ove populacije su nižeg habitusa, razgranate, sa glavicama manjeg prečnika i ahenijama koje se lako osipaju. Osim toga, biljke ove populacije se razlikuju u odnosu na ostale po izraženoj maljavosti brakteja.

Na području Ilandže i Kikinde takođe su evidentirane manje populacije korovskog suncokreta na ruderalnim staništima. Visoke i razgranate biljke korovskog suncokreta su konstatovane i na prilazu mestu Perlez sa obe strane puta, kao i u usevu kukuruza i suncokreta. Biljke sličnog habitusa bile su prisutne i u obližnjim mestima: Farkaždinu, Idvoru, Sakulama, Barandi, Opovu, kao i Sefkerinu gde su u velikoj brojnosti zabeležene u povrtarskim usevima.

Nedaleko od lokaliteta Surčin-Galovica, u blizini farme "7. jul" u Surčinu, evidentirana je manja populacija korovskog suncokreta (Slika 8) pored kanala, na uvratinama parcela, kao i u usevu kukuruza. Biljke ove populacije imale su izraženiju centralnu glavicu (prečnik 10-14 cm) koja se značajno razlikuje po dimenzijama od ostalih glavica na biljci.

Na području Braničevskog okruga, lokalitetima Toponica- potok, Toponica- Selište i Biteklije, biljke populacija korovskog suncokreta su bile visoke, razgranate, krupnijih listova i u prečniku većih glavica. Prema usmenoj komunikaciji sa poljoprivrednim proizvođačima korovski suncokret na ovim lokalitetima prisutan je oko 10-ak godina i pojavio se sa nečistim hibridnim semenom suncokreta. Zaostale samonikle biljke opstajale

su usled loše poljoprivredne prakse, spontane intraspecijske hibridizacije i formiranja korovskog suncokreta, kao i neadekvatnog hemijskog suzbijanja korova. Sve to rezultiralo je širenjem korovskog suncokreta na ovim lokalitetima, i prema iskazima proizvođača, često prave značajne štete (uglavnom u usevu kukuruza i suncokreta) usled smanjene osetljivosti na herbicide. Na lokalitetu Požarevac- Tulba, korovski suncokret je prisutan u manjoj brojnosti i najčešće zakorovljuje okopavine.



Slika 8. Biljke korovskog suncokreta na uvratini, područje Surčina (2014, orig.)

Populacija korovskog suncokreta sa izrazito niskim biljkama (prosečno 159 cm) evidentirana je u Sremu (Pećincima), dominantno na ruderalnim staništima i prilazu šećerani. Biljke ove populacije, osim što su niske, su veoma razgranate i sa sitnim glavicama.

Najsevernija tačka Srbije, gde je evidentirana populacija korovskog suncokreta, je područje Starog Žednika (Subotica). Korovski suncokret je prvenstveno bio prisutan u okopavinskim usevima. Biljke ove populacije su bile izrazito visoke, debljeg stabla, krupnih listova, apikalno razgranate i sa centralnom glavicom dimenzija preko 15 cm, dok su glavice na sekundarnim granama manjeg prečnika ali ipak većeg u odnosu na glavice ostalih populacija.

5.2. Populaciona varijabilnost korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*

5.2.1. Kvantitativni parametri

Analizirani kvantitativni parametri fenotipske varijabilnosti (visina biljaka, prečnik stabla, dužina i širina lisne ploče, dužina lisne drške, broj, dužina i širina jezičastih cvetova, broj i prečnik glavica, broj, dužina i širina brakteja) ukazuju na postojanje značajnih razlika između korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*. Za većinu analiziranih parametara, osim za dužinu listova i broj brakteja, srednje vrednosti analiziranih parametara kod korovskog suncokreta su se nalazile između vrednosti datog parametra gejenih hibrida suncokreta i populacija *H. tuberosus*.

Prosečne vrednosti 13 analiziranih kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti za sve proučavane genotipove suncokreta (populacije korovskog suncokreta, gajene hibride suncokreta) i čičoku (populacije *H. tuberosus*) prikazane su u tabeli 8a i 8b.

Tabela 8a. Prosečne vrednosti kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti populacija korovskog suncokreta

Parametar	Populacija korovskog suncokreta																	Prosek
	PS	ZB	KJ	KC	SG	S7	TO	TS	DU	KO	PE	PZ	IL	KI	PT	SŽ	BI	
Visina biljke (cm)	232,90 ±35,83	193,30 ±16,14	202,10 ±42,29	197,10 ±30,18	197,10 ±30,03	204,20 ±31,97	251,00 ±46,77	248,00 ±38,45	194,00 ±16,57	172,52 ±22,39	159,02 ±25,91	252,03 ±47,09	204,02 ±22,71	189,53 ±15,71	205,52 ±26,40	252,53 ±25,95	255,01 ±76,34	212,30 ±30,21
Prečnik stabla (cm)	2,16 ±0,99	1,91 ±0,39	2,76 ±1,18	1,76 ±0,45	1,82 ±0,35	1,84 ±0,60	3,20 ±0,81	3,20 ±0,85	2,70 ±0,53	2,23 ±0,53	2,04 ±0,56	2,93 ±0,83	2,73 ±0,35	2,03 ±0,34	3,12 ±0,48	3,62 ±0,54	2,50 ±0,54	2,50 ±0,58
Dužina liske (cm)	19,20 ±3,48	14,09 ±3,02	20,50 ±3,68	16,05 ±2,60	17,19 ±1,87	16,90 ±2,81	26,50 ±5,54	23,80 ±3,12	25,10 ±3,67	20,03 ±4,27	19,54 ±4,55	24,23 ±4,42	21,73 ±2,50	17,43 ±2,41	25,62 ±4,20	26,63 ±2,55	22,01 ±3,29	20,97 ±3,89
Širina liske (cm)	16,60 ±4,46	13,40 ±2,39	19,50 ±3,00	13,70 ±2,66	13,30 ±2,16	15,10 ±3,79	20,40 ±4,22	22,70 ±4,22	20,20 ±4,85	16,32 ±3,47	14,42 ±4,35	21,44 ±2,99	18,64 ±2,59	14,32 ±2,67	22,22 ±2,86	27,90 ±2,38	18,60 ±3,56	18,15 ±4,06
Dužna lisne drške (cm)	14,90 ±4,09	9,04 ±2,42	10,80 ±3,84	12,10 ±2,53	11,50 ±2,59	10,9 ±3,47	16,60 ±5,64	17,10 ±4,25	17,50 ±5,02	12,62 ±2,99	12,52 ±5,10	19,04 ±2,11	14,02 ±2,21	11,12 ±2,64	18,80 ±3,01	19,94 ±3,54	13,12 ±3,75	14,21 ±3,35
Broj glavica	45,10 ±23,21	28,10 ±19,02	43,20 ±15,89	27,50 ±10,32	32,20 ±19,08	36,60 ±20,05	59,40 ±14,76	44,40 ±15,48	44,90 ±13,41	20,23 ±8,81	26,63 ±8,39	44,12 ±14,13	37,73 ±13,68	28,64 ±7,32	46,40 ±12,17	18,53 ±6,29	47,51 ±7,6	37,21 ±17,51
Prečnik glavice (cm)	4,30 ±0,75	4,40 ±0,71	5,20 ±0,67	3,40 ±0,87	4,60 ±0,69	4,50 ±1,23	4,80 ±1,15	6,20 ±0,68	5,10 ±0,44	4,63 ±0,94	4,43 ±0,84	5,90 ±1,09	5,60 ±0,56	5,32 ±1,05	5,02 ±0,33	8,12 ±0,66	4,52 ±0,96	5,04 ±1,03
Broj jez. cvetova	27,30 ±5,11	30,40 ±4,25	28,50 ±4,49	25,20 ±5,63	26,20 ±5,61	26,00 ±3,66	25,40 ±3,95	32,70 ±7,60	27,32 ±4,08	28,33 ±3,65	27,13 ±5,72	34,93 ±5,84	31,03 ±2,98	29,92 ±3,98	29,13 ±5,15	36,70 ±7,99	26,70 ±4,67	28,99 ±3,30
Dužina jez. cvetova (cm)	3,86 ±0,52	3,39 ±0,54	4,35 ±0,71	3,33 ±0,86	4,22 ±0,45	3,88 ±0,51	4,41 ±0,53	5,02 ±0,91	4,21 ±0,41	4,64 ±0,48	4,24 ±0,84	4,91 ±0,88	4,81 ±0,88	4,40 ±0,46	4,60 ±0,39	6,51 ±0,97	3,98 ±0,46	4,37 ±0,31
Širina jez. cvetova (cm)	1,28 ±0,20	1,15 ±0,16	1,54 ±0,37	1,10 ±0,32	1,31 ±0,21	1,24 ±0,19	1,30 ±0,21	1,41 ±0,24	1,32 ±0,28	1,30 ±0,16	1,51 ±0,32	1,11 ±0,25	1,21 ±0,21	1,42 ±0,24	1,41 ±0,40	1,82 ±0,13	1,42 ±0,28	1,34 ±0,17
Broj brakteja	33,05 ±4,10	38,40 ±4,97	34,90 ±6,31	31,40 ±5,38	36,10 ±4,75	35,2 ±5,69	37,50 ±6,28	47,60 ±10,00	36,42 ±5,47	38,52 ±4,17	36,34 ±4,83	51,73 ±4,90	41,52 ±6,31	47,40 ±5,06	43,02 ±6,02	56,42 ±11,08	38,71 ±4,06	40,26 ±6,84
Dužina brakteja (cm)	2,70 ±0,30	2,30 ±0,48	2,80 ±0,49	2,10 ±0,35	2,60 ±0,42	2,70 ±0,36	2,90 ±0,52	3,00 ±0,52	3,02 ±0,87	3,44 ±0,45	2,74 ±0,31	3,53 ±0,44	3,54 ±0,53	3,80 ±0,65	2,72 ±0,50	4,11 ±0,74	2,51 ±0,58	2,97 ±0,53
Širina brakteja (cm)	0,98 ±0,13	0,89 ±0,15	1,22 ±0,26	0,84 ±0,15	0,98 ±0,13	1,00 ±1,19	1,00 ±0,13	1,31 ±0,32	1,22 ±0,26	1,21 ±0,23	1,10 ±0,15	1,11 ±0,14	1,24 ±0,21	1,20 ±0,21	1,14 ±0,09	1,65 ±0,23	1,25 ±0,25	1,13 ±0,18

Tabela 8b. Prosečne vrednosti kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti hibrida gajenog suncokreta i populacija vrste *H. tuberosus*

Parametar	Gajeni hibridi suncokreta					Populacija <i>H. tuberosus</i>				
	THPE	THPP	THSS	THSR	OHSS	Prosek	HtT	HtK	HtS	Prosek
Visina biljke (cm)	179,20±6,39	186,00±6,58	179,50±7,20	176,00±10,12	176,50±8,10	179,24±8,39	244,00±15,64	203,00±16,37	208,00±14,38	218,00±3,77
Prečnik stabla (cm)	3,01±0,38	3,31±0,50	3,70±0,20	4,50±0,49	3,50±0,34	3,61±0,63	1,65±0,19	1,49±0,15	1,72±0,15	1,62±0,19
Dužina liske (cm)	28,50±3,50	26,62±4,22	29,32±2,01	32,42±7,68	27,72±4,22	28,90±4,93	26,50±2,12	25,02±2,26	24,52±1,60	25,45±2,09
Širina liske (cm)	28,42±3,86	29,21±5,03	33,33±2,81	36,11±5,53	31,82±4,10	31,76±5,05	10,91±1,73	9,80±1,32	10,40±1,30	10,38±1,48
Dužna lisne drške (cm)	18,11±1,97	22,42±5,23	19,81±1,80	19,11±3,78	20,51±2,17	19,98±3,46	4,11±0,57	6,11±0,57	5,12±0,74	5,12±1,03
Broj glavica	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	27,00±6,78	35,00±7,12	36,00±5,28	32,67±6,93
Prečnik glavice (cm)	19,11±3,07	18,81±2,70	19,71±1,90	15,72±1,49	18,00±1,76	18,26±2,59	1,82±0,05	1,99±0,19	1,98±0,09	1,92±0,15
Broj jez. cvetova	56,01±4,60	53,01±3,71	55,21±1,90	53,21±4,96	49,52±6,29	53,38±4,91	24,31±1,64	28,61±4,50	26,60±2,76	26,50±3,56
Dužina jez. cvetova (cm)	8,12±0,60	8,30±0,40	8,10±0,30	6,73±0,23	7,58±0,52	7,76±0,72	4,23±0,16	4,38±0,24	4,07±0,09	4,23±0,28
Širina jez. cvetova (cm)	2,40±0,21	2,20±0,15	2,40±0,10	2,63±0,20	2,34±0,24	2,38±0,22	1,11±0,12	1,10±0,11	1,17±0,08	1,13±0,10
Broj brakteja	68,90±4,33	66,10±4,01	80,00±2,71	79,00±3,02	76,22±5,94	73,96±6,81	39,41±3,17	46,03±3,89	40,82±2,39	42,07±4,23
Dužina brakteja (cm)	6,33±0,61	7,42±0,61	6,52±0,41	6,40±0,24	6,04±0,44	6,53±0,65	1,05±0,07	1,40±0,12	1,31±0,12	1,25±0,18
Širina brakteja (cm)	3,20±0,40	3,11±0,33	3,51±0,31	3,42±0,23	3,22±0,39	3,28±0,35	0,33±0,07	0,27±0,05	0,38±0,08	0,33±0,07

THPE- tolerantni hibrid Pioneer Expressun
 THPP- tolerantni hibrid Pioneer Clearfield
 THSS- tolerantni hibrid Sumo 1PR
 THSR- tolerantni hibrid Rimi
 OHSS- osetljivi hibrid Sremac

HtT- *H. tuberosus* pop. Toponica
 HtK- *H. tuberosus* pop. Knežica
 HtS - *H. tuberosus* pop. Surčin

Visina biljaka. Prosečna visina korovskog suncokreta iznosila je $212,30 \pm 30,21$ cm, pri čemu su biljke populacije sa lokaliteta Pećinci bile najniže, tj. u proseku $159,02 \pm 25,91$ cm a pojedini izmereni primerci su bili visoki samo 110,00 cm (Slika 9). Suprotno ovome, na lokalitetu Biteklje biljke su bile najviše i to u proseku $255,01 \pm 76,34$ cm, pri čemu su pojedine individue bile visoke i 370,00 cm. Neretko na terenu su se nalazile i ekstremno visoke jedinke korovskog suncokreta, visine čak i preko 400,00 cm (Slika 10). Visina biljaka korovskog suncokreta je verovatno bila uslovljena prostorom na kome su se razvijale, odnosno, biljke na ruderalnim staništima su uglavnom bile niže ali razgranatije, dok je u usevima bilo obrnuto, tj. biljke su bile više a manje razgranate.

Biljke hibrida gajenog suncokreta su u proseku bile visoke $179,24 \pm 8,39$ cm, s tim što je hibrid Rimi bio najmanje prosečne visine ($176,00 \pm 10,12$ cm), a hibrid Pioneer Clearfield najveće visine ($186,00 \pm 6,58$ cm).

Za razliku od genotipova *H. annuus*, biljke populacija *H. tuberosus* bile su u proseku najviše, tj. $218,00 \pm 3,77$ cm, pri čemu je populacija sa lokaliteta Knežica bila sa najmanjom ($203,00 \pm 16,37$ cm) a populacija iz Toponice sa najvećom prosečnom visinom biljaka ($244,00 \pm 15,64$ cm).



Slika 9. Izrazito niske biljke korovskog suncokreta, lokalitet Pećinci (2013, orig.)



Slika 10. Biljka korovskog suncokreta visine 4 m, lokalitet Banatski Karlovac (2014, orig.)

Prečnik stabla. U odnosu na prečnik stabla takođe su postojale razlike između populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija čičoke. Biljke korovskog suncokreta su u proseku bile $2,50 \pm 0,58$ cm u prečniku, s tim što je populacija iz Kovilova- put ka Crvenki bila sa najtanjim stablom ($1,76 \pm 0,45$ cm) usled izrazito visoke brojnosti biljaka po jedinici površine, što je uslovalo izduživanje stabla. Populacija iz Starog Žednika bila je sa najdebljim stablom ($3,62 \pm 0,54$ cm), a potom populacije iz Toponice- Selište i Toponice- potok ($3,20 \pm 0,85$ cm i $3,20 \pm 0,81$ cm).

Generalno, biljke hibrida gajenog suncokreta su bile sa najvećim prečnikom stabla, u proseku $3,61 \pm 0,63$ cm. Sa najmanjim prečnikom su bile biljke hibrida Pioneer Expressun ($3,01 \pm 0,38$ cm), dok je sa najvećim prečnikom stabla bio najniži hibrid Rimi ($4,50 \pm 0,49$ cm).

U odnosu na prethodne, populacije vrste *H. tuberosus* su bile najmanjeg prečnika stabla, u proseku $1,62 \pm 0,19$ cm, pri čemu je populacija iz Knežice bila sa najmanjim ($1,49 \pm 0,15$ cm) a populacija iz Surčina sa najvećim prečnikom stabla ($1,72 \pm 0,15$ cm).

Utvrđena je pozitivna korelativna zavisnost (Pearson-ov koeficijent) između visine biljaka i prečnika stabla kod korovskog suncokreta i populacija vrste *H. tuberosus* (0,59, odnosno 0,57). Nasuprot tome, kod biljaka hibrida gajenog suncokreta nije postojala korelativna zavisnost između visine i prečnika stabla (Tabela 9).

Tabela 9. Pearson-ov koeficijent korelacije (Pcc) za visinu biljaka i prečnik stabla kod korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*

Parametar	Korovski suncokret	Gajeni hibridi	<i>H. tuberosus</i>
VB \ PS	0,59	-0,12	0,57

VB- visina biljke, PS- prečnik stabla

Parametri lista (dužina i širina liske, dužina lisne drške) su se značajno razlikovali između korovskog suncokreta, gajenih hibrida i populacija *H. tuberosus*, s tim što su kod gajenih biljaka listovi bili širi nego duži, što nije bio slučaj kod korovskog suncokreta i čičoke. Obe dimenzije, odnosno dužina i širina liske određuju oblik lista. Ukoliko je dužina liske bila većih dimenzija u odnosu na širinu onda je oblik liske bio trouglast ili deltoidan (dominantno kod korovskog suncokreta i *H. tuberosus*). Suprotno ovome, ukoliko su dužina i širina liske bili približnih vrednosti onda je list srcolikog oblika (gajeni hibridi suncokreta i korovski suncokret). Biljke korovskog suncokreta bile su u proseku $20,97 \pm 3,89$ cm (dužine) x $18,15 \pm 4,06$ cm (širine). U okviru proučavanih populacija korovskog suncokreta, sa najsitnijim listovima je bila populacija Zbeg ($14,09 \pm 3,02$ x $13,40 \pm 2,39$ cm) a sa najkrupnijim populacija Stari Žednik ($26,63 \pm 2,55$ x $27,90 \pm 2,38$ cm) i Toponica ($26,50 \pm 5,54$ x $20,40 \pm 4,22$ cm). U pogledu dužine lisne drške, bilo je izraženih razlika između proučavanih genotipova suncokreta (gajenog i korovskog) i čičoke. Prosečna dužina lisne drške kod populacija korovskog suncokreta je iznosila $14,21 \pm 3,35$ cm, pri čemu je populacija iz Zbega bila sa najkraćim ($9,04 \pm 2,24$ cm) a populacije iz Starog Žednika i Perleza sa najdužim lisnim drškama ($19,94 \pm 3,54$ cm i $19,04 \pm 2,11$ cm). Naime, na terenu je konstatovano da su na plodnijim i optimalno vlažnim zemljištima biljke korovskog suncokreta bile većeg habitusa a time i krupnijih listova i obrnuto. Osim toga, dimenzije listova su se razlikovale i u zavisnosti od pozicije na stablu i u vezi s tim najkrupniji listovi su bili na središnjem delu stabla.

Za razliku od korovskog suncokreta kod gajenih hibrida liska je bila šira nego duža (dimenzija u proseku $28,90 \pm 4,93$ x $31,76 \pm 5,05$ cm) i listovi su uglavnom imali srcolik oblik jer je osnova lista bila udubljena. Najsitniji listovi su utvrđeni kod hibrida Pioneer Expressun ($28,50 \pm 3,50$ x $28,42 \pm 3,86$ cm), dok je hibrid Rimi bio sa najkrupnijim listovima ($32,11 \pm 5,53$ x $36,11 \pm 5,53$ cm). Takođe, biljke gajenih hibrida su imale i najdužu lisnu dršku i ona je u proseku iznosila $19,98 \pm 3,46$ cm, pri čemu su listovi kod hibrida Pioneer Expressun bili sa najkraćom ($18,11 \pm 1,97$ cm) a kod hibrida Pioneer Clearfield sa najdužom ($22,42 \pm 5,23$ cm) lisnom drškom.

Listovi kod populacija *H. tuberosus* su kao i kod korovskog suncokreta bili duži nego širi ali u proseku sitniji i deltoidnog oblika. Prosečna dužina liske kod ovih biljaka iznosila je $25,45 \pm 2,09$ x $10,38 \pm 1,48$ cm, s tim što su kod populacije iz Surčina biljke bile sa najsitnijim ($24,52 \pm 1,60$ x $10,40 \pm 1,30$ cm) a populacije iz Toponice sa najkrupnijim ($26,50 \pm 2,12$ x $10,91 \pm 1,73$ cm) listovima. Osim toga, populacije *H. tuberosus* su bile i sa najkraćom lisnom drškom, u proseku $5,12 \pm 1,03$ cm, odnosno kod populacije iz Toponice su biljke bile sa najkraćom ($4,11 \pm 0,57$ cm) a populacije iz Knežice sa najdužom ($6,11 \pm 0,57$ cm) lisnom drškom.

Takođe, utvrđena je jaka korelativna zavisnost između dužine i širine liske kod hibrida gajenog suncokreta (0,87), odnosno umerena kod korovskog suncokreta i populacija *H. tuberosus* (0,83, odnosno 0,74). Takođe, umerena korelativna zavisnost potvrđena je između dimenzija liske i dužina lisne drške kod populacija korovskog suncokreta (0,72 i 0,73) i kod hibrida gajenog suncokreta (0,54 i 0,43). Kod populacija *H. tuberosus* nije potvrđena korelativna zavisnost između dužine i širine liske s jedne strane i dužine lisne drške s druge strane (Tabela 10).

Tabela 10. Pearson-ov koeficijent korelacije za parametre lista kod korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*

Genotip	Parametar	ŠL	DLD
Korovski suncokret	DL	0,83	0,72
	ŠL	/	0,73
Gajeni hibridi	DL	0,87	0,54
	ŠL	/	0,43
<i>H. tuberosus</i>	DL	0,74	-0,06
	ŠL	/	-0,02

DL- dužina liske, ŠL- širina liske, DLD- dužina lisne drške

Broj, prečnik i delovi glavice. Na nivou glavice, tj. cvasti (broj i prečnik glavica; broj, širina i dužina jezičastih cvetova; broj, širina i dužina brakteja) takođe su utvrđene razlike između populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija čičoke. Naime, korovski suncokret formira najveći broj glavica i to u proseku $37,21 \pm 17,31$ po biljci, pri čemu je populacija Stari Žednik bila sa najmanjim ($18,53 \pm 6,29$), a populacija Toponica- potok sa najvećim brojem ($59,40 \pm 14,76$) glavica/biljci. Na plodnijim zemljištima biljke korovskog suncokreta su bile ekstremno brojne, odnosno i preko 150 glavica/biljci (Slika 11).

Međutim, prečnik glavica korovskog suncokreta je bio između hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* i u proseku je iznosio $5,04 \pm 1,03$ cm. Populacija iz Kovilova- put ka Crvenki je bila sa najmanjim ($3,40 \pm 0,87$ cm), a populacija Stari Žednik sa najvećim ($8,12 \pm 0,66$ cm) prečnikom glavica.

U pogledu broja, dužine i širine jezičastih cvetova populacije korovskog suncokreta su se takođe razlikovale od gajenih biljaka i populacija čičoke. Glavice korovskog suncokreta su u proseku imale $28,99 \pm 3,30$ jezičastih cvetova, dimenzija $4,37 \pm 0,31 \times 1,34 \pm 0,17$ cm. Najmanji broj jezičastih cvetova je imala populacija Kovilovo- put ka Crvenki ($25,20 \pm 5,03$) koji su ujedno bili i najsitniji ($3,33 \pm 0,86 \times 1,10 \pm 0,32$ cm), dok je populacija Stari Žednik imala najveći broj ($36,70 \pm 7,99$) a istovremeno i najkrupnije jezičaste cvetove ($6,51 \pm 0,97 \times 1,82 \pm 0,13$ cm).



Slika 11. Izgled biljke korovskog suncokreta populacije iz okoline Požarevca sa izrazito visokom brojnošću glavica (2014, orig.)

Broj, dužina i širina brakteja su se takođe pokazali kao pouzdani parametri za razlikovanje populacija korovskog suncokreta, gajenih hibrida i populacija čičoke. U disku glavica korovskog suncokreta se u proseku nalazilo $40,26 \pm 6,84$ brakteja dimenzija $2,97 \pm 0,53 \times 1,13 \pm 0,18$ cm. Sa najmanjim brojem brakteja je bila populacija Kovilovo-put ka Crvenki ($31,40 \pm 5,38$) koje su istovremeno bile i najsitnije ($2,10 \pm 0,35 \times 0,84 \pm 0,15$ cm), dok je populacija Stari Žednik bila sa najvećim brojem ($56,42 \pm 11,08$) i najkrupnijim braktejama ($4,11 \pm 0,74 \times 1,65 \pm 0,23$ cm).

Kod biljaka hibrida gajenog suncokreta glavice su bile pojedinačne i najvećeg prečnika, u proseku $18,26 \pm 2,59$ cm, pri čemu su sa najvećim prečnikom bile glavice hibrida Sumo 1PR ($19,71 \pm 1,90$ cm), a sa najmanjim hibrida Rimi ($15,72 \pm 1,49$ cm). Takođe, gajene biljke su imale veći broj i krupnije jezičaste cvetove u odnosu na ostale proučavane genotipove, u proseku $53,38 \pm 4,91$ jezičastih cvetova/glavici, dimenzija $7,76 \pm 0,72 \times 2,38 \pm 0,22$ cm. Sa najmanjim brojem jezičastih cvetova bile su glavice hibrida Sremac ($49,52 \pm 6,29$), a sa najvećim hibrid Pioneer Expressun ($56,01 \pm 4,60$). Sa druge strane, najkraće i najšire jezičaste cvetove imao je hibrid Pioneer Clearfield ($6,73 \pm 0,23 \times 2,63 \pm 0,20$ cm), a najduže i najuže hibrid Rimi ($8,30 \pm 0,40 \times 2,20 \pm 0,15$ cm). Osim toga, broj brakteja u disku glavica kod hibrida gajenog suncokreta je bio najveći u poređenju sa ostalim proučavanim genotipovima, odnosno u proseku $73,96 \pm 6,81$ i one su ujedno bile i najkrupnije ($6,53 \pm 0,65 \times 3,28 \pm 0,35$ cm). Glavice hibrida Pioneer Clearfield su bile sa najmanjim brojem ($66,10 \pm 4,01$) i sa najdužim i najužim braktejama ($7,42 \pm 0,61 \times 3,11 \pm 0,33$ cm), dok je hibrid Sumo bio sa najvećim brojem brakteja ($80,00 \pm 2,71$) koje su ujedno bile i najšire ($3,51 \pm 0,31$ cm).

Populacije *H. tuberosus* su kao i korovski suncokret bile sa velikim brojem glavica po biljci, u proseku $32,67 \pm 6,93$, ali su bile i najsitnije, u prečniku $1,92 \pm 0,15$ cm. Sa najmanjim brojem ali i najsitnijim glavicama bila je populacija Toponica ($27,00 \pm 6,78$ glavica/biljci; prečnika $1,82 \pm 0,05$ cm), dok je sa najvećim brojem glavica bila populacija Surčin ($36,00 \pm 5,28$ /biljci), a sa najkrupnijim populacija Knežice (u prečniku $1,99 \pm 0,19$ cm). U pogledu broja i dimenzija jezičastih cvetova populacije čičoke su bile sličnije korovskom suncokretu. U proseku glavice su imale $26,50 \pm 3,56$ jezičastih cvetova dimenzija $4,23 \pm 0,28 \times 1,13 \pm 0,10$ cm. Najmanji broj jezičastih cvetova su imale glavice populacije Toponica, u proseku $24,31 \pm 1,64$, a najveći populacija Knežice, u proseku $28,61 \pm 4,50$. Najkraće i najšire jezičaste cvetove je imala populacija Surčin ($4,07 \pm 0,09 \times 1,17 \pm 0,88$ cm), dok su najduži i najuži bili kod populacije Knežica ($4,38 \pm 0,44 \times 1,10 \pm 0,11$ cm). Osim toga, i u pogledu broja i dimenzija brakteja populacije *H. tuberosus* su takođe bile sličnije korovskom nego gajenom suncokretu. Prosečno po glavici bilo je $42,07 \pm 4,23$ brakteja dimenzija $1,25 \pm 0,18 \times 0,33 \pm 0,07$ cm. Sa najmanjim brojem brakteja u disku glavica je bila populacija Toponica ($39,41 \pm 3,17$) pri čemu su one bile i najkraće ($1,05 \pm 0,07 \times 0,33 \pm 0,07$ cm), dok je populacija Knežica bila sa najvećim brojem brakteja ($46,03 \pm 3,89$) koje su istovremeno bile najduže i najuže ($1,40 \pm 0,12 \times 0,27 \pm 0,05$ cm).

Na osnovu Pearson-ovog koeficijenta, kod 17 proučavanih populacija korovskog suncokreta potvrđena je visoka korelativna zavisnost između prečnika glavice s jedne strane i broja i dužine jezičastih cvetova kao i broja i širine brakteja s druge strane (0,85-0,95) (Tabela 11). Osim toga, visoka korelativna zavisnost je potvrđena između broja brakteja i broja jezičastih cvetova (0,91), kao i dužine jezičastih cvetova i širine brakteja (0,87). Umerena korelativna zavisnost kod korovskog suncokreta je potvrđena između ostalih proučavanih parametara glavice osim između širine jezičastih cvetova, s jedne strane i broja i dužine brakteja, s druge strane, kao i između broja i širine jezičastih cvetova gde je zavisnost bila relativno niska (0,34 do 0,44).

Kod biljaka hibrida gajenog suncokreta evidentirana je uglavnom slaba do umerena korelativna zavisnost za parametre glavice. Najjača zavisnost je utvrđena između dužine brakteja i broja jezičastih cvetova, odnosno dužine i broja brakteja (0,60, odnosno -0,48).

Slična zavisnost potvrđena je i kod populacija *H. tuberosus* gde je najveća korelativna zavisnost evidentirana između dužine brakteja i broja jezičastih cvetova (0,60).

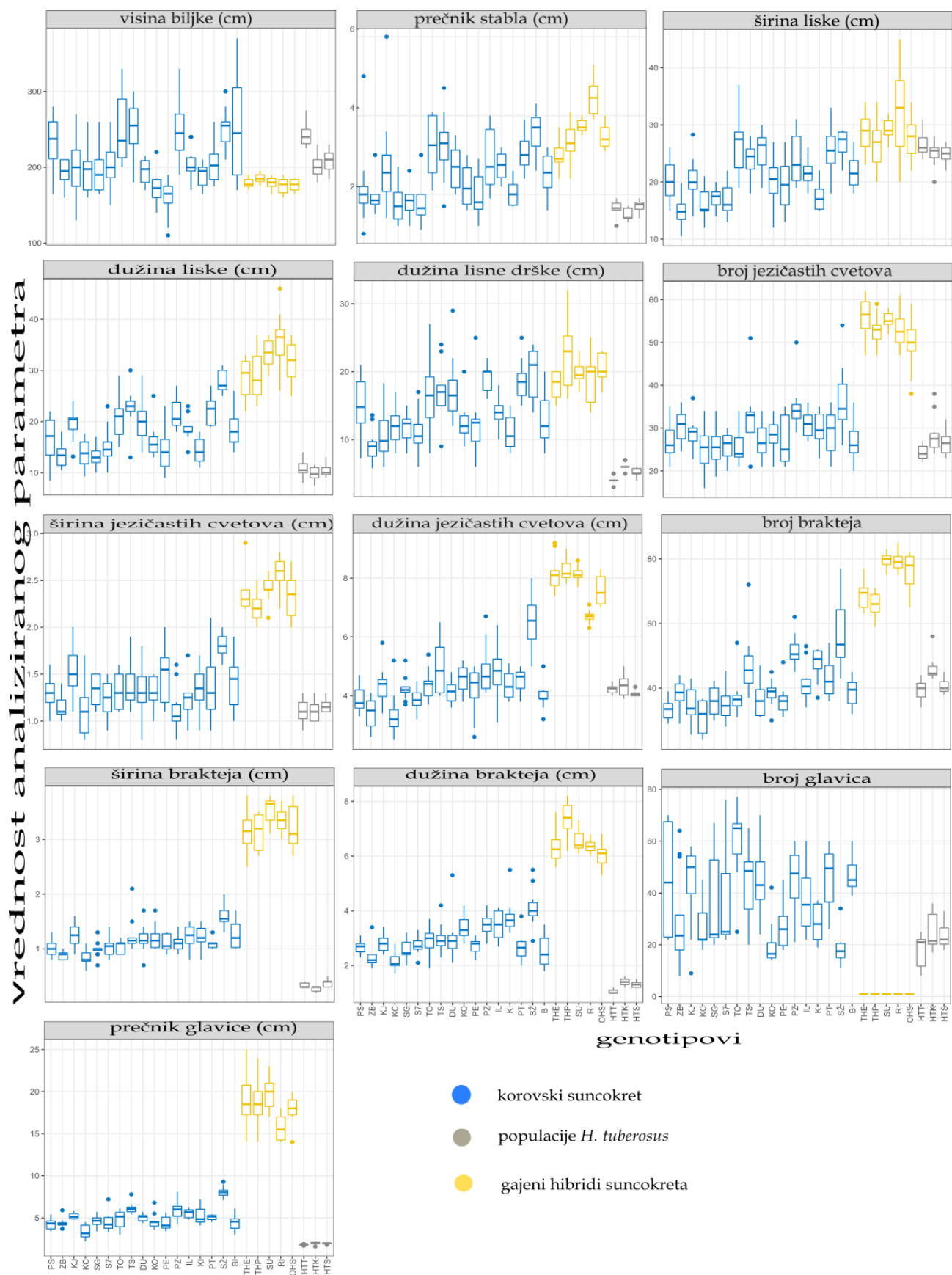
Tabela 11. Pearson-ov koeficijent korelacije za parametre glavice kod korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*

	Parametar	PG	BJC	ŠJC	DJC	BB	ŠB	DB
Korovski suncokret	BJC	0,87	/	/	/	/	/	/
	ŠJC	0,64	0,34	/	/	/	/	/
	DJC	0,95	0,78	0,69	/	/	/	/
	BB	0,88	0,91	0,41	0,83	/	/	/
	ŠB	0,85	0,64	0,81	0,87	0,69	/	/
	DB	0,80	0,70	0,44	0,83	0,78	0,78	/
	BG	-0,75	0,13	-0,17	0,22	0,54	0,08	0,10
Gajeni hibridi	BJC	-0,17	/	/	/	/	/	/
	ŠJC	0,45	-0,29	/	/	/	/	/
	DJC	0,45	0,24	-0,31	/	/	/	/
	BB	-0,13	0,38	-0,26	-0,23	/	/	/
	ŠB	0,40	-0,09	0,13	0,14	0,47	/	/
	DB	0,32	0,60	-0,01	0,38	-0,48	0,15	/
	BG	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H. tuberosus</i>	BJC	-0,12	/	/	/	/	/	/
	ŠJC	0,29	-0,19	/	/	/	/	/
	DJC	0,26	0,06	0,25	/	/	/	/
	BB	0,45	0,38	-0,04	0,29	/	/	/
	ŠB	-0,03	-0,09	0,22	-0,14	-0,31	/	/
	DB	0,40	0,60	0,12	0,09	0,49	-0,03	/
	BG	0,23	0,42	0,01	0,25	0,33	-0,01	0,50

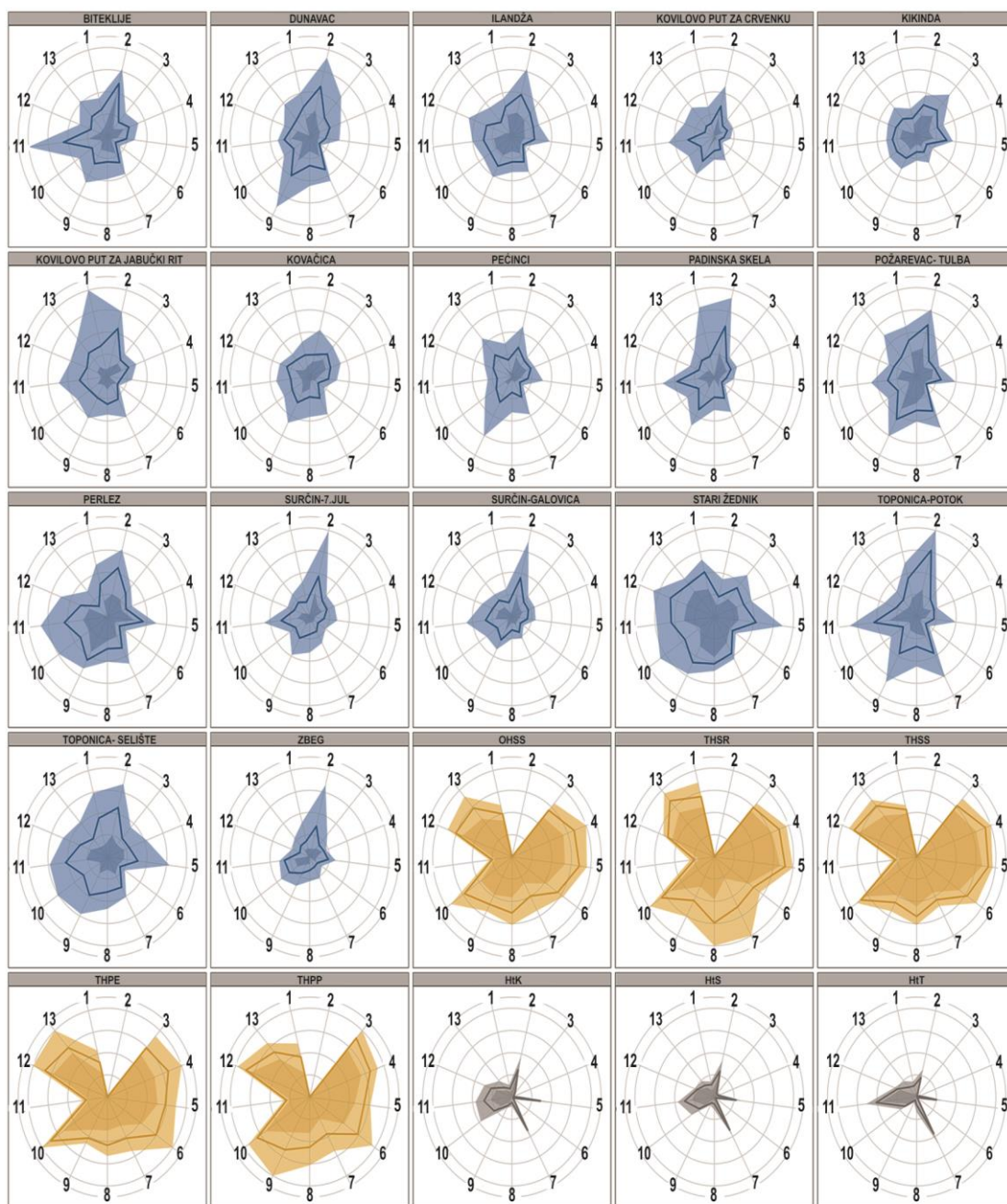
PG- prečnik glavice, BJC- broj jezičastih cvetova, ŠJC- širina jezičastih cvetova, DJC- dužina jezičastih cvetova, BB- broj brakteja, ŠB- širina brakteja, DB- dužina brakteja, BG- broj glavica

Diferenciranost populacija korovskog suncokreta, gajenih hibrida i populacija *H. tuberosus* na osnovu kvantitativnih parametara. Na osnovu analiziranih parametara fenotipske varijabilnosti (primenom Tukey-testa) utvrđena je jasna diferenciranost između populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* u odnosu na sve analizirane kvantitativne parametre (Grafik 3). Fenotipske razlike između ispitivanih genotipova su bile najizraženije za parametre glavice, tj. broj, dužinu i širinu jezičastih cvetova, zatim broj, dužinu i širinu brakteja, kao i broj i prečnik glavica. U odnosu na ostale kvantitativne parametre (visina biljaka, prečnik stabla, širina i dužina liske, dužina lisne drške) razlike nisu bile tako izražene i na osnovu njih se nisu mogli jasno razdvojiti proučavani genotipovi. Osim toga, kod populacija korovskog suncokreta utvrđena je izražena inter- i intrapopulaciona varijabilnost na što ukazuju minimalne (min.) i maksimalne (max.) vrednosti za određeni parametar (dužina pravougaonika na boxplot grafiku). Sa druge strane, kod hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* rasponi između min. i max. vrednosti, kao i ujednačenija dužina pravougaonika za gotove sve analizirane kvantitativne parametre nedvosmisleno ukazuju na malu inter- i intravarijabilnost kod ovih genotipova.

Intenzitet intra- i interpopulacione varijabilnosti korovskog suncokreta i populacija *H. tuberosus*, kao i varijabilnosti unutar i između hibrida gajenog suncokreta, na osnovu 13 analiziranih fenotipskih osobina, je vizuelizovan pomoću Kiviat grafika ("radar" ili "pauk" grafici). Na osnovu dobijenih oblika na graficima, koji vizuelizuju intenzitet varijabilnosti analiziranih parametara, jasno se mogu razlikovati proučavani genotipovi i steći uvid u intra- i interpopulacionu varijabilnost (Grafik 4). Generalno, u odnosu na sve analizirane kvantitativne parametre, populacije korovskog suncokreta se nalaze prema stepenu sličnosti, odnosno različitosti, između populacija čičoke i hibrida gajenog suncokreta. Takođe, četiri od pet analiziranih hibrida gajenog suncokreta su veoma slični po svim kvantitativnim osobinama, jedino Rimi hibrid se neznatno razlikuje od njih. Kod svakog hibrida ponaosob konstatovana je relativno niska varijabilnost kod ispitivanih kvantitativnih parametara. Takođe, i kod tri populacije *H. tuberosus* konstatovana je jako niska inter- i intrapopulaciona varijabilnost u odnosu na sve analizirane kvantitativne parametre. Za razliku od prethodnih, kod populacija korovskog suncokreta potvrđena je visoka inter- i intrapopulaciona varijabilnost za većinu analiziranih parametara. Različiti oblici na Kiviat graficima ukazuju na različitost između populacija za analizirane fenotipske osobine. Tako npr., među najsljčnijim su bile populacije iz Surčina (Galovica), Zbega i Surčina ("7. jul"). Sa druge strane, sa najvećim stepenom različitosti u odnosu na 17 analiziranih populacija korovskog suncokreta se izdvojila populacija Stari Źednik u blizini Subotice. Naime, ova populacija je bila sa apikalnim grananjem i sa izrazito krupnom centralnom glavicom (krupnijom u odnosu na ostale na biljci) i ujedno sa većim vrednostima parametara glavice (broj jezičastih cvetova, dimenzije i broj brakteja). Stoga, populacija Stari Źednik je u odnosu na analizirane kvantitativne parametre fenotipske varijabilnosti bila najbliža biljkama hibrida gajenog suncokreta u odnosu na ostale analizirane populacije korovskog suncokreta.



Grafik 3. Diferenciranost populacija korovskog suncokreta, gajenih hibrida i populacija *H. tuberosus* na osnovu kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti (min., max., prosek, ekstremna vrednost, SD)



KOROVSKI SUNCOKRET

HIBRIDI SUNCOKRETA

H. tuberosus

Grafik 4. Intenzitet intra- i ineterpopulacione varijabilnosti u odnosu na analizirane kvantitativne parametre fenotipske sličnosti/različitosti kod populacija korovskog sunčokreta, hibrida gajenog sunčokreta i populacija *H. tuberosus* („radar“/„pauk“, Kiviat grafici) [1- prečnik stabla, 2- broj glavica, 3- dužina brakteja, 4- širina brakteja, 5- broj brakteja, 6- prečnik glavice, 7- dužina liske, 8- širina liske, 9- dužina lisne drške, 10- broj jezičastih cvetova, 11- visina biljke, 12- dužina jezičastih cvetova, 13- širina jezičastih cvetova]

Analizom varijanse (ANOVA), primenom Tukey-testa, analizirana je statistička značajnost razlika između populacija korovskog suncokreta za ispitivane kvantitativne parametre fenotipske varijabilnosti (Tabela 12). Dobijeni rezultati pokazuju da postoje statistički značajne razlike između pojedinih populacija korovskog suncokreta za veći broj kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti.

Populacija sa lokaliteta Stari Žednik se statistički razlikovala od ostalih populacija na osnovu svih analiziranih kvantitativnih parametara osim u odnosu na broj glavica. Ovoj populaciji bila je najbližnja populacija sa lokaliteta Perlez koja se za pet analiziranih parametara (visina biljke, dužina lisne drške, broj jezičastih cvetova, broj brakteja i dužina brakteja) statistički značajno razlikovala od ostalih populacija. Takođe, populacija sa lokaliteta Toponica- potok se statistički značajno razlikovala od ostalih za četiri ispitivana kvantitativna parametra (visina biljke, prečnik stabla, dužina liske i broj glavica). Prethodno pomenute populacije bile su jačeg habitusa, shodno tome i sa znatno većim vrednostima većine analiziranih kvantitativnih parametara.

Analizom varijanse kod hibrida gajenog suncokreta (Tabela 13) dobijeni rezultati ukazuju da se hibrid Rimi statistički značajno razlikovao od ostalih analiziranih hibrida za četiri ispitivana kvantitativna parametra (prečnik stabla, širina lista, prečnik glavice i dužina jezičastih cvetova).

Populacija vrste *H. tuberosus* sa lokaliteta Toponica se od ostalih statistički značajno razlikovala za četiri ispitivana kvantitativna parametra (visina biljke, dužina lisne drške, prečnik glavica i dužina brakteja) (Tabela 14).

Tabela 12. Značajnost razlika između populacija korovskog suncokreta za analizirane kvantitativne parametre fenotipske varijabilnosti (Tukey-test)

	VB	PS	ŠL	DL	DLD	BG	PG	BJC	ŠJC	DJC	BB	DB	ŠB
Biteklije	255 ± 76 a	2,55 ± 0,54 bcdef	18,60 ± 3,60 bcdef	22,00 ± 3,30 abcde	13,10 ± 3,80 cdefg	47,50 ± 7,70 ab	4,50 ± 0,97 def	26,70 ± 4,70 c	1,42 ± 0,29 bcd	3,98 ± 0,46 cde	38,70 ± 4,10 cdef	2,53 ± 0,59 def	1,25 ± 0,25 b
Dunavac	194 ± 16 bcd	2,68 ± 0,53 abcdef	20,20 ± 4,80 bcd	25,10 ± 3,70 abc	17,50 ± 5,00 abcd	44,90 ± 13,40 ab	5,05 ± 0,44 bcde	27,30 ± 4,10 bc	1,32 ± 0,28 bcd	4,15 ± 0,41 bcde	36,40 ± 5,30 def	3,03 ± 0,87 bcd	1,18 ± 0,26 b
Ilandža	204 ± 23 abcd	2,71 ± 0,35 abcdef	18,60 ± 2,50 bcdef	21,70 ± 2,50 abcde	14,00 ± 2,2 bcdefg	37,70 ± 13,4 abc	5,55 ± 0,56 bcd	31,00 ± 3,00 abc	1,24 ± 0,21 bcd	4,80 ± 0,88 bcd	41,50 ± 6,30 cde	3,47 ± 0,53 ab	1,23 ± 0,21 b
Kikinda	190 ± 16 cd	2,04 ± 0,34 def	14,3 ± 2,7 fg	17,4 ± 2,4 efg	11,1 ± 2,6 efg	28,6 ± 7,3 bc	5,26 ± 1,05 bcde	29,9 ± 4,0 abc	1,35 ± 0,24 bcd	4,37 ± 0,46 bcd	47,4 ± 5,1 abc	3,81 ± 0,65 a	1,21 ± 0,21 b
Kovačica	173 ± 22 d	2,24 ± 0,53 bcdef	16,3 ± 3,5 cdefg	20,0 ± 4,3 cdef	12,6 ± 3,0 defg	20,2 ± 8,8 c	4,60 ± 0,94 de	28,3 ± 3,7 bc	1,32 ± 0,16 bcd	4,57 ± 0,48 bcd	38,5 ± 4,2 cdef	3,42 ± 0,45 abc	1,21 ± 0,23 b
Kovilovo- put za Jabučki rit	202 ± 42 abcd	2,77 ± 1,18 abcde	19,5 ± 2,9 bcde	20,5 ± 3,7 bcdef	10,8 ± 3,9 fg	43,3 ± 15,9 ab	5,18 ± 0,37 bcde	28,6 ± 3,9 bc	1,54 ± 0,27 ab	4,34 ± 0,62 bcd	34,8 ± 5,5 def	2,79 ± 0,33 bcdef	1,23 ± 0,20 b
Kovilovo- put za Crvenku	197 ± 30 bcd	1,76 ± 0,45 f	13,8 ± 2,6 fg	16,2 ± 2,6 fg	12,2 ± 2,6 defg	27,5 ± 10,3 bc	3,37 ± 0,83 f	25,3 ± 5,5 c	1,12 ± 0,29 d	3,34 ± 0,72 e	31,3 ± 5,0 f	2,14 ± 0,31 f	0,83 ± 0,14 c
Padinska Skela	233 ± 36 abc	2,16 ± 0,99 cdef	16,5 ± 4,6 cdefg	20,0 ± 3,6 cdef	15,2 ± 4,3 abcdef	45,2 ± 23,2 ab	4,28 ± 0,67 ef	27,0 ± 4,9 c	1,30 ± 0,17 bcd	3,88 ± 0,44 de	33,3 ± 3,3 ef	2,68 ± 0,24 cdef	1,01 ± 0,13 bc
Pećinci	159 ± 26 d	1,96 ± 0,56 def	14,4 ± 4,4 efg	19,5 ± 4,6 defg	12,5 ± 5,1 defg	26,6 ± 8,4 bc	4,36 ± 0,80 def	27,1 ± 5,7 bc	1,48 ± 0,32 abc	4,18 ± 0,84 bcde	36,3 ± 4,8 def	2,69 ± 0,31 cdef	1,11 ± 0,15 bc
Perlez	252 ± 47 a	2,89 ± 0,83 abcd	21,4 ± 3,0 bc	24,2 ± 4,4 abcd	19,0 ± 2,1 ab	44,1 ± 14,1 ab	5,92 ± 1,09 bc	34,9 ± 5,8 ab	1,13 ± 0,25 cd	4,90 ± 0,88 bc	51,7 ± 4,9 ab	3,50 ± 0,44 ab	1,10 ± 0,14 bc
Požarevac- Tulba	206 ± 26 abcd	3,08 ± 0,48 abc	22,2 ± 2,9 b	25,6 ± 4,2 ab	18,8 ± 3,0 abc	46,4 ± 12,2 ab	5,03 ± 0,33 bcde	29,1 ± 5,2 abc	1,41 ± 0,40 bcd	4,55 ± 0,39 bcd	43,0 ± 6,0 bcd	2,67 ± 0,50 cdef	1,09 ± 0,09 bc
Stari Žednik	253 ± 26 a	3,59 ± 0,54 a	27,9 ± 2,4 a	26,6 ± 2,5 a	19,9 ± 3,8 a	18,5 ± 6,3 c	8,10 ± 0,66 a	36,7 ± 8,0 a	1,82 ± 0,13 a	6,46 ± 0,97 a	56,4 ± 11,1 a	4,12 ± 0,74 a	1,62 ± 0,23 a
Surčin ("7. jul")	204 ± 32 abcd	1,84 ± 0,61 ef	15,1 ± 3,8 defg	16,9 ± 2,8 efg	10,9 ± 3,3 fg	36,6 ± 20,1 bc	4,52 ± 1,06 de	25,9 ± 3,2 c	1,25 ± 0,18 bcd	3,88 ± 0,39 de	35,1 ± 5,4 def	2,73 ± 0,29 cdef	1,03 ± 0,16 bc
Surčin (Galovica)	197 ± 30 bcd	1,82 ± 0,35 f	13,3 ± 2,1 g	17,3 ± 1,9 efg	11,6 ± 2,4 efg	35,3 ± 19,1 bc	4,61 ± 0,61 de	26,2 ± 5,1 c	1,32 ± 0,17 bcd	4,23 ± 0,39 bcde	36,0 ± 4,4 def	2,61 ± 0,38 def	0,99 ± 0,14 bc
Toponica- potok	251 ± 47 a	3,22 ± 0,81 ab	20,4 ± 4,2 bc	26,5 ± 5,5 a	16,6 ± 5,6 abcde	59,4 ± 14,8 a	4,84 ± 1,15 cde	25,4 ± 3,9 c	1,33 ± 0,21 bcd	4,37 ± 0,53 bcd	37,5 ± 6,3 def	2,89 ± 0,52 bcde	1,04 ± 0,13 bc
Toponica- selište	248 ± 38 ab	3,24 ± 0,85 ab	22,7 ± 4,2 ab	23,8 ± 3,1 abcd	17,1 ± 4,3 abcd	44,4 ± 15,5 ab	6,15 ± 0,68 b	32,7 ± 7,6 abc	1,37 ± 0,24 bcd	4,98 ± 0,91 b	47,6 ± 10,0 abc	3,02 ± 0,52 bcde	1,26 ± 0,32 b
Zbeg	193 ± 16 cd	1,91 ± 0,39 def	13,4 ± 2,3 g	14,9 ± 2,9 g	9,0 ± 2,5 g	28,1 ± 19,0 bc	4,38 ± 0,55 def	30,3 ± 3,8 abc	1,15 ± 0,13 cd	3,39 ± 0,50 e	38,3 ± 4,4 def	2,29 ± 0,38 ef	0,88 ± 0,08 c

VB- visina biljke, PS- prečnik stabla, ŠL- širina liske, DL- dužina liske, DLD- dužina lisne drške, BG- broj glavica, PG- prečnik glavnice, BJC- broj jezičastih cvetova, ŠJC- širina jezičastih cvetova, DJC- dužina jezičastih cvetova, BB- broj brakteja, DB- dužina brakteja, ŠB- širina brakteja

Tabela 13. Značajnost razlika između hibrida gajenog suncokreta za analizirane kvantitativne parametre fenotipske varijabilnosti (Tukey-test)

	VB	PS	ŠL	DL	DLD	BG	PG	BJC	ŠJC	DJC	BB	DB	ŠB
OHSS	176,0 ±	3,49 ±	31,8 ±	27,7 ±	20,5 ±	1,0 ±	18,0 ±	49,5 ±	2,34 ±	7,58 ±	76,2 ±	6,04 ±	3,22 ±
	8,1 ^b	0,34 ^{bc}	4,1 ^{ab}	4,2 ^a	2,2 ^{ab}	0,0 ^a	1,8 ^{ab}	6,3 ^b	0,24 ^{ab}	0,52 ^b	5,9 ^a	0,44 ^b	0,39 ^a
THSR	175,5 ±	4,49 ±	36,1 ±	32,4 ±	19,1 ±	1,0 ±	15,7 ±	53,2 ±	2,57 ±	6,68 ±	79,0 ±	6,35 ±	3,35 ±
	10,1 ^b	0,49 ^a	5,5 ^a	7,7 ^a	3,8 ^{ab}	0,0 ^a	1,5 ^b	5,0 ^{ab}	0,20 ^a	0,23 ^c	3,0 ^a	0,24 ^b	0,23 ^a
THSS	179,5 ±	3,74 ±	33,3 ±	29,3 ±	19,8 ±	1,0 ±	19,7 ±	55,2 ±	2,41 ±	8,14 ±	79,6 ±	6,54 ±	3,54 ±
	7,2 ^{ab}	0,18 ^b	2,8 ^{ab}	2,0 ^a	1,8 ^{ab}	0,0 ^a	1,9 ^a	1,9 ^{ab}	0,14 ^{ab}	0,27 ^a	2,7 ^a	0,40 ^b	0,25 ^a
THPE	179,2 ±	3,01 ±	28,4 ±	28,5 ±	18,1 ±	1,0 ±	19,1 ±	56,0 ±	2,36 ±	8,14 ±	68,9 ±	6,32 ±	3,16 ±
	6,4 ^{ab}	0,38 ^c	3,9 ^b	3,5 ^a	2,0 ^b	0,0 ^a	3,1 ^a	4,6 ^a	0,21 ^{ab}	0,60 ^a	4,3 ^b	0,61 ^b	0,40 ^a
THPP	186,0 ±	3,33 ±	29,2 ±	26,6 ±	22,4 ±	1,0 ±	18,8 ±	53,0 ±	2,22 ±	8,25 ±	66,1 ±	7,38 ±	3,14 ±
	6,6 ^a	0,50 ^{bc}	5,0 ^b	4,2 ^a	5,2 ^a	0,0 ^a	2,7 ^a	3,7 ^{ab}	0,15 ^b	0,40 ^a	4,0 ^b	0,61 ^a	0,33 ^a

VB- visina biljke, PS- prečnik stabla, ŠL- širina liske, DL- dužina liske, DLD- dužina lisne drške, BG- broj glavica, PG- prečnik glavice, BJC- broj jezičastih cvetova, ŠJC- širina jezičastih cvetova, DJC- dužina jezičastih cvetova, BB- broj brakteja, DB- dužina brakteja, ŠB- širina brakteja; OHSS- osetljivi hibrid Sremac, THSR- tolerantni hibrid Rimi, THSS- tolerantni hibrid Sumo 1PR, THPE- tolerantni hibrid Pioneer Expressun, THPP- tolerantni hibrid Pioneer Clearfield

Tabela 14. Značajnost razlika između populacija vrste *H. tuberosus* za analizirane kvantitativne parametre fenotipske varijabilnosti (Tukey-test)

	VB	PS	ŠL	DL	DLD	BG	PG	BJC	ŠJC	DJC	BB	DB	ŠB
HtK	203 ±	1,49 ±	9,8 ±	25,0 ±	6,10 ±	25,1 ±	1,99 ±	28,6 ±	1,10 ±	4,38 ±	46,0 ±	1,40 ±	0,27 ±
	16 ^b	0,15 ^b	1,3 ^a	2,3 ^a	0,57 ^a	7,1 ^a	0,19 ^a	4,5 ^a	0,11 ^a	0,40 ^a	3,9 ^a	0,12 ^a	0,05 ^b
HtT	244 ±	1,65 ±	10,9 ±	26,5 ±	4,10 ±	18,2 ±	1,80 ±	24,3 ±	1,11 ±	4,23 ±	39,4 ±	1,05 ±	0,33 ±
	16 ^a	0,19 ^{ab}	1,7 ^a	2,1 ^a	0,57 ^c	6,8 ^a	0,07 ^b	1,6 ^b	0,12 ^a	0,16 ^{ab}	3,2 ^b	0,07 ^b	0,05 ^{ab}
HtS	208 ±	1,72 ±	10,5 ±	24,9 ±	5,10 ±	23,9 ±	1,98 ±	26,6 ±	1,17 ±	4,07 ±	40,8 ±	1,31 ±	0,38 ±
	14 ^b	0,15 ^a	1,3 ^a	1,6 ^a	0,74 ^b	5,3 ^a	0,09 ^a	2,8 ^{ab}	0,08 ^a	0,09 ^b	2,4 ^b	0,12 ^a	0,08 ^a

HtK- lokalitet Knežica, HtT- lokalitet Toponica, HtS- lokalitet Surčin

5.2.2. Kvalitativni parametri

Na osnovu analize kvalitativnih osobina (tip grananja, centralna glavica, baza lista, oblik lista, površina liske, lisna margina, antocijani, dorzalni listić, položaj brakteja, tip brakteja, maljavost brakteja, boja diska) fenotipske varijabilnosti populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* takođe je potvrđena jasna diferenciranost između proučavanih genotipova (Tabela 15 a,b).

Tip grananja. Grananje nadzemnog izdanka kod svih populacija korovskog suncokreta je mahom bilo čitavom dužinom stabla, osim malog procenta biljaka koje su imale apikalno grananje (~18%). Sve ocenjivane biljke korovskog suncokreta populacije iz Kikinde imale su apikalni tip grananja, dok je na lokalitetima Stari Žednik i Kovilovo- put za Crvenku veći broj analiziranih jedinki bio sa apikalnim grananjem. Sve ostale analizirane populacije korovskog suncokreta su dominantno bile razgranate čitavom visinom/dužinom stabla. Neretko na terenu su bile prisutne individue korovskog suncokreta koje su imale i preko 30 bočnih grana a samim tim i izrazito veliki broj glavica. Biljke hibrida gajenog suncokreta su bile bez grananja, dok su populacije *H. tuberosus* bile sa apikalnim grananjem (Grafik 5a).

Centralna glavica. Manje od polovine biljaka unutar svih analiziranih populacija korovskog suncokreta je bilo sa manje ili više izraženom centralnom glavicom koja je za nekoliko cm u prečniku bila veća od ostalih glavica na biljci. Prisustvo centralne glavice bilo je najizraženije kod populacija Stari Žednik, Perlez, Ilandža, Kikinda, Požarevac-Tulba, Biteklje i Dunavac. Ova pojava ukazuje na nivo genetičke srodnosti između gajenih hibrida i korovskog suncokreta ili je u pitanju jedan od primarnih pokazatelja spontanog ukrštanja između različitih genotipova *H. annuus* (gajeni hibrid x samonikli usev, samonikli usev x korovski suncokret, gajeni hibrid x korovski suncokret), tj. transfera gena. Za razliku od toga, kod gajenih hibrida uvek je bila razvijena samo velika centralna glavica, dok kod populacija *H. tuberosus* nije bilo značajnih razlika u prečniku između glavica (Grafik 5a).

Baza lista. U odnosu na ovaj kvalitativni parametar fenotipske varijabilnosti 64% biljaka korovskog suncokreta je bilo sa ravnom osnovom lista naspram 36% koje su imale udubljenu (srcoliku) osnovu. Populacije Stari Žednik, Biteklje, Ilandža, Padinska Skela i Kovilovo- put ka Jabučkom ritu bile su sa udubljenom osnovom liske, dok je kod biljaka ostalih populacija ovaj karakter bio slabije izražen. Za razliku od toga, baza lista gajenih hibrida je manje-više bila udubljena, dok je kod populacija *H. tuberosus* bila ravna (Grafik 5a).

Oblik lista. Polovina ispitivanih individua korovskog suncokreta imala je srcolik oblik lista (51%) naspram nešto manjeg broja biljaka sa trouglasto-kopljastim listovima. Sve biljke na lokalitetu Biteklje i Kovilovo- put za Crvenku imale su srcolike listove, dok je populacija Toponica- potok imala trouglasto-kopljaste listove. Biljke ostalih populacija korovskog suncokreta bile su sa oba oblika listova (srcolik, trouglasto-kopljast). Velika raznolikost među populacijama korovskog suncokreta verovatno je uzrok česte hibridizacije sa drugim formama suncokreta. Hibridi gajenog suncokreta su bili isključivo srcolikog oblika listova, nasuprot populacija *H. tuberosus* kod kojih su listovi imali deltoidni oblik (Grafik 5a).

Lisna površina. Biljke korovskog suncokreta su dominantno imale hrapavu površinu lista (52,2% biljaka), dok je manji broj bio sa listovima prekrivenim voštanom prevlakom (18,7%), a preostali deo biljaka (29,1%) je bio sa jako hrapavom površinom lista. Biljke populacija Zbeg i Surčin- Galovica imale su isključivo veoma hrapave listove, dok su

biljke ostalih populacija korovskog suncokreta bile sa različitim nivoom hrapavosti površine lista. Biljke oba gajena Pioneer hibrida takođe su sa hrapavom površinom listova, naspram ekstremno grube (hrapave) površine lista kod hibrida Rimi. Sa druge strane, kod hibrida Sumo 1PR i Sremca listovi su bili hrapave i jako hrapave površine. Biljke sve tri analizirane populacije *H. tuberosus* su bile sa jako hrapavom površinom lista (Grafik 5a).

Obod lista. U odnosu na obod lista kod populacija korovskog suncokreta evidentirane su četiri kategorije: ravan, blago urezan, urezan i testerast. Sa ravnim obodom lista bio je veoma mali broj analiziranih biljaka (1,1%), dok je sa blago urezanim obodom bilo najviše biljaka (48,3%). Sa urezanim i testerastim obodom lista takođe je bio značajan broj biljaka korovskog suncokreta (24,2%, odnosno 26,4%). Generalno, biljke koje su imale hrapavu površinu lista su po pravilu imale blago urezan obod lista, što je dominantno bilo prisutno kod populacija Zbeg i Surčin-Galovica. Nasuprot njima, populacije iz Perleza bile su izrazito testerastog oboda lista, dok su kod populacija Dunavac i Kovačica bile zastupljene sve četiri kategorije oboda lista. Biljke oba Pioneer hibrida suncokreta, kao i hibrida Sumo 1PR, odnosno Sremac, bile su sa urezanim obodom lista, a hibrida Rimi sa testerastim. Kod populacija *H. tuberosus* uglavnom su listovi bili sa blago urezanim do urezanim obodom, dok je manji broj biljaka bio sa testerastim obodom listova (Grafik 5a).

Antocijani. Više od polovine biljaka (51,1%) korovskog suncokreta je u svojim organima sadržalo antocijane. Kod svega par individua unutar populacija Surčin- "7. jul" i Kovilovo- put za Jabučki rit je evidentirano ekstremno prisustvo antocijana. Nasuprot tome, kod populacije Stari Žednik biljke nisu sadržale ovaj pigment. Kod ostalih populacija korovskog suncokreta nije bilo jasne diferenciranosti po pitanju prisustva, odnosno odsustva ovog pigmenta. Prisustvo antocijana kod korovskog suncokreta ukazuje na genetičku srodnost sa pravim divljim suncokretom (*H. annuus*) kod koga je ovaj pigment jedno od glavnih obeležja. Biljke gajenih hibridi suncokreta u svojim organima ne sadrže antocijane, dok je kod skoro svih biljaka (populacija) *H. tuberosus* evidentirano prisustvo ovog pigmenta (Grafik 5b).

Vršni listić. Preko 80% ispitivanih biljaka korovskog suncokreta odlikovalo se prisustvom vršnog listića. Takođe, svi gajeni hibridi suncokreta, osim hibrida Rimi, imali su prisutan vršni listić. Hibrid Rimi kao i populacije vrste *H. tuberosus* nisu bile sa formiranim vršnim listićem (Grafik 5b).

Brakteje: tip, raspored, maljavost. Kod svih ispitivanih genotipova (korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta, populacija *H. tuberosus*) konstatovan je jedan tip brakteja i to trouglasto-trapezast sa zašiljenima vrhom. U odnosu na raspored brakteja kod 62% biljaka korovskog suncokreta brakteje su bile zbijene, a kod 38% rastresite. Biljke populacija Perlez, Ilandža, Kikinda i Surčin- "7. jul" su bile sa zbijenim braktejama, naspram populacije Požarevac- Tulba kod koje su skoro sve biljke bile sa rastresitim braktejama. Bez obzira na veliku varijabilnost brakteja između populacija korovskog suncokreta (Slika 12), ova morfološka karakteristika je bitan parametar za razdvajanje proučavanih genotipova (korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta, populacija *H. tuberosus*). Kod svih hibrida gajenog suncokreta (100%) i > 80% populacija *H. tuberosus* brakteje su bile izrazito zbijene (Grafik 5b).

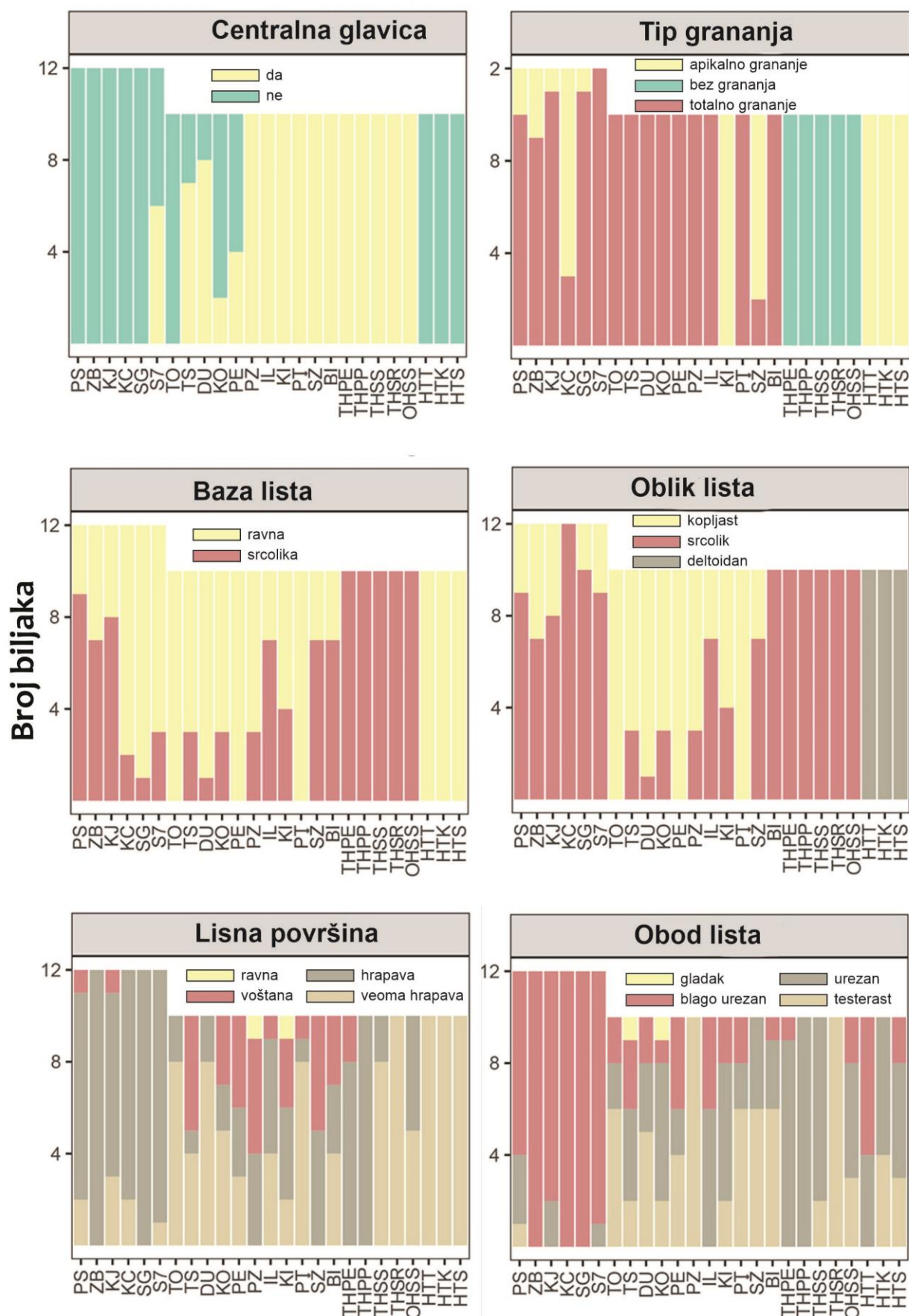
Tabela 15a. Prosečne vrednosti kvalitativnih parametara fenotipske varijabilnosti populacija korovskog suncokreta

Parametar	Populacija korovskog suncokreta																	Prosek	
	Kategorija	PS	ZB	KJ	KC	SG	S7	TO	TS	DU	KO	PE	PZ	IL	KI	PT	SŽ		BI
Tip grananja	0-bez grananja, 1-apikalno, 2-totalno	1,8 ±0,4	1,7 ±0,4	1,9 ±0,3	1,2 ±0,4	1,9 ±0,3	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	1,0 ±0,0	2,0 ±0,0	1,2 ±0,4	2,0 ±0,0	1,8 ±0,3
Prisustvo centralne glavice	0-ne, 1-da	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	0,0± 0,0	0,5 ±0,4	0,0 ±0,0	0,7 ±0,5	0,8 ±0,4	0,2 ±0,1	0,4 ±0,2	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	0,5 ±0,2
Baza lista	1-ravna, 2-srcolika	1,7 ±0,4	1,6 ±0,5	1,7 ±0,5	1,2 ±0,4	1,1 ±0,3	1,2 ±0,4	1,0 ±0,0	1,3 ±0,5	1,1 ±0,3	1,3 ±0,5	1,0 ±0,0	1,3 ±0,5	1,7 ±0,5	1,4 ±0,5	1,0 ±0,0	1,7 ±0,5	1,7 ±0,5	1,3 ±0,3
Oblik lista	1-kopljast, 2-srcolik, 3-deltoidan	1,7 ±0,4	1,6 ±0,5	1,7 ±0,5	2,0 ±0,0	1,8 ±0,4	1,7 ±0,4	1,0 ±0,0	1,3 ±0,5	1,1 ±0,3	1,3 ±0,5	1,0 ±0,0	1,3 ±0,5	1,7 ±0,5	1,4 ±0,5	1,0 ±0,0	1,7 ±0,5	2,0 ±0,0	1,5 ±0,4
Lisna površina	1-ravna, 2-voštana, 3-hrapava, 4-veoma hrapava	3,1 ±0,5	3,0 ±0,0	3,2 ±0,6	3,2 ±0,4	3,0 ±0,0	3,1 ±0,3	3,8 ±0,4	2,9 ±0,9	3,8 ±0,4	3,2 ±0,9	2,9 ±0,9	2,3 ±0,7	3,3 ±0,7	2,7 ±0,9	3,7 ±0,7	2,5 ±0,5	3,1 ±0,9	3,1 ±0,4
Obod lista	1-gladak, 2-blago urezan, 3-urezan, 4-testerast	2,4 ±0,6	2,0 ±0,0	2,2 ±0,4	2,0 ±0,0	2,0 ±0,0	2,1 ±0,3	3,4 ±0,8	2,7 ±0,9	3,3 ±0,8	2,9 ±0,9	3,0 ±0,9	4,0 ±0,0	2,6 ±0,5	3,0 ±0,7	3,4 ±0,8	3,6 ±0,5	3,5 ±0,7	2,8 ±0,6
Antocijani	0-ne, 1-da, 2-intenzivan	0,5 ±0,1	0,7 ±0,4	0,5 ±0,3	0,3 ±0,2	0,5 ±0,2	0,8 ±0,6	0,5 ±0,4	0,3 ±0,2	0,5 ±0,3	0,8 ±0,4	0,8 ±0,4	0,4 ±0,2	0,5 ±0,3	0,8 ±0,4	0,9 ±0,3	0,0 ±0,0	0,1 ±0,0	0,5 ±0,3
Vršni listić	0-ne, 1-da	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	0,7 ±0,4	0,9 ±0,3	0,8 ±0,4	1,0 ±0,0	0,6 ±0,4	0,5 ±0,3	0,6 ±0,3	0,8 ±0,4	0,7 ±0,5	1,0 ±0,0	1,0 ±0,3	1,0 ±0,0	0,8 ±0,4	1,0 ±0,0	0,5 ±0,3	0,8 ±0,2
Raspored brakteja	0-zbijene, 1-rastresite	0,8 ±0,3	0,2 ±0,1	0,7 ±0,5	0,2 ±0,1	0,2 ±0,1	0,0 ±0,0	0,6 ±0,5	0,3 ±0,2	0,6 ±0,4	0,4 ±0,1	0,6 ±0,5	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	0,9 ±0,3	0,4 ±0,3	0,8 ±0,4	0,4 ±0,3
Tip brakteja	0-zaobljene, 1-zašiljene	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,1 ±0,3	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0	1,0 ±0,0
Maljavost brakteja	1(0-25%), 2(25-50), 3(50-75), 4(75-100)	2,6 ±1,1	3,0 ±1,3	2,7 ±1,3	3,0 ±1,1	2,5 ±1,1	2,2 ±1,0	2,3 ±1,2	2,9 ±0,9	3,3 ±0,8	3,4 ±1,1	2,8 ±0,9	2,2 ±0,9	3,2 ±0,6	2,7 ±0,9	2,9 ±1,4	1,9 ±0,7	2,1 ±0,7	2,7 ±1,0
Boja diska	1-žuta, 2-tamna	1,9 ±0,4	1,7 ±0,5	1,9 ±0,3	1,5 ±0,5	1,7 ±0,5	1,7 ±0,4	1,6 ±0,5	1,3 ±0,5	1,4 ±0,5	1,6 ±0,5	1,5 ±0,5	1,3 ±0,5	1,3 ±0,5	1,8 ±0,4	1,9 ±0,3	1,0 ±0,0	1,7 ±0,5	1,6 ±0,4

Tabela 15b. Prosečne vrednosti kvalitativnih parametara fenotipske varijabilnosti gajenih hibrida suncokreta i populacija vrste *H. tuberosus*

Parametar	Kategorija	Gajeni hibridi suncokreta						Populacije <i>H. tuberosus</i>			
		THPE	THPP	THSS	THSR	OHSS	Prosek	HtT	HtK	HtS	Prosek
Tip grananja	0-bez grananja, 1-apikalno, 2-totalno	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0
Prisustvo centralne glavice	0-ne, 1-da	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0
Baza lista	1-ravna, 2-srcolika	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0
Oblik lista	1-kopljast, 2-srcolik, 3-deltoidan	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	3,0±0,0	3,0±0,0	3,0±0,0	3,0±0,0
Lisna površina	1-ravna, 2-voštana, 3-hrapava, 4-veoma hrapava	2,8±0,4	3,0±0,0	3,8±0,4	4,0±0,0	3,5±0,5	3,4±0,6	4,0±0,0	4,0±0,0	4,0±0,0	4,0±0,0
Obod lista	1-gladak, 2-blago urezan, 3-urezan, 4-testerast	2,9±0,3	3,0±0,0	3,2±0,4	4,0±0,0	3,1±0,7	3,2±0,5	2,4±0,5	3,4±0,5	3,1±0,7	2,9±0,6
Antocijani	0-ne, 1-da, 2-intenzivan	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,8±0,4	1,0±0,0	1,0±0,0	0,9±0,1
Vršni listić	0-ne, 1-da	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	0,0±0,0	1,0±0,0	0,8±0,4	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,0
Raspored brakteja	0-zbijene, 1-rastresite	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	0,6±0,4	1,0±0,0	1,0±0,0	0,8±0,1
Tip brakteja	0-zaobljene, 1-zašiljene	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0
Maljavost brakteja	1(0-25%), 2(25-50), 3(50-75), 4(75-100)	1,0±0,0	1,0±0,0	2,0±0,0	3,1±0,6	2,2±0,4	1,8±0,8	1,6±0,7	1,0±0,0	1,6±0,7	1,4±0,4
Boja diska	1-žuta, 2-tamna	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0

HtT- *H. tuberosus* pop. Toponica, HtK- *H. tuberosus* pop. Knežica, HtS - *H. tuberosus* pop. Surčin, THPE- tolerantni hibrid Pioneer Expressun, THPP- tolerantni hibrid Pioneer Clearfield, THSS- tolerantni hibrid Sumo 1PR, THSR- tolerantni hibrid Rimi, OHSS- osetljivi hibrid Sremac



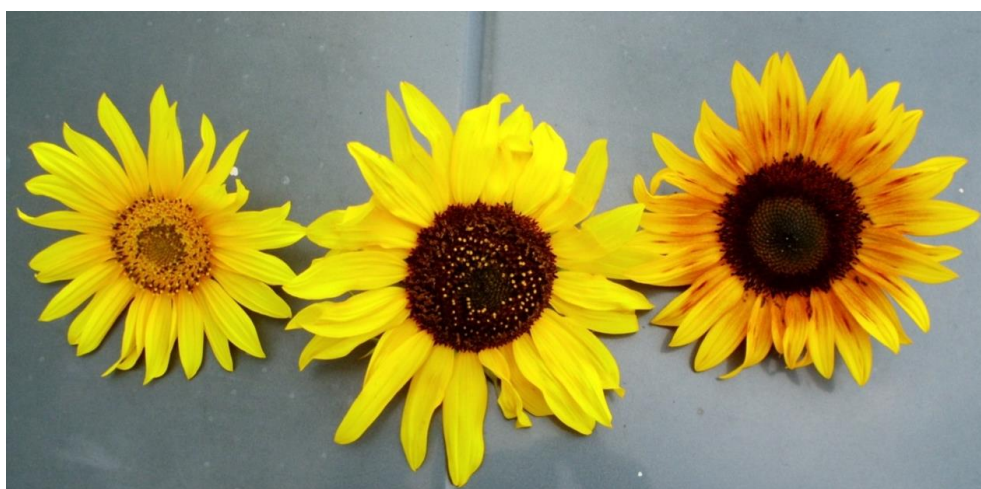
Grafik 5a. Udeo kategorije unutar analizirane kvalitativne osobine kod populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*



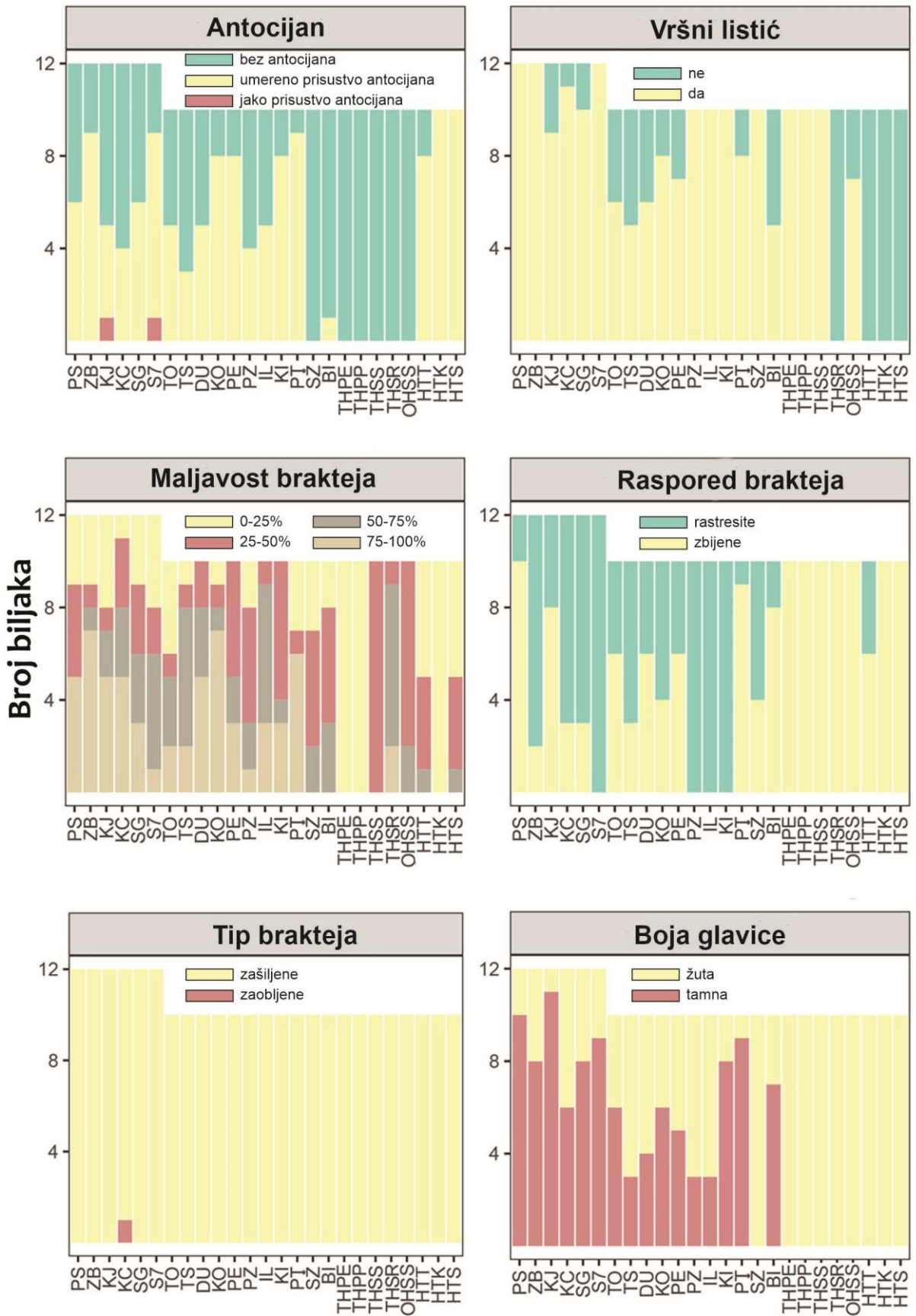
Slika 12. Razlike u rasporedu i obliku brakteja kod korovskog suncokreta (2014, orig.)

Kod populacija korovskog suncokreta utvrđene su četiri kategorije maljavosti brakteja: slabo maljave (18%), umereno maljave (27%), maljave (24%) i jako maljave (31%). Dakle, maljavost brakteja predstavlja najvarijabilniji kvalitativni parametar fenotipske varijabilnosti. Generalno, kod skoro svih populacija korovskog suncokreta evidentirane su sve četiri kategorije maljavosti brakteja. U vezi sa ovim, kod populacija Zbeg i Kovačica evidentirano je najviše biljaka sa jako maljavim braktejama. Biljke hibrida gajenog suncokreta Pioneer Expressun i Pioner Clearfield se odlikuju niskom maljavošću brakteja, hibridi Sumo 1PR i Sremac umerenom, dok je hibrid Rimi sa izraženom maljavošću brakteja. Brakteje kod populacija vrste *H. tuberosus* bile su slabo maljave (Grafik 5b).

Boja diska glavice. Boja diska glavice takođe se uzima kao važan parametar za određivanje udaljenosti ili bliskosti hibrida suncokreta i divljih srodnika (Slika 13). Kod 60% ispitanih biljaka korovskog suncokreta evidentiran je crveno-crni disk glavice, dok je kod 40% biljaka evidentirana žuta boja diska koja signalizira bliskost sa samoniklim usevom suncokreta i gajenim hibridima suncokreta (rezultat hibridizacije, tj. transfera gena). Kod biljaka iz populacije Stari Žednik, sve individue imale su žutu boju, dok su biljke ostalih populacija korovskog suncokreta bile sa obe boje diska glavice. Biljke hibrida gajenog suncokreta kao i populacije *H. tuberosus* su bile žute boje diska glavice (Grafik 5b).



Slika 13. Izgled diska glavice korovskog suncokreta (2014, orig.)



Grafik 5b. Udeo kategorije unutar analizirane kvalitativne osobine kod populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*

Za utvrđivanje nivoa varijabilnosti u okviru analiziranih kvalitativnih osobina korovskog suncokreta korišćen je Shannon-ov indeks diverziteta. Dobijeni rezultati pokazuju da su kod populacija korovskog suncokreta najvarijabilniji parametri bili: prisustvo/odsustvo antocijana, postojanje centralne glavice kao i oblik lista ($H_i/H_{max} = 0,99$), kao i maljavost brakteja ($H_i/H_{max} = 0,98$) (Tabela 16). Sa druge strane, sa najmanjim stepenom fenotipske varijabilnosti u okviru analiziranih kvalitativnih osobina su se pokazali: vršni listić ($H_i/H_{max} = 0,65$) i tip grananja ($H_i/H_{max} = 0,69$). Otuda ova dva parametra nisu imali značajniji uticaj na razdvajanje, odnosno klasifikaciju proučavanih populacija korovskog suncokreta. Vrednosti Shannon-ovog indeksa diverziteta za gajene hibride suncokreta i populacije *H. tuberosus* nisu bile visoke, što ukazuje na znatno nižu varijabilnost većeg broja analiziranih kvalitativnih osobina kod hibrida gajenog suncokreta i čičoke. Jedini parametar koji je bio veoma varijabilan kod hibrida suncokreta je lisna površina ($H_i/H_{max} = 0,99$), odnosno obod lista kod populacija vrste *H. tuberosus* ($H_i/H_{max} = 0,94$).

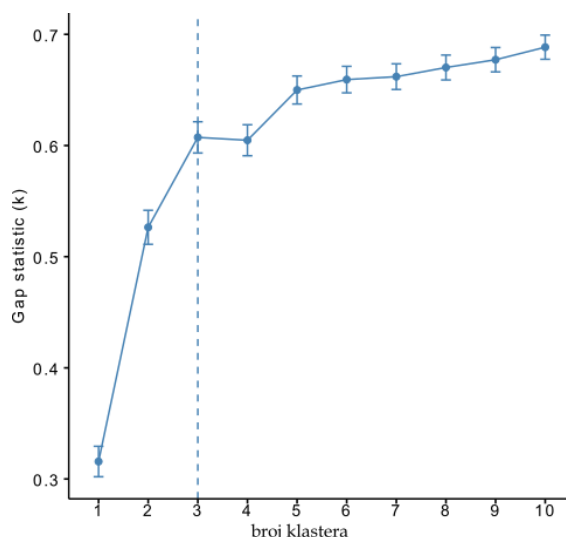
Tabela 16. Shannon-ov indeks diverziteta za analizirane kvalitativne osobine korovskog suncokreta, gajene hibride suncokreta i populacije *H. tuberosus*

Osobina	Korovski suncokret			Gajeni hibridi suncokreta			<i>H. tuberosus</i>		
	H_{index}	H_{max}	H_i/H_{max}	H_{index}	H_{max}	H_i/H_{max}	H_{index}	H_{max}	H_i/H_{max}
Tip grananja	0,48	0,69	0,69	0	0	0	0	0	0
Centralna glavica	0,69	0,69	0,99*	0	0	0	0	0	0
Osnova lista	0,65	0,69	0,93	0	0	0	0	0	0
Oblik lista	0,69	0,69	0,99*	0	0	0	0	0	0
Lisna površina	1,01	1,09	0,92	0,69	0,69	0,99*	0	0	0
Obod lista	1,09	1,38	0,78	0	0	0	1,03	1,09	0,94*
Antocijani	0,69	0,69	0,99*	0	0	0	0,24	0,69	0,35
Vršni listić	0,45	0,69	0,65	0,50	0,69	0,72	0	0	0
Raspored brakteja	0,66	0,69	0,95	0	0	0	0,39	0,69	0,56
Tip brakteja	0,61	0,69	0,88	0	0	0	0	0	0
Maljavost brakteja	1,37	1,38	0,98*	1,17	1,38	0,84	0,80	1,09	0,73
Boja diska	0,66	0,69	0,95	0	0	0	0	0	0

5.3. Diferenciranost populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* na osnovu parametara fenotipske varijabilnosti

5.3.1. Hijerarhijska klaster analiza (HCA)

Za klasifikaciju 17 populacija korovskog suncokreta, pet gajenih hibrida suncokreta i tri populacije *H. tuberosus* korišćena je HCA. Na osnovu 13 analiziranih kvantitativnih osobina a uz pomoć gap statistike utvrđeno je da je optimalan broj klastera tri (Grafik 6).

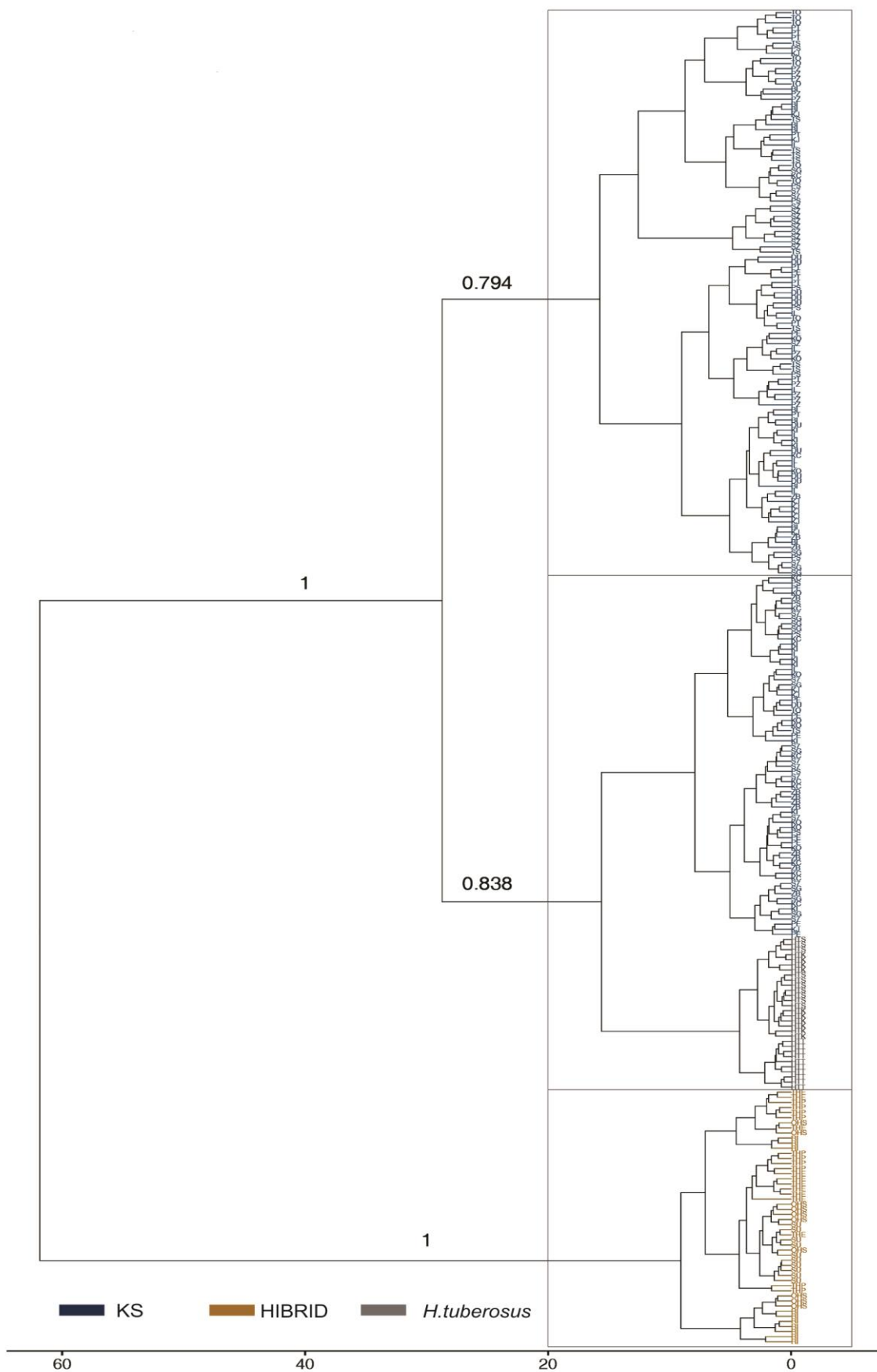


Grafik 6. Optimalan broj klastera određen na osnovu gap statistike

Na osnovu HCA i Ward-ove metode uz primenu Euklidove distance, a na osnovu 13 analiziranih kvantitativnih osobina, izvršeno je grupisanje 17 populacija korovskog suncokreta, pet hibrida gajenog suncokreta i tri populacije *H. tuberosus*. Klaster analizom svi proučavani genotipovi svrstani su u tri grupe/klade (Grafik 7). Najstabilniju kladu (100%) čine hibridi suncokreta, gde su na osnovu proučavanih kvantitativnih osobina najbliži bili tolerantni hibrid Sumo 1PR i osetljivi hibrid Sremac, zatim oba Pioneer tolerantna hibrida, dok se hibrid Rimi razlikovao od ostalih hibrida što su pokazale i neke od prethodnih analiza.

Druga klada, srednje stabilnosti (79,4%) obuhvata biljke korovskog suncokreta jačeg habitusa kojima pripadaju populacije: Stari Žednik, Toponica- Selište, Biteklje, Toponica-potok, Perlez, Dunavac, Padinska Skela, Požarevac- Tulba, Kovilovo- put za Jabučki rit i Ilandža. U okviru ove klade sa najvećom bliskošću/sličnošću su populacije Dunavac i Požarevac- Tulba, kao i Toponica- Selište i Perlez, dok je populacija Stari Žednik najudaljenija u odnosu na sve proučavane populacije korovskog suncokreta (Grafik 7).

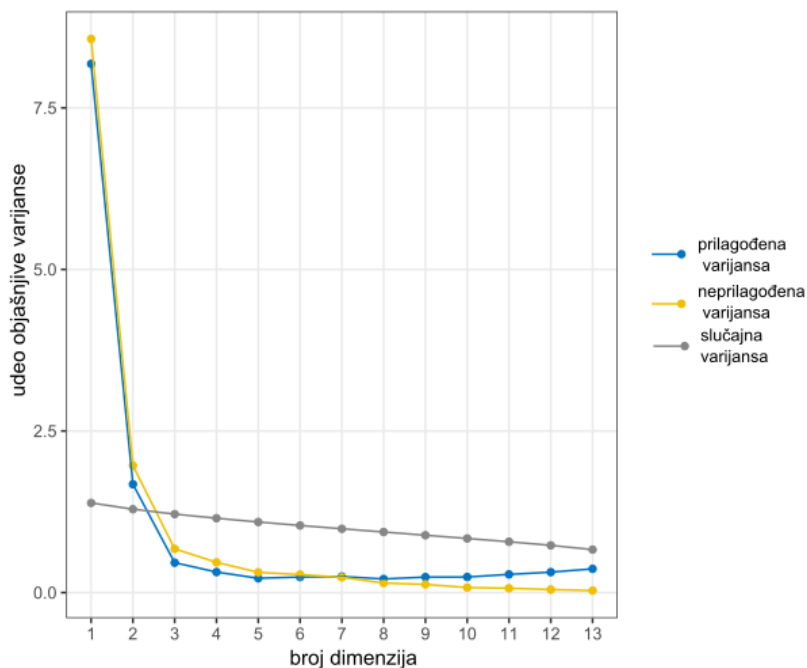
Treća klada srednje stabilnosti (83,8%) objedinjuje populacije vrste *H. tuberosus*. Pretpostavlja se da je u ovom slučaju izostalo izdvajanje ove klade kao posebne grupe zbog relativno malog broja analiziranih populacija (samo tri), ili je bilo potrebno analizirati veći broj uzoraka u populaciji ili veći broj parametara. Ovoj kladi pripojen je i deo populacija korovskog suncokreta (slabijeg habitusa): Kovilovo- put za Crvenku, Zbeg, Surčin- Galovica, Surčin- "7. jul", Kovačica, Pećinci i Kikinda. U okviru ove klade, a na osnovu kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti, populacije Surčin- Galovica i Surčin- "7. jul" su najbliže, odnosno najrodnije. Takođe, veoma bliske ovim dvema populacijama su i populacije Zbeg i Kovilovo- put za Crvenku (Grafik 7).



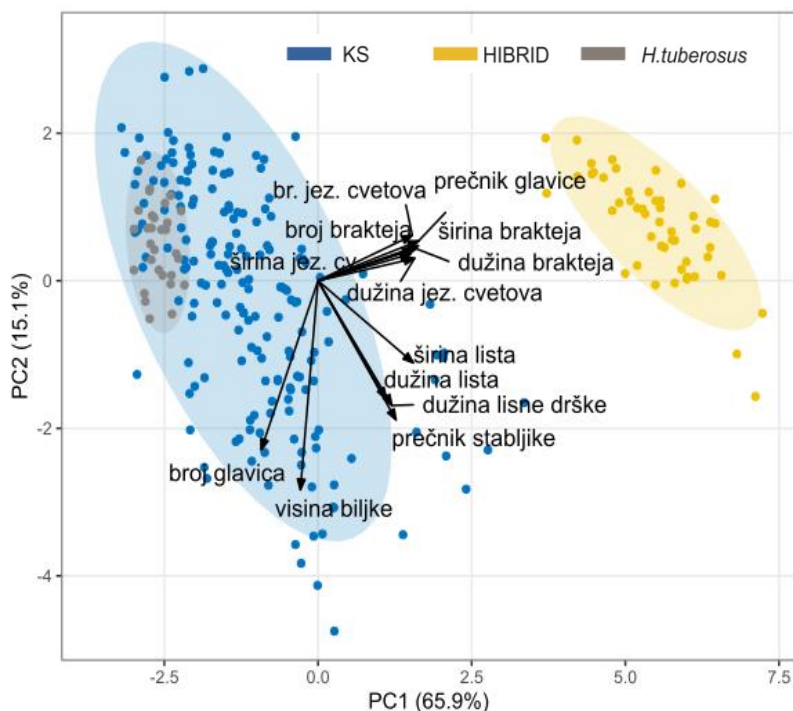
Grafik 7. Klasifikacija populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* pomoću HCA i Ward-ove metode uz primenu Euklidove distance

5.3.2. Analiza glavnih komponenti (PCA)

Na osnovu PCA analize takođe je dobijeno razdvajanje analiziranih genotipova, na osnovu parametara fenotipske varijabilnosti, u tri grupe. Na grafiku 8 prikazan je udeo varijanse koju objašnjava svaka od 13 analiziranih kvantitativnih osobina (kao glavnih komponenti). Na osnovu Horn-ove paralelne analize (govori o značajnosti glavnih komponenti) ustanovljeno je da prve dve osnovne dimenzije treba zadržati iz razloga što je njihov udeo neprilagođene varijanse veći od vrednosti prilagođene i slučajne varijanse.



Grafik 8. Udeo objašnjive varijanse odgovarajućim glavnim komponentama



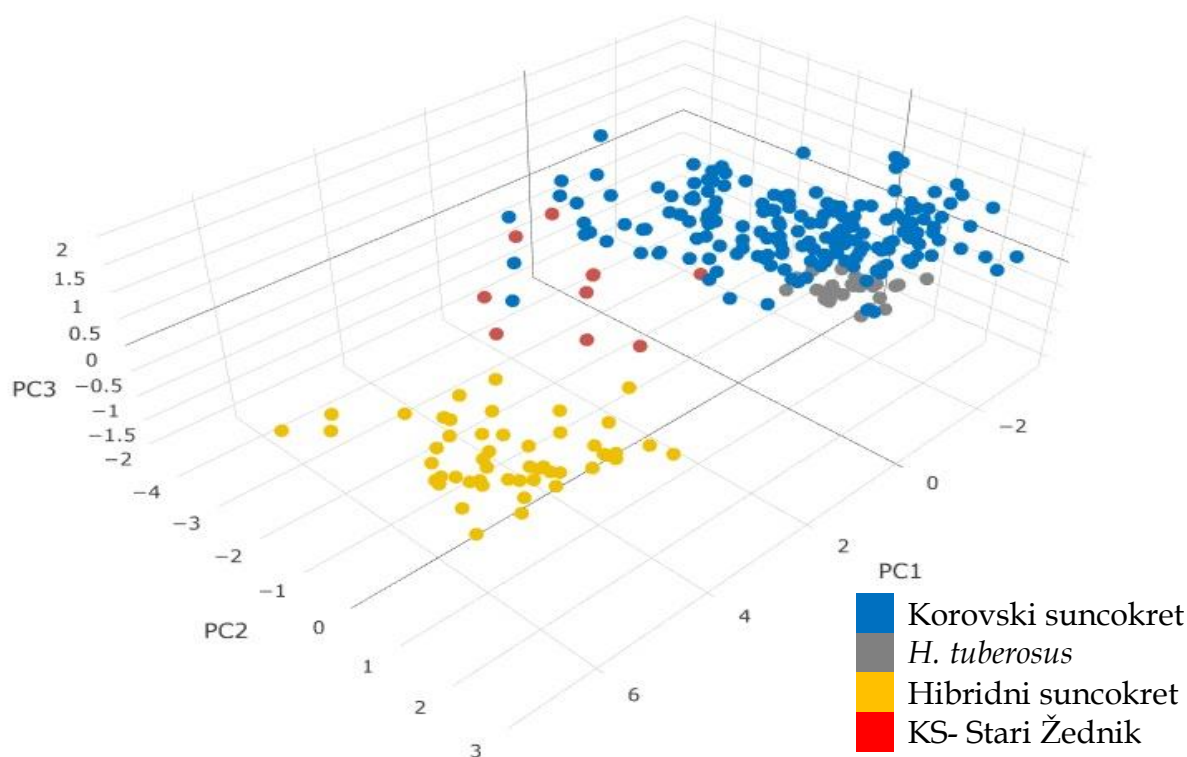
Grafik 9. Diferenciranost populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* na osnovu PCA analize

Na osnovu analize PC1 i PC2 ose (Grafik 9), koje zbirno obuhvataju 81% ukupne varijanse analiziranog skupa, evidentno je izdvajanje grupe koja objedinjuje gajene hibride suncokreta od populacija korovskog suncokreta i populacija *H. tuberosus*.

Najjasnije razdvajanje ispitivanih genotipova uočava se duž PC1 ose (Prve glavne komponente) koja je ukazala na najveći deo početne varijabilnosti (65,9%). Osobine koje su u visoko pozitivnoj korelaciji sa PC1 osom su: dužina i širina jezičastih cvetova, dužina i širina brakteja, dok su broj brakteja i jezičastih cvetova sa nešto nižim uticajem. Ove osobine su kod hibrida gajenog suncokreta sa znatno većim vrednostima u odnosu na populacije korovskog suncokreta i populacije *H. tuberosus*.

Osobine kao što su dimenzije listova (dužina i širina liske), dužina lisne drške i prečnik stabla nemaju značajniji uticaj na razdvajanje populacija korovskog suncokreta i populacija *H. tuberosus*.

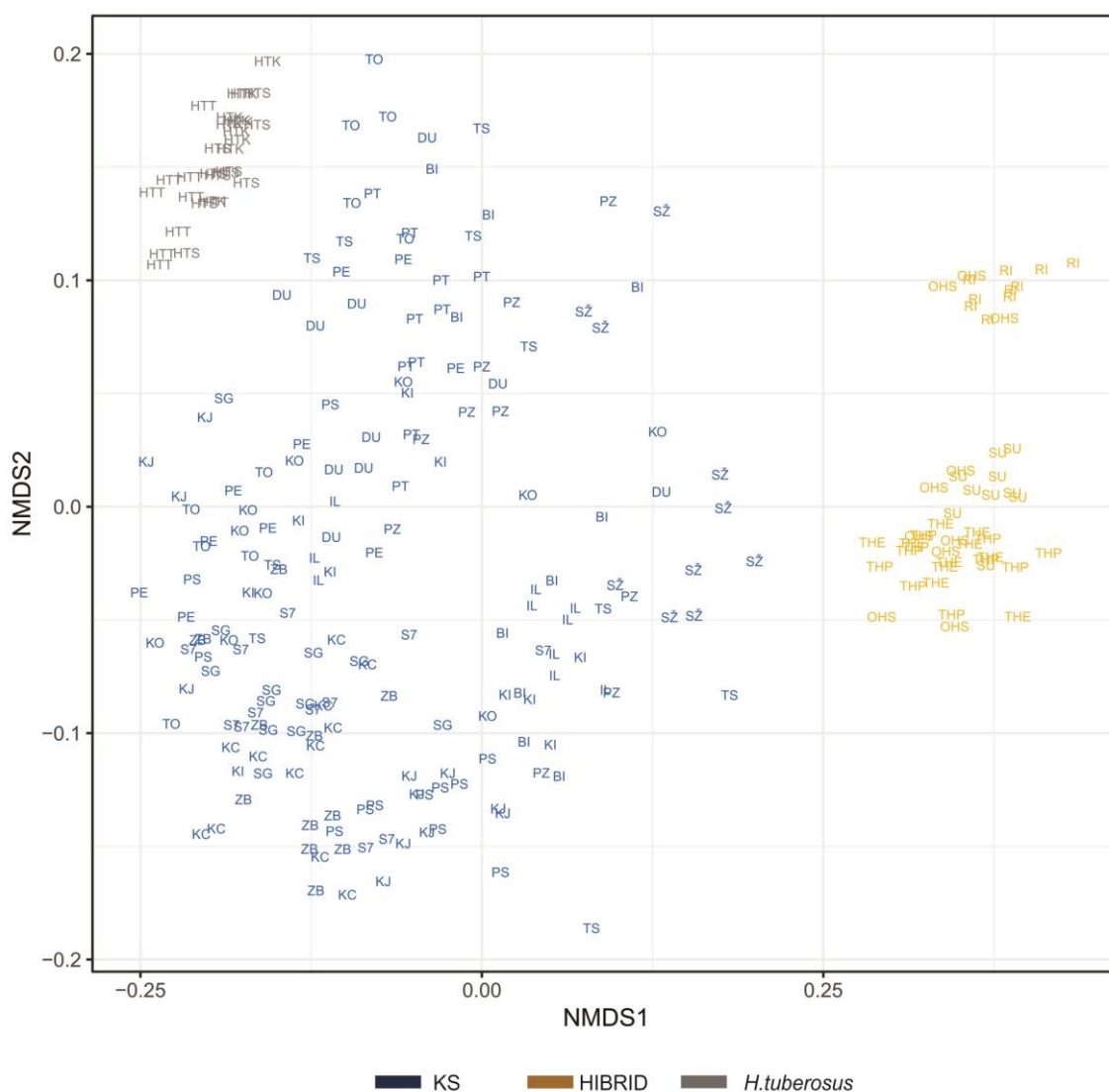
Osobine koje takođe imaju veoma značajan uticaj na razdvajanje proučavanih genotipova, a koje su u visoko negativnoj korelaciji sa PC2 osom (objašnjava 15,1% varijabilnosti) su visina biljaka i broj glavica. Ova dva parametra su se jasno izdvojila u ordinacionoj ravni, što indikuje jasno razdvajanje hibrida gajenog suncokreta (imaju jednu centralnu glavicu) od populacija korovskog suncokreta i populacija vrste *H. tuberosus* (imaju veliki broj glavica po biljci). Na osnovu PCA analize utvrđeno je da su biljke populacija korovskog suncokreta i populacija *H. tuberosus* slične, odnosno nijedan analizirani parametar fenotipske varijabilnosti nije bio dovoljno indikativan za njihovo razdvajanje. Populacija korovskog suncokreta sa lokaliteta Stari Žednik je zbog jačeg habitusa, bliža biljkama hibrida gajenog suncokreta, što se može videti na trodimenzionalnom prikazu PCA analize (Grafik 10).



Grafik 10. Trodimenzionalni prikaz PCA analize diferenciranosti populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* (crveni kružići predstavljaju populaciju korovskog suncokreta sa lokaliteta Stari Žednik)

5.3.3. Nemetričko multidimenzionalno skaliranje (NMDS)

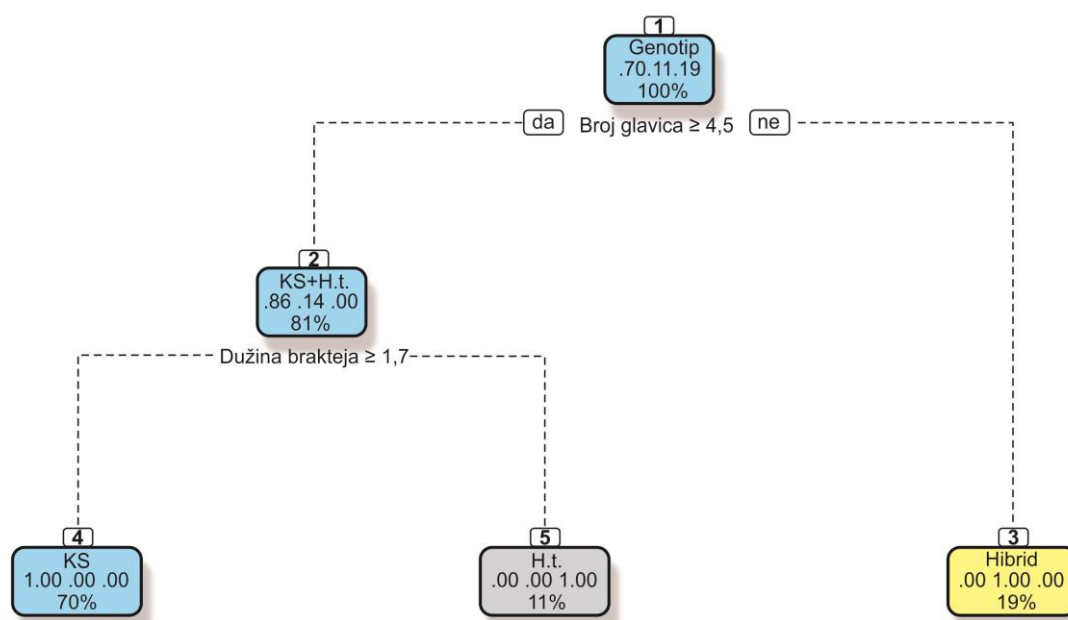
Nemetričkim (ordinarno) multidimenzionalnim skaliranjem (NMDS) se istovremeno analiziraju svi kvantitativni i kvalitativni parametri fenotipske varijabilnosti i prikazuju u dvodimenzionalnom prostoru uz pomoć Gower-ove distance. Na osnovu NMDS analize utvrđeno je da su populacije korovskog suncokreta sa lokaliteta Zbeg, Surčin- Galovica, Surčin- "7. jul" i Kovilovo- put za Crvenku (u odnosu na svih 25 analiziranih parametara fenotipske varijabilnosti) međusobno najbližije (Grafik 11). Na grafiku 11 tačke koje predstavljaju ove populacije su međusobno najbliže. Takođe, populacija Stari Žednik je jako bliska gajenim hibridima suncokreta što je i prethodnim analizama potvrđeno (HCA, PCA), kao i činjenica da se hibrid Rimi po analiziranim osobinama neznatno razlikuje od ostalih gajenih hibrida suncokreta. Takođe, raspored tačaka u dvodimenzionalnom prostoru NMDS analize ukazuje da je kod populacija korovskog suncokreta veoma izražena intra- i interpopulaciona varijabilnost.



Grafik 11. Dvodimenzionalni prikaz bliskosti/udaljenosti populacija korovskog suncokreta, gajenih hibrida suncokreta i populacija *H. tuberosus* na osnovu analiziranih kvalitativnih i kvantitativnih parametara fenotipske varijabilnosti (NMDS analiza)

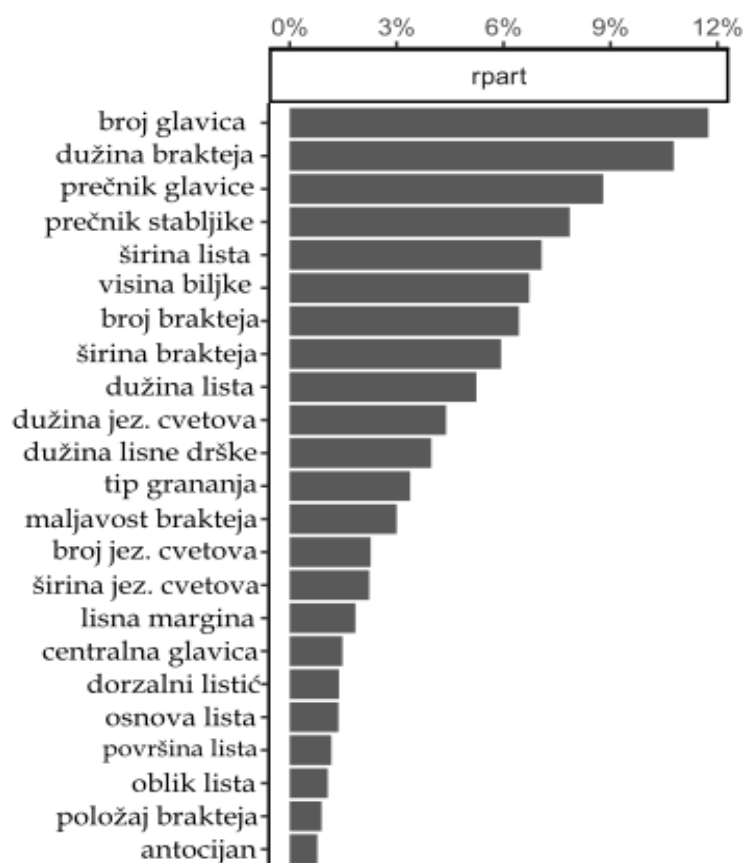
5.3.4. Razdvajanje na osnovu rekurzivne deobe

Metodom rekurzivne deobe na osnovu zavisnosti u čitavom setu podataka, izdvojene su ključne osobine (Shema 3) pomoću kojih je moguće utvrditi kom genotipu pripada slučajno odabrana individua. Od ukupnog broja analiziranih biljaka 70% je pripadalo korovskom suncokretu, 19% biljkama *H. tuberosus* i 11% biljkama hibrida gajenog suncokreta. Ključne osobine koje su se izdvojile uz pomoć rekurzivne deobe su broj glavica i dužina brakteja. Na osnovu analiziranih podataka, granična vrednost za broj glavica bila je 4,5, i pri tome su se izdvojili gajeni hibridi suncokreta sa jednom glavicom, što znači da su ostali genotipovi imali 4, 5 ili više glavica po biljci, dok su biljke gajenih hibrida imale samo jednu glavicu. Druga ključna osobina koja je ukazala na jasno razdvajanje biljaka koje pripadaju populacijama korovskog suncokreta i *H. tuberosus* bila je dužina brakteja sa graničnom vrednošću od 1,7 cm, pri čemu su biljke korovskog suncokreta imale veću a *H. tuberosus* manju vrednost od granične.



Shema 3. Razdvajanje populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus* pomoću metode rekurzivne deobe uz pomoć ključnih osobina i izračunatih graničnih vrednosti

Na grafiku 12 prikazana je značajnost analiziranih osobina (13 kvantitativnih i 12 kvalitativnih) za diferenciranje ispitivanih genotipova (populacija korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*), pri čemu se pored prvobitno izdvojenih osobina (broj glavica i dužina brakteja), sa visokim uticajem na razdvajanje genotipova ističu i sledeće osobine: prečnik glavica, prečnik stabla, širina liske, visina biljaka, broj brakteja, širina brakteja itd. S druge strane, osobine koje imaju najmanji uticaj na razdvajanje analiziranih genotipova su: prisustvo antocijana, položaj brakteja i oblik lista.



Grafik 12. Udeo značajnosti analiziranih (kvantitativnih i kvalitativnih) parametara na diferenciranost ispitivanih genotipova

5.4. Reakcija potomstva iz slobodne oplodnje na herbicide ALS inhibitore

5.4.1. Reakcija potomstva na tribenuron-metil

Klijavost potomstva (osetljivi hibrid suncokreta Duško- OHSD; samonikli usev hibrida Sremac- SSS i korovski suncokret) iz ogleda spontanog ukrštanja gde je potencijalni donor gena tolerantnosti bio hibrida Sumo 1 PR (tolerantan na tribenuron-metil) iz 2014. godine je bila bolja u odnosu na 2013. godinu, osim kod potomstva korovskog suncokreta gde je zabeleženo obrnuto. Broj, odnosno procenat (sejano po 100 semena) iskljalih semena potomstva se kretao 70-82% kod OHSD, odnosno 68-75% kod SSS i 16-48% kod korovskog suncokreta. Takođe, nije postojala korelativna zavisnost između broja, tj. procenta klijalih semena i fizičke udaljenosti od tolerantnog hibrida suncokreta (potencijalnog donora gena za tolerantnost na herbicide ALS inhibitore) gde je uzorak uzet. Međutim, zabeleženi su slučajevi gde je klijavost pojedinih uzoraka iz potomstva korovskog suncokreta bila visoka (npr. 158 iskljalih od 200 posejanih semena kod uzorka na udaljenosti od 180 m od THSS) što se može dovesti u vezu sa duplo većim brojem posejanog semena i populacionom varijabilnošću korovskog suncokreta. Generalno, potomstvo korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje je bilo sa najslabijom klijavošću koja se u uzorcima iz 2013. godine kretala oko 48% (47-158 biljaka je niklo po

uzorku), odnosno 16% (6-79 biljaka je niklo po uzorku) u 2014. godini od ukupno posejanih 200 semena po uzorku (Tabela 17).

Tabela 17. Kljivost i procenat biljaka koje su preživele primenu tribenuron-metila u potomstvu osetljivog hibrida Duško (OHSD), samoniklog suncokreta Sremac (SSS) i korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena tolerantni hibrid Sumo 1PR (THSS)

Genotip	Godina	U (m)	Udaljenost (m) od tolerantnog hibrida Sumo 1PR na kojima su glavice (seme) uzorkovane posle spontanog ukrštanja										K (%)	P (%)		
			30	60	90	120	150	180	210	240	270	300				
OHSD	2013.	Bi	55	87	82	57	72	63	52	71	76	79	70	2,6		
		Pp	0	0	0	0	0	1,6	0	1,4	3,9	19,0				
	2014.	Bi	87	84	79	81	92	83	77	83	83	72	82			
		Pp	1,1	11,9	0	1,2	0	0	0	0	0	15,3			2,9	
	SSS	2013.	Bi	56	69	77	71	56	77	68	70	61	74			68
			Pp	0	0	19,5	0	0	0	7,3	0	14,7	0			
2014.		Bi	84	62	60	66	79	77	65	92	79	90	75			
		Pp	5,9	0	0	7,6	0	1,3	0	7,6	12,6	18,9		5,4		
Korovski suncokret	2013.	Bi	89	47	158	95	68	68	146	*	98	*	48		9,5	
		Pp	22,5	12,8	7,6	12,6	8,8	14,7	6,8		9,2					
	2014.	Bi	28	79	19	6	54	31	31	6	53	12	16			
		Pp	17,8	2,5	5,3	16,7	3,7	32,2	19,3	0	20,7	0		11,8		

U- udaljenost od tolerantnog hibrida gde je seme prikupljeno (m), Bi- broj iskljajalih semena po uzorku, Pp- procenat biljaka koje su preživele primenu herbicida po uzorku, K- prosečna kljivost, P- procenat biljaka koje su preživele tretman herbicida, *- biljke propale iz drugih razloga

Potomstvo OHSD, SSS i korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje je različito reagovalo na primenu preporučene količine herbicida Express (a.s. tribenuron-metil). Međutim, nije bilo značajnih razlika u procentu preživelih biljaka potomstva iz 2013. i 2014. godine kod OHSD (2,6% i 2,9%) i SSS (4,1% i 5,4%), dok je kod potomstva korovskog suncokreta postojala razlika u preživljavanju posle primene preporučene količine tribenuron-metila. U 2013. godini preživelo je 9,5%, a u 2014. godini 11,8% biljaka potomstva korovskog suncokreta. Procenat preživljavanja posle primene herbicida je bio različit na nivou jednog genotipa (OHSD, SSS, korovski suncokret) u odnosu na analizirane uzorke, tj. na kojoj udaljenosti (od 30 do 300 m) je uzorak uzet u odnosu na THSS. Generalno, od ukupnog broja biljaka potomstva, primenu herbicida Express preživelo je 6% (4036/242). Sa druge strane, kontrolne biljke (tolerantni hibrid Sumo 1PR) su preživele tretman herbicida u visokom procentu, 98-100%.

Na osnovu Pearson-ovog koeficijenta korelacije (Tabela 18) nije utvrđena zavisnost između udaljenosti potomstva od tolerantnog hibrida Sumo 1PR (THSS) i procenta preživelih biljaka nakon primene herbicida osim kod potomstva korovskog suncokreta iz 2013. godine gde je potvrđena umereno negativna korelacija (-0,58). Negativna korelacija može ukazivati da se sa povećanjem udaljenosti (mesto sa koga je uzet uzorak) od

tolerantnog hibrida, smanjuje procenat preživelih biljaka u potomstvu nakon primene herbicida.

Tabela 18. Pearson-ov koeficijent korelacije za potomstvo dobijeno iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donator gena bio tolerantni hibrid Sumo 1PR (THSS)

Godina		Korovski suncokret	SSS	OHSD
2013.	U/P	-0,58	0,07	0,64
	U/K	0,18	0,20	0,09
2014.	U/P	-0,04	0,63	0,13
	U/K	-0,26	0,52	-0,48

U- udaljenost od hibrida, P- procenat preživljavanja F₁ potomstva, K- klijavost F₁ potomstva

5.4.2. Reakcija potomstva na imazamoks

Klijavost biljaka potomstva OHSD i SSS iz 2013. godine je bila bolja (OHSD= 80%, SSS= 72%) u odnosu na potomstvo iz 2014. godine (OHSD= 75%, SSS= 69%), dok je klijavost korovskog suncokreta bila generalno lošija i manje-više slična u obe godine (42% i 44%). Između broja/procenta iskljalih semena i fizičke udaljenosti od tolerantnog hibrida gde je uzorak uzet nije postojala pravilnost ni korelativna zavisnost. Potomstvo OHSD, SSS i korovskog suncokreta je različito reagovalo na primenu preporučene količine imazamoksa. Klijavost biljaka potomstva OHSD i SSS, gde je potencijalni donator gena tolerantnosti na imazamoks bio hibrid Rimi, bila je veća kod potomstva iz 2013. u odnosu na 2014. godinu, dok je kod korovskog suncokreta potomstvo bilo približne klijavost (oko 43%) u obe godine. Ujedno, klijavost potomstva korovskog suncokreta bila je znatno niža u poređenju sa potomstvom OHSD (75-80%), odnosno SSS (69-72%).

Kod potomstva gde je potencijalni donator gena bio tolerantni hibrid Rimi (tolerantan na imazamoks) procenat biljaka koje su preživele tretman imazamoksom je bio znatno veći u odnosu na procenat preživelih biljaka potomstva iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donator gena tolerantnosti bio THSS nakon primene tribenuron-metila. Od ukupnog broja biljaka (sva tri genotipa: OHSD, SSS i korovskog suncokreta u obe godine) kod potomstva, tretman imazamoksom je u proseku preživelo 30,5% biljaka (4233/1287) (Tabela 19).

Procenat preživelog potomstva OHSD i SSS iz 2013. godine iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donator gena tolerantnosti bio THSR, nakon primene imazamoksa bio je veći nego potomstva iz 2014. godine (2013: OHSD= 38,6%, SSS= 67,5%; 2014: OHSD= 7,3%, SSS= 27,4%). Međutim, kod potomstva korovskog suncokreta je bilo obrnuto, odnosno, potomstvo korovskog suncokreta iz 2014. godine je u znatno većem procentu preživelo primenu imazamoksa (29,2%) u odnosu na potomstvo iz 2013. godine (12,9%).

Primenom Pearson-ovog koeficijenta korelacije testirana je zavisnost između udaljenosti od tolerantnog hibrida Rimi i procenta preživelih biljaka potomstva, kao i između udaljenosti i klijavosti potomstva (Tabela 20). Samo u slučaju potomstva korovskog suncokreta kao i SSS iz 2014. godine (ogledi gde je potencijalni donator gena tolerantnosti bio THSR) postojala je veoma jaka negativna korelacija (-0,91 i -0,99).

Tabela 19. Klijavost i procenat biljaka koje su preživele primenu tribenuron-metila u potomstvu osetljivog hibrida Duško (OHSD), samoniklog suncokreta Sremac (SSS) i korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena tolerantni hibrid Rimi (THSR)

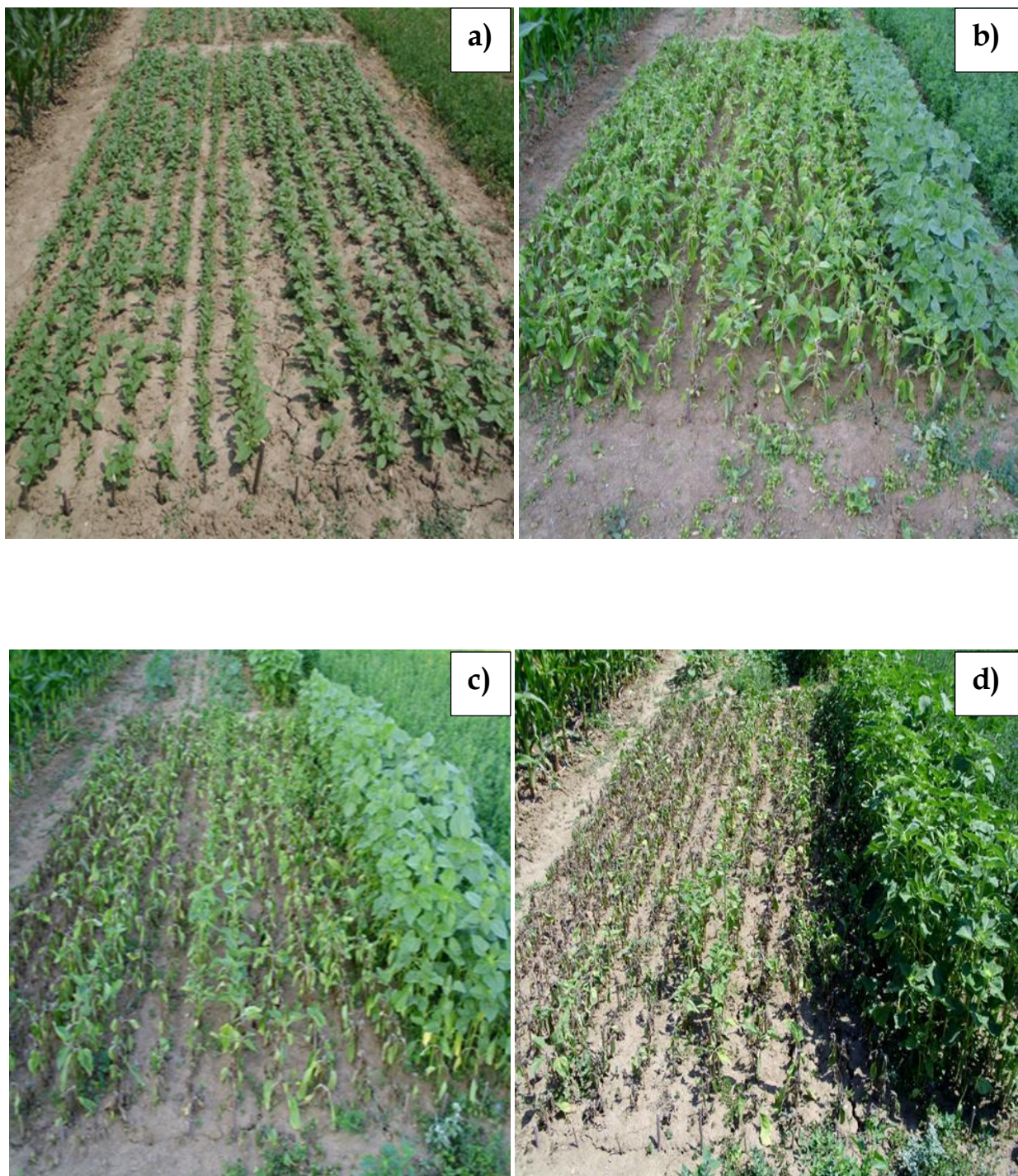
Genotip	Godina	Udaljenost (m) od hibrida Rimi na kojoj su glavice (seme) uzorkovane posle spontanog ukrštanja										K (%)	P (%)	
		U	30	60	90	120	150	180	210	240	270			300
OHSD	2013.	U	30	60	90	120	150	180	210	240	270	300		
		Bi	80	81	78	75	83	84	90	77	81	69	80	
		Pp	47,5	50,6	33	26,6	39,7	44,1	51,1	42,2	25,9	26,1		38,6
	2014.	Bi	69	*	74	*	77	66	74	81	82	77	75	
		Pp	21,7		12		0	0	14,8	11,1	0	0		7,3
SSS	2013.	Bi	88	71	69	76	60	81	75	66	64	70	72	
		Pp	75	69	48	57,8	55	72,8	65,4	74,2	81,2	71,4		67,5
	2014.	Bi	71	*	66	*	71	69	61	77	74	65	69	
		Pp	45,1		54		29,6	18,9	40,9	18,2	12,3	0		27,4
Korovski suncokret	2013.	Bi	*	88	76	72	84	102	76	81	92	98	42	
		Pp		14,8	6,6	18,1	14,3	31,4	9,2	0	15,2	7,1		12,9
	2014.	Bi	92	*	87	86	81	90	77	84	93	102	44	
		Pp	60,8		54	41,8	50,6	17,8	14,3	8,3	6,4	8,8		29,2

U- udaljenost (m) od tolerantnog hibrida gde je seme prikupljeno, Bi- broj iskljalih semena po uzorku, Pp- procenat biljaka koje su preživele primenu herbicida po uzorku, K- prosečna klijavost, P- procenat biljaka koje su preživele tretman herbicida, *- deo biljaka propao iz drugih razloga

Tabela 20. Pearson-ov koeficijent korelacije za potomstvo dobijeno iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena bio tolerantni hibrid Rimi (THSR)

Godina		Korovski suncokret	SSS	OHSD
2013.	U/P	-0,24	-0,74	-0,66
	U/K	0,43	-0,46	-0,19
2014.	U/P	-0,91*	-0,99*	0,60
	U/K	0,27	0,03	-0,63

U- udaljenost od hibrida, P- procenat preživljavanja F₁ potomstva, K- klijavost F₁ potomstva



Slika 14. Reakcija biljaka potomstva iz slobodne oplodnje na primenu herbicida Express: a) pre tretiranja, b) 7 dana nakon tretiranja (DNT), c) 14 DNT, d) 28 DNT (2015, orig.)

5.5. Molekularna analiza AHAS gena kod potomstva iz slobodne oplodnje

Molekularnom analizom AHAS gena kod potomstva osetljivog hibrida (OHSD), samoniklog suncokreta (SSS) i korovskog suncokreta (2014. godina) dobijenog iz slobodne oplodnje, utvrđen je jako nizak nivo transfer gena. Kombinacijom para prajmera For 5 i Rev 4 (Dimitrijević i sar., 2010) i restrikcionog enzima Kpn2I dobijeni su sledeći profili:

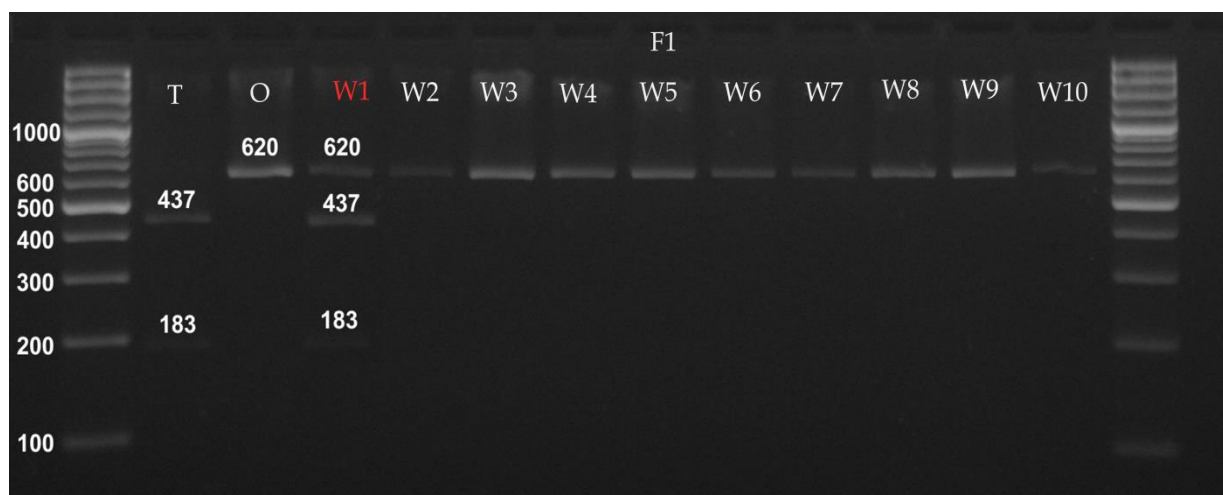
- **tolerantni roditelj**- dobijeni su fragmenti dužine 437 i 183 bp,
- **osetljivi roditelj**- dobijen je fragment dužine 620 bp i
- **tolerantno heterozigotno potomstvo**-sadržalo je sva tri pomenuta fragmenta.

Kombinovani par prajmera je kodominantan i omogućio je razlikovanje homozigotno tolerantnog od heterozigotno tolerantnog genotipa. Restrikcioni enzimi su na različitim mestima sekli sekvencu AHAS gena što je prikazano u tabeli 21.

Tabela 21. Mesta digestije restrikcionih enzima

Enzim	Mesto digestije
<u>Kpn2I</u>	5'...T↓CCGGA... 3' 3'...AGGCC↑T... 5'
<u>BcnI</u>	5'...CC↓SGG...3' 3'...GGS↑CC...5'

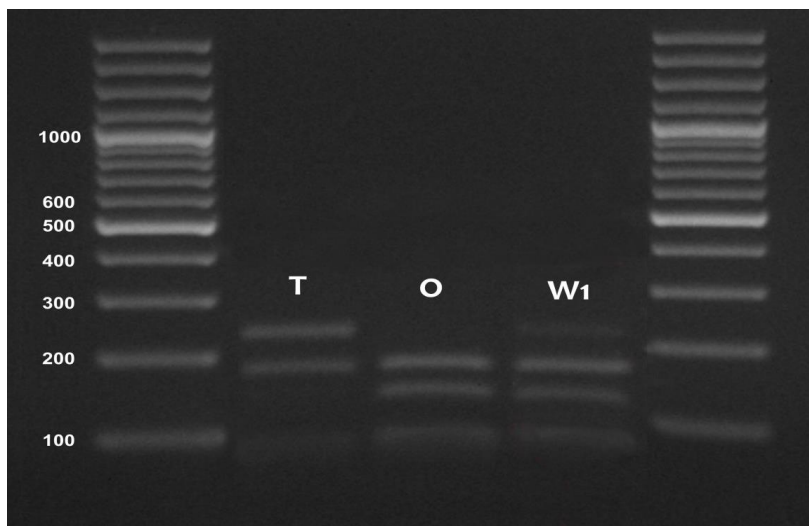
Od deset uzoraka potomstva korovskog suncokreta (Slika 15) samo je kod uzorka W1 uočena heterozigotnost što dokazuje siguran transfer gena i hibridizaciju sa tolerantnim Sumo 1PR hibridom suncokreta. Uzorak W1 predstavljao je potomstvo sa biljke korovskog suncokreta udaljene 30 m od izvora polena tolerantnog hibrida suncokreta.



Slika 15. Profili dobijeni digestijom enzimom Kpn2I koji su umnoženi parom prajmera For 5 i Rev 4. Korišćena lestvica od 100 bp. T- tolerantni roditelj, O- osetljivi roditelj, W₁₋₁₀ (potomstvo korovskog suncokreta, 2014. godina, sa različite udaljenosti)

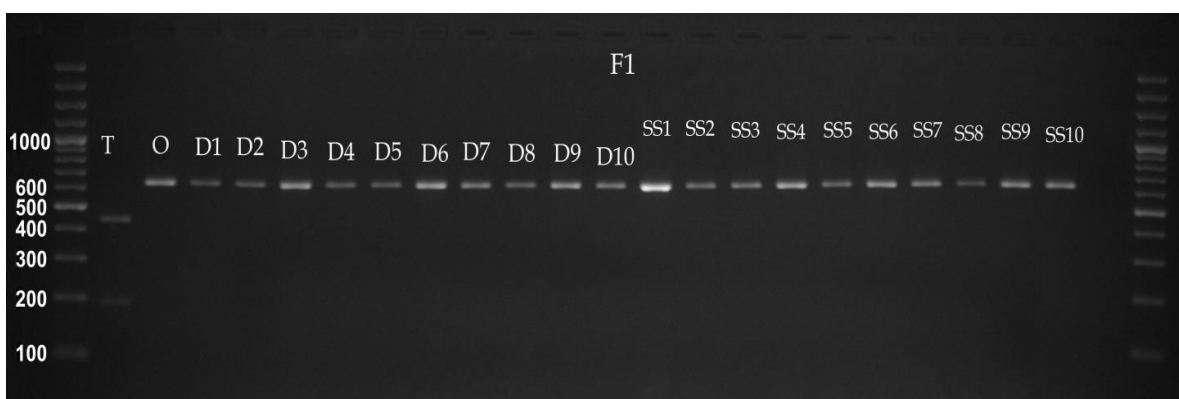
Uzorak W₁ kod koga je potvrđen transfer gena podvrgnut je i digestiji pomoću restrikcionog enzima BcnI nakon čega su dobijeni sledeći profili:

- **tolerantni roditelj**- dobijeni su fragmenti dužine 259, 195 i 76 bp (Slika 16),
- **osetljivi roditelj**- dobijen je fragment dužine 195, 152 i 76 bp i
- **tolerantno heterozigotno potomstvo**- sadržalo je sva četiri pomenuta fragmenta.



Slika 16. Profili dobijeni digestijom enzimom BcnI koji su umnoženi parom prajmera For 5 i Rev 4. Korišćena lestvica od 100 bp. T- tolerantni roditelj, O- osetljivi roditelj, W₁ (THSS x korovski suncokret, F₁ potomstvo sa udaljenosti 30 m)

Kod potomstva OHSD i SSS molekularnom analizom dokazano je da nije došlo do mutacija na ciljanom mestu u okviru sekvence AHAS gena. Kombinacijom prajmera For 5-Rev 4 i restrikcionog enzima Kpn2I kod svih uzoraka (osim pozitivne kontrole) umnožen je fragment dužine 620 bp (Slika 17).



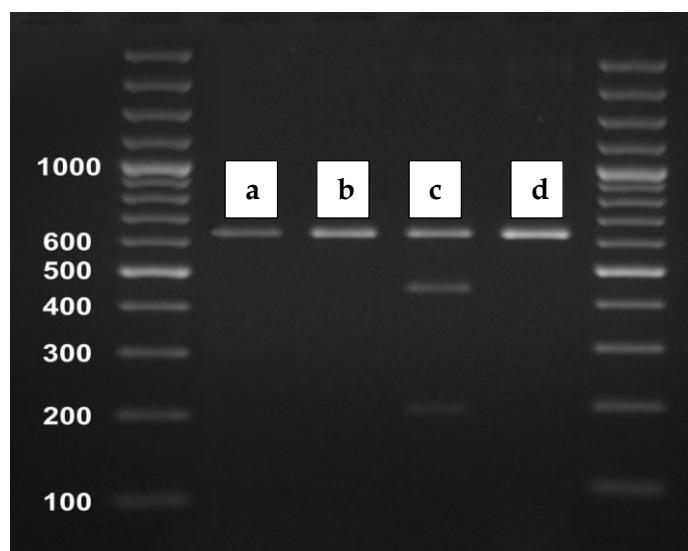
Slika 17. Profili dobijeni digestijom enzimom Kpn2I koji su umnoženi parom prajmera For 5 i Rev 4. Korišćena lestvica od 100 bp. T- tolerantni roditelj, O- osetljivi roditelj, D₁₋₁₀ (OHSD potomstvo sa različite udaljenosti); SS₁₋₁₀ (SSS potomstvo sa različite udaljenosti)

S obzirom da je transfer gena molekularno dokazan samo kod potomstva korovskog suncokreta, kod grupnog uzorka sa udaljenosti 30 m od hibrida, dalje se nastavilo sa analizom pojedinačnih biljaka. U uzorku od 10 pojedinačnih biljaka, molekularnom analizom ustanovljen je transfer gena kod jedne biljke što je i prikazano na slici 18.



Slika 18. Profili dobijeni digestijom enzimom Kpn2I koji su umnoženi parom prajmera For 5 i Rev 4. Korišćena lestvica od 100 bp. T- tolerantni roditelj, O- osetljivi roditelj, W1- pojedinačni uzorci iz ukrštanja THSS x korovski suncokret _{30m} (W_{1/7} hetrozigot)

Sa biljaka potomstva korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena bio THSS (2013. godina) koje su preživele primenu herbicida, sakupljeni su uzorci listova i njihova DNK obrađena je na isti način kao u prethodnom slučaju. Za četiri ispitana uzoraka dobijeni su profili prikazani na slici 19. Od četiri testirane biljke potomstva koje su preživele tretman herbicidom, a kod kojih se pretpostavljalo da je bilo transfera gena, kod jedne biljke je to i molekularno potvrđeno. F₁ potomstvo (THSS x korovski suncokret) sa udaljenosti 120 m od izvora polena, koje je preživelo tretman herbicidom, ispoljilo je heterozigotnost na osnovu molekularne analize.



Slika 19. Profili dobijeni digestijom enzimom Kpn2I koji su umnoženi parom prajmera For 5 i Rev 4. Korišćena lestvica od 100 bp. T- tolerantni roditelj, O- osetljivi roditelj, potomstvo koje je preživelo herbicidni tretman: a) korovski suncokret _{30m}; b) korovski suncokret _{90m}; c) THSS x korovski suncokret ₁₂₀ (potomstvo sa udaljenosti 120 m od hibrida iz ukrštanja tokom 2013. godine); d) korovski suncokret _{180m}

6. DISKUSIJA

6.1. Rasprostranjenost korovskog suncokreta na teritoriji Republike Srbije

Suncokret kao korov (*Helianthus annuus* L. – *ruderalis*) prvi put pominje Randelović na području Kosova 1978. godine. Nakon tog perioda u literaturi nema podataka o prisutnosti i širenju suncokreta kao korova kod nas. Tek početkom XXI veka Stanković-Kalezić (2006) i Stanković-Kalezić i sar. (2007, 2008) navode ovu korovsku vrstu kao cenobionta ruderalne vegetacije u Pančevačkom ritu, pri čemu navode njeno prisustvo u šest ruderalnih zajednica. Višegodišnja proučavanja širenja korovskog suncokreta ukazuju da je on u invaziji. Veliki uticaj na širenje korovskog suncokreta u našoj zemlji ima čovek koji svesno ili nesvesno učestvuje u širenju s jedne strane, kao i stvaranjem rezistentnih biotipova na herbicide ALS inhibitore s druge strane (Božić i sar., 2015). Tokom terenskih ispitivanja, korovski suncokret evidentiran je na oko 200 lokaliteta (populacija), pretežno na teritoriji Vojvodine i malim delom centralne i istočne Srbije (Slika 5). Najsevernija tačka velike populacije korovskog suncokreta je evidentirana na lokalitetu Stari Žednik (45.952097), najjužnija Toponica- Selište (44.524565) koja je ujedno bila i najistočnija (21.290429) i najzapadnija Pećinci (19.960680) (Tabela 7). Međutim, u odnosu na svih 200 kartiranih populacija korovskog suncokreta najsevernije populacije evidentirane su na putu između Subotice i Sombora, s tim što su one bile male brojnosti (Slika 5). Biljke korovskog suncokreta na ovom potezu javljale su se uglavnom na uvratinama ili u usevima kukuruza i suncokreta. Takođe, na ovom potezu evidentirane su i samonikle biljke suncokreta kojih je bilo i na drugim područjima Srbije gde se gaji suncokret.

Generalno, veličina i brojnost biljaka korovskog suncokreta u populaciji se razlikovala od lokaliteta do lokaliteta. Za ocenu populacione varijabilnosti uzete su u razmatranje populacije koje su zauzimale veće površine, ukupno 17. Spram toga najveće površine sa korovskim suncokretom su bile na lokalitetima Padinska Skela na površini od ~15 ha, Zbeg na površini od ~8 ha i Surčin- Galovica na površini od ~5 ha. Brojnost biljaka po jedinici površine kod ove tri populacije se kretala u rasponu od 4 (Surčin- Galovica) do 6,25 (Zbeg) biljaka/m² (Tabela 7). Ostale analizirane populacije korovskog suncokreta (14), posmatrano pojedinačno, su zauzimale znatno manje površine i to od 0,01 ha (populacije iz Ilandže i Kikinde) do 2 ha (populacije iz Toponica- Selište i Biteklje), pri čemu se brojnost biljaka po jedinici površine kretala od 0,75 (populacija Biteklje) do čak 10 biljaka/m² (populacije Kovačica i Pećinci). Velika brojnost biljaka po jedinici površine (bez obzira da li se radi o velikim, srednjim ili manjim površinama) predstavlja žarišta odakle se može očekivati dalje širenje korovskog suncokreta u različitim pravcima i različitom brzinom.

Takođe, prisutnost većih populacija korovskog suncokreta (17 ukupno) u usevima i izvan useva nije bila ista na celoj teritoriji. Tako su biljke populacija Surčin- "7. jul", Dunavac, Kovačica, Pećinci i Kikinda bile prisutne isključivo izvan useva, dok su populacije Kovilovo- put za Crvenku, Toponica- potok, Toponica- Selište, Perlez, Ilandža, Požarevac- Tulba, Stari Žednik i Biteklje bile prisutne samo u usevima, a samo tri proučavane populacije (Padinska Skela, Zbeg, Kovilovo- put za Jabučki rit) zabeležene su kako u usevima tako i izvan useva (Tabela 7).

Biljke korovskog suncokreta populacije **Padinska Skela** su bile krupnog habitusa i izrazito razgranatog stabla. Veliko žarište ove populacije nalazilo se u blizini farme i deponija stajnjaka gde korovski suncokret spontano raste, plodonosi i nakon toga se njegovo seme dalje raznosi prilikom rasturanja stajnjaka na okolne parcele pa i šire radnim

mašinama. Naime, naši poljoprivredni proizvođači uglavnom ne čiste oruđa i mašine za rad te nesvesno doprinose raznošenju semena i plodova korovskih biljaka. Dakle, usled izostajanja agrohigijene prisutno je antropohorno rasejavanje semena korovskog suncokreta kao i drugih korovskih vrsta. Na ovom lokalitetu korovski suncokret je veoma često bio prisutan u usevima kukuruza i pšenica, s tim što je najveća brojnost ovih biljaka bila na uvratinama, duž kanala i puteva (Slika 6a). Visoku brojnost korovskog suncokreta na ruderalnim staništima Pančevačkog rita, u blizini parcela sa kukuruzom, sojom, šećernom repom i drugim usevima, pominje Stanković-Kalezić (2006) i Stanković-Kalezić i sar. (2007). U osam analiziranih sastojina brojnost i pokrovnost korovskog suncokreta prema Braun-Blanquet skali se kretala od +.1 do 5.5 (sa stepenom stalnosti V), otuda kao vrsta sa visokom brojnošću i frekventnošću je dobila status edificatora novoopisane zajednice *Matricario-Helianthetum annuae* (Stanković-Kalezić, 2008). Osim toga, u vreme sazrevanja pšenice tokom 2013. godine na području Padinske Skele evidentirane su velike oaze korovskog suncokreta koje su se održale tokom cele sezone usled loše obrade zemljišta, lošeg setvenog sklopa i smanjene osetljivosti na primenjene herbicide (Slika 6a).

O problemima sa korovskim suncokretom ukazuju Rosales-Robles i sar. (2002) koji su ispitali uticaj ove korovske vrste na prinos jare pšenice kao i mogućnostima njenog suzbijanja u tom usevu. Pri brojnosti od 2, 4, 8, 16 i 32 biljke/m² smanjen je prinos pšenice za navedene gustine useva po istom nizu za 27, 49, 60, 71 i 75%. Takođe, utvrđeno je da je korovski suncokret jači kompetitor u odnosu na jaru pšenicu pri manjoj gustini useva, tako da pri brojnosti od 12 biljaka/m² dolazi do smanjenja prinosa zrna pšenice i do 50%. Osim toga, Novak (2009) navodi gubitke prinosa ozime pšenice 5-33% u zavisnosti od brojnosti populacije korovskog suncokreta u tom usevu. Takođe, i za usev kukuruza utvrđeni su značajni gubici (46%) pri brojnosti od 4 biljke korovskog suncokreta/m² (Deines i sar., 2004). Imajući u vidu navedene literaturne izvore a uzimajući u obzir brojnost populacija korovskog suncokreta na području Srbije (Padinska Skela 5,33 biljke/m², Kovilovo- put za Jabučki rit i put za Crvenku 5 biljaka/m², Surčin- Galovica 4 biljke/m², Perlez 6,7 biljaka/m² itd.) (Tabela 7) aproksimativno je moguće proceniti štete i gubitke u prinosu pojedinih useva.

Osim generalno visoke brojnosti biljaka korovskog suncokreta na području Padinske Skele i Kovilova (5,33 i 5 biljaka/m²) na istim lokalitetima u oazama evidentirana je ekstremno visoka brojnost korovskog suncokreta, 20-30 biljaka/m² (Slika 7). Takođe, ekstremno visoku brojnost divljeg suncokreta na području Kordobe (Argentina) navode Cantamutto (2008), Presotto i sar. (2011), gde su u određenim oblastima utvrdili brojnost 72-80 biljaka/m², pri čemu su biljke bile i preko 2,8 m visoke. U vezi sa brojnošću biljaka korovskog suncokreta, na području Francuske, odnosno Argentine (divlji suncokret) potvrđeni su gubici prinosa useva suncokreta do 50% pri visokoj brojnosti ovog korova (Muller i sar., 2009), odnosno pri brojnosti od 4 biljke/m² (Casquero i sar., 2013). Govoreći o visokoj brojnosti korovskog suncokreta naših populacija, a vodeći se literaturnim podacima (Deines i sar., 2004; Muller i sar., 2009; Novak, 2009), može se pretpostaviti da velika brojnost korovskog suncokreta po jedinici površine može izazvati značajne gubitke u prinosu pojedinih useva.

Biljke korovskog suncokreta populacije **Surčin- Galovica** takođe su bile visoke, robusne i učestalo prisutne u usevu kukuruza (Slika 6b), a usled smanjene osetljivosti na herbicide značajno su uticale na smanjenje prinosa zrna kukuruza (usmena komunikacija sa dipl. inž. Jankom Šešićem i mr Eleonorom Onć-Jovanović). Pored prisutnosti u usevima, korovski suncokret (na području Surčina) u velikoj brojnosti opstaje i pored dalekovoda, duž kanala i uvratina (Slika 8).

Za razliku od prethodne dve populacije, populacija **Zbeg**, pored toga što je bila među najgušćim (6,25 biljaka/m²), takođe je bila i sa izraženom intrapopulacionom varijabilnošću. Takođe, tokom naših istraživanja, koja su trajala par sezona, evidentirano je značajno povećanje brojnosti biljaka korovskog suncokreta, što se poklapalo sa intenzivnom izgradnjom saobraćajnica i infrastrukturnih objekata na tom području. Raznošenje površinskog sloja zemljišta uticalo je na intenzivno širenje korovskog semena pa su se biljke korovskog suncokreta širile na obe strane uz saobraćajnicu. Osim toga, korovski suncokret populacije Zbeg je prvobitno bio prisutan izvan parcela sa usevima (ruderalna staništa, tj. napuštene i neuređene površine), a nakon par sezona evidentiran je u značajnoj brojnosti i u usevima (Tabela 7). Ova konstatacija je analogna istraživanjima Vischi i sar. (2006) koji su u centralnoj Italiji konstatovali velike populacije korovskog suncokreta u ekspanziji duž rubova parcela, uz kanale i puteve, a u nekim slučajevima su se sa rubova njiva uselile i u parcele. Usled njihovog prodiranja u parcele, prema tvrdnji ovih istraživača, korovski suncokret je postao učestala korovska vrsta u usevima kukuruza, paradajza, lucerke, šećerne repe, duvana, ječma i pšenice. Takođe, Cantamutto (2008) ukazuje na rasprostranjenost dve vrste divljeg suncokreta (*H. petiolaris* i *H. annuus*) pri čemu se *H. petiolaris* u 80% slučajeva javlja uz puteve, 10% u usevu i 10% na uvratinama, dok je kod divljeg suncokreta *H. annuus* značajniji procenat biljaka bliži usevima (18% uvratine, 18% kanali, 9% uz reku) a 55% uz puteve. Takođe, divlji suncokret *H. annuus* se češće javlja na bogatijim zemljištima dok je *H. petiolaris* dominantno prisutan na peskovitim zemljištima. Dakle, glavni koridori za širenje invazivnih vrsta su površine duž saobraćajnica a u slučaju korovskog suncokreta to su i uvratine, međe, zaparložene površine, kanali i druga narušena i neuređena zemljišta.

6.2. Širenje korovskog suncokreta

Brojnost, veličina i širenje populacija korovskog suncokreta, kao invazivnih korovskih biljaka, na području intenzivne proizvodnje suncokreta kod nas je uporediva sa situacijom u Španiji, Francuskoj, Češkoj, Mađarskoj, Rumuniji (Faure i sar., 2002; Holec i sar., 2005; Vischi i sar., 2006; Muller i sar., 2009), kao i širenje pravih divljih formi vrste *H. annuus* u SAD, Kanadi, Argentini i Australiji (Seiler i sar., 2008; Cantamutto, 2008; Presotto i sar., 2011). Vischi i sar. (2006) na području Italije ukazuju na širenje korovskog suncokreta duž rubova parcela, uz kanale i puteve, a u nekim područjima i sa rubova parcela u useve (kukuruz, šećerna repa, duvan, paradajz, lucerka, ječam, pšenica). Takođe, korovski suncokret se javlja i na parcelama gde pet i više godina nije gajen usev suncokreta. Holec i sar. (2005) navode prisutnost korovskog suncokreta u centralnoj Evropi. U Francuskoj, Faure i sar. (2002) ukazuju na prisustvo i širenje samoniklih biljaka suncokreta u usevu pšenice, graška i soje. Smatra se da je u Španiji i Francuskoj oko 15% površina pod gajenim suncokretom zakorovljeno korovskim suncokretom.

Pravi divlji suncokret *H. annuus* kao autohtona vrsta je prisutan u SAD od Pacifika do atlantske obale, tj. od 50° severne geografske širine pa do Meksika (Nooryazdan i sar., 2010). Na ovom kontinentu poslednjih 60 godina u mnogim usevima se može naći divlji suncokret *H. annuus* kao korov (Ureta i sar., 2008a). Oko 5 miliona hektara u Argentini zakorovljeno je divljim suncokretom. Najveće populacije divljeg suncokreta potvrđene su u centralnoj Argentini, u provincijama Cordoba i Mendoza (Cantamutto, 2008; Presotto i sar., 2011). Uglavnom su raširene duž puteva i uz ograde, a ređe se javljaju na obradivim površinama. Ribeiro i sar. (2010) potvrdili su prisustvo korovskog suncokreta na području

Mozambika za koji pretpostavljaju da je stigao robnom razmenom, ali usled nepovoljnih uslova za razvoj tokom vremena zabeležen je pad brojnosti ove korovske vrste.

Na osnovu ukupne analize različitih populacija korovskog suncokreta i populacija pravog divljeg suncokreta, u svetu i kod nas, može se konstatovati da se ova invazivna korovska vrsta (*H. annuus*) najčešće javlja na degradiranim staništima kao što su ruderalne površine, uvratine, međe, parlozi, površine pored puteva, kanala itd. Sa tih nepoljoprivrednih površina često prodiru u useve (okopavine, strna žita i povrtnjake) (Faure i sar., 2002; Holec i sar., 2005; Vischi i sar., 2006; Muller i sar., 2009) u kojima manje ili više mogu smanjiti prinose spram vrste useva, agroekoloških uslova i brojnosti populacije (Schweiser i Bridge, 1982; Geier i sar., 1996; Faure i sar., 2002; Vischi i sar., 2006; Novak, 2009). U vezi sa tim Alexander i sar. (2009) ističu da se brojnost populacija divljeg suncokreta na području Kanzasa i Nebraske iz godine u godinu menja spram vremenskih prilika, ali da značajan uticaj na održavanje ove korovske vrste ima "banka" semena u zemljištu. Takođe, obrada zemljišta i ostale mere nege useva koje utiču na rezervu semena u zemljištu diktiraju pojavu i brojnost populacija divljeg i korovskog suncokreta (Moody-Weis i Alexander, 2007).

Na širenje korovskog suncokreta u našoj zemlji značajan uticaj ima čovek i to pre svega loša poljoprivredna praksa koja podrazumeva: neodržavanje uvratina, kanala, rubova parcela, nepoštovanje plodoređa, upotrebu nečistog semenskog materijala, upotrebu nezgorelog stajnjaka, neadekvatno i neefikasno suzbijanje korovskog suncokreta itd. Takođe, loš odabir useva u plodoređu, gajenje nekompetitivnih hibrida, kao i nepoštovanje preporučenih herbicida i količina primene vodi ka značajnom smanjenju osetljivosti korovskog suncokreta (Vrbničanin i sar., 2014; Malidza i Vrbničanin, 2015), što ima čitav niz negativnih posledica počev od pada prinosa pa do razvoja rezistentnosti korovskog suncokreta na herbicide (Vrbničanin i sar., 2017a,b; Bozic i sar., 2015, 2019a,b). Intenzivna izgradnja putnih i drugih infrastrukturnih objekata, tokom koje se intenzivno premešta značajna količina površinskog sloja zemljišta sa jednog na drugo mesto, takođe ima za posledicu veliko širenje semena korovskog suncokreta.

6.3. Uporedna analiza populacione varijabilnosti

Na osnovu proučavanih kvantitativnih (visina biljaka, prečnik stabla, dužina i širina liske (lisne ploče), dužina lisne drške, broj, dužina i širina jezičastih cvetova, broj i prečnik glavica, broj, dužina i širina brakteja) i kvalitativnih (tip grananja, centralna glavica, baza lista, oblik lista, lisna površina, lisna margina, antocijani, dorzalni listić, položaj brakteja, tip brakteja, maljavost brakteja, boja diska) parametara fenotipske varijabilnosti kod 17 populacija korovskog suncokreta, 5 hibrida gajenog suncokreta i 3 populacije vrste *H. tuberosus* utvrđeno je da postoji veoma izražena intra- i interpopulaciona varijabilnost. Primenom različitih metoda multivarijacione analize dobijeni su grafici distribucije (Grafik 3 i 4) i frekvencije (Grafik 5a i 5b) za analizirane osobine fenotipske varijabilnosti i na osnovu njih jasno se vide razlike između genotipova kao i varijabilnost unutar populacija korovskog suncokreta, gajenih hibrida i populacija čičoke. Za razliku od korovskog suncokreta, kod hibrida gajenog suncokreta kao i kod populacija vrste *H. tuberosus* stepen varijabilnosti 13 proučavanih kvantitativnih i 12 kvalitativnih osobina bio je znatno niži. Osim toga, prosečne vrednosti proučavanih kvantitativnih osobina kod korovskog suncokreta su bile uglavnom između vrednosti, za iste osobine, hibrida gajenog suncokreta i populacija čičoke (Tabela 8a i 8b).

6.3.1. Kvantitativni parametri

Visina biljaka se pokazala kao indikativan parameter za diferenciranje korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija čičoke (Grafik 3). Kod korovskog suncokreta visina je zavisila od površine na kojoj su biljke rasle i razvijale se. Ukoliko su biljke rasle u usevu kukuruza ili suncokreta bile su visokog stabla sa manjim prečnikom, dok su u usevu soje, šećerne repe ili povrtarskim usevima bile niže, razgranatije i sa većim prečnikom stabla. Ovo se može dovesti u vezu sa konkurencijom visokih useva i korovskog suncokreta, odnosno borbom ove korovske vrste za životni prostor i svetlost kada raste zajedno sa okopavinskim visokorastućim usevima kao što su kukuruz i suncokret. Naime, kod biljaka sličnog habitusa, usled konkurencije za svetlost, dolazi do izduživanja biljaka pa se manje granaju i manje su robusne (McLachlan i sar., 1993; Lindquist i Mortensen, 1998; Rajcan i sar., 2004). Osim toga i snabdevenost zemljišta hranivima različito se odražava na rast i razvoj biljaka (Rajcan i Swanton, 2001; Leskovšek i sar., 2012). Biljke populacije korovskog suncokreta na ruderalnim i siromašnijim zemljištima uglavnom su bile niže i manjeg habitusa (populacije Kovačica, Kikinda, Ilandža, Pećinci, Dunavac), naspram plodnih zemljišta na kojima su biljke korovskog suncokreta uglavnom bile robusnije i sa velikim brojem bočnih grana a tim i velikim brojem glavica (populacije Toponica- potok, Toponica- Selište, Perlez) (Tabela 8a). Više studija (Dhima i Eleftherohorinos, 2001; Andreassen i sar., 2006) je pokazalo da zemljišta koja su bolje obezbeđena azotom više pogoduju korovima u konkurenciji sa usevom.

U našim istraživanjima prosečno najviše biljke korovskog suncokreta su evidentirane u populaciji Biteklije ($255,01 \pm 76,34$) a najniže u populaciji Pećinci ($159,02 \pm 25,91$). Međutim, ekstremno visoke biljke, preko 4 m, evidentirane su na području Banatskih Karlovaca, kao i pojedinačne na celoj teritoriji gde je prisutan korovski suncokret, ali s obzirom da su to bile pojedinačne biljke a ne deo populacije one nisu uključene u obradi podataka (Slika 9 i 10). Osim toga, u oazama sa visokom brojnošću biljaka po jedinici površine (20-30/m²) biljke korovskog suncokreta su dominantno bile visoke, slabo razgranate i tanjeg stabla. Dakle, konkurencija za životni prostor (neposredna konkurencija) i za svetlost (posredna konkurencija) je favorizovala izduživanje biljaka, pri čemu su one bile tanje i manje granate (Slika 7). Analizom varijanse za parametar visina biljaka potvrđeno je da su se populacije Biteklije, Stari Žednik, Toponica- potok i Perlez statistički značajno razlikovale ($P < 0,01$) od ostalih populacija korovskog suncokreta (Tabela 12). Takođe, u prethodnim istraživanjima Trifković i sar. (2013), odnosno Vrbničanin i sar. (2014) potvrdili su slične vrednosti za visinu biljaka kod korovskog suncokreta na području Kovilova, Padinske Skele i Surčina (197-204 cm). Do sličnih konstatacija po pitanju visine i razvijenosti, a u kontekstu da li su rasle u usevu ili izvan useva, došli su Presotto i sar. (2009), kao Poverene i Cantamutto (2010) za populacije divljeg suncokreta u SAD i Argentini i korovskog u Španiji. Na osnovu uporedne analize 12 proučavanih osobina fenotipske varijabilnosti (Tabela 22) konstatovane su izvesne razlike između ispitivanih populacija divljeg i korovskog suncokreta *H. annuus* različitog geografskog porekla. Populacije divljeg suncokreta iz Argentine su u proseku bile najviše (235,6 cm), a korovskog suncokreta iz Španije najniže (176 cm), dok su korovski suncokret sa područja Srbije i pravi divlji suncokret *H. annuus* iz SAD po visini između prethodno navedenih (212,3 cm i 206,1 cm). Cantamutto (2008) za populacije dve korovske vrste *H. petiolaris* i *H. annuus* na području Argentine navodi značajne razlike u visini biljaka. Naime, kod vrste *H. annuus* 22% biljaka je bilo preko 2,8 m, 45% biljaka je bilo visine 2-2,8 m i 33% je bilo niže od 2 m. Kod vrste *H. petiolaris* 10% biljaka je bilo visine 2-2,8 m i 90% biljaka je bilo niže od 2 m. Razlike u visini biljaka ova dva suncokreta autor objašnjava razlikama u plodnosti zemljišta na kojima se one javljaju.

Generalno, populacije *H. annuus* se učestalo javljaju na plodnijim zemljištima dok se populacije *H. petiolaris* češće javljaju na peskovitim i siromašnijim zemljištima.

Biljke hibrida gajenog suncokreta su za oko 15% bile niže, a čičoke za oko 3% više od korovskog suncokreta i sa manje izraženom varijabilnošću između genotipova, odnosno populacija u odnosu na varijabilnost korovskog suncokreta (Tabela 12, 13). Takođe, i u odnosu na **prečnik stabla** postojalo je jasno razdvajanje između proučavanih genotipova kao i izražena interpopulaciona varijabilnost kod korovskog suncokreta (Grafik 3). Populacije Stari Žednik, Toponica- Selište i Toponica- potok su se u odnosu na ostale populacije korovskog suncokreta značajno razlikovale i ujedno bile sa najvećim prečnikom stabla (Tabela 8a, Tabela 12). Biljke populacije Stari Žednik pored toga što su bile izrazito visoke (u proseku 2,5 cm niže od najviše populacije) ujedno su bile i najdebljeg stabla ($3,62 \pm 0,54$ cm) u odnosu na sve proučavane populacije. Sa najtanjim stablom bile su biljke populacije Kovilovo- put za Crvenku ($1,75 \pm 0,45$ cm, tj. 52% tanje od populacije Stari Žednik) koje su istovremeno bile visoke ($197,10 \pm 30,18$ cm); međutim one su rasle u gustoj populaciji (5 biljaka/m²) za razliku od populacije Stari Žednik kod kojih je duplo manje bilo biljaka po jedinici površine, 2,5 biljaka/m² (Tabela 7, 8a). Presotto i sar. (2009), odnosno Poverene i Cantamutto (2010) su kod populacija divljeg suncokreta na području Argentine i SAD utvrdili sličan prečnik stabla kao kod naših populacija (2,6 cm, 2,5 cm, 2,5 cm), dok su populacije korovskog suncokreta na području Španije bile za 28% (1,8 cm) tanjeg stabla (Tabela 22).

Slično kao i za visinu biljaka i u pogledu prečnika stabla kod hibrida gajenog suncokreta i populacija čičoke manje je bila izražena varijabilnost (Tabela 13, 14, Grafik 3). Biljke hibrida gajenog suncokreta su u proseku bile sa debljim ($3,61 \pm 0,63$ cm) a čičoke sa tanjim ($1,62 \pm 0,19$ cm) stablom u odnosu na populacije korovskog suncokreta ($2,50 \pm 0,58$ cm). Osim toga, između visine i prečnika stabla nije postojala jaka korelativna zavisnost kod sva tri ispitivana genotipa: kod korovskog suncokreta $P_{cc} = 0,59$, kod hibrida gajenog suncokreta $P_{cc} = -0,12$ i kod populacija čičoke $P_{cc} = 0,57$ (Tabela 9).

U pogledu **dimenzija lista** (dužina i širina liske, dužina lisne drške) može se konstatovati da su gajeni hibridi suncokreta sa najkrupnijom liskom (dužina x širina liske = površina, 917,86 cm²) naspram najsitnijih kod populacija *H. tuberosus* (264,17 cm²), dok su listovi po krupnoći kod korovskog suncokreta (379,34 cm²) bili između prethodno pomenutih (Tabela 8a i 8b; Grafik 3). Dimenzije liske, odnosno dužina s jedne strane i širina s druge strane određuju oblik liske/lista. U pogledu oblika liske postojale su evidentne razlike između analiziranih genotipova. Tako je kod korovskog suncokreta liska bila trouglasta ili deltoidna, liska hibrida gajenog suncokreta srolika sa udubljenom osnovom a liska populacija čičoke deltoidnog oblika. Takođe, dimenzije liske kod svih analiziranih genotipova su zavisile od kvaliteta i plodnosti zemljišta na kojima su se biljke razvijale, kao i od pozicije lista na samom stablu. Uticaj staništa i genotipa na razvoj nadzemnog izdanka, uključujući veličinu (LAI) i poziciju listova a time i iskorišćenost FAR, razmatrali su Bello i sar. (1995), Villiams i sar. (2006), Liu i sar. (2009) i drugi. Osim toga, kod korovskog suncokreta i hibrida gajenog suncokreta potvrđena je jaka korelativna zavisnost između dužine i širine liske ($P_{cc} = 0,83$ i $0,87$), dok je zavisnost odnosa dužine i širine liske kod populacija čičoke bila niža ($P_{cc} = 0,74$) (Tabela 10). Takođe, biljke hibrida gajenog suncokreta su bile sa najdužom lisnom drškom ($19,98 \pm 3,46$ cm), potom korovskog suncokreta ($14,21 \pm 3,35$ cm), dok su populacije čičoke za 74%, odnosno 64% bile kraćih drški ($5,12 \pm 1,03$ cm) (Grafik 3). Vrednosti Pearson-ovog koeficijenta korelacije ukazuju da nije postojala jaka zavisnost između dužine i širine liske i dužine lisne drške kod sva tri proučavana genotipa osim kod gajenih hibrida i korovskog suncokreta između širine liske

i dužine lisne drške ($P_{cc} = 0,87$ i $0,83$) (Tabela 10). Intrapopulaciona varijabilnost je bila izražena u okviru korovskog suncokreta za sva tri parametra lista. Na osnovu analize varijanse populacije Toponica- Selište, Stari Žednik i Požarevac- Tulba su se statistički značajno razlikovale ($P < 0,01$) za parametar širina liske, odnosno Toponica- potok, Stari Žednik i Požarevac- Tulba za parametar dužina liske, a populacije Stari Žednik i Perlez za parametar dužina lisne drške od ostalih populacija korovskog suncokreta (Tabela 12). Slično tome i između genotipova hibrida gajenog suncokreta postojala je manja ili veća značajnost razlika u odnosu na parametre lista, dok između populacija čičoke nije bilo statistički značajnih razlika (Tabela 13, 14). Naime, dimenzije liske naših populacija korovskog suncokreta bile su manje-više slične sa divljim suncokretom iz SAD (dužina \times širina = $380,6 \text{ cm}^2$ i $355,3 \text{ cm}^2$), dok su populacije divljeg suncokreta iz Argentine i korovskog suncokreta iz Španije bile sa znatno većom površinom listova ($564,5 \text{ cm}^2$ i $839,8 \text{ cm}^2$) (Tabela 22). Takođe, lisne drške korovskog suncokreta sa naših prostora su za 22-30% bile kraće u odnosu na populacije korovskog suncokreta iz Španije, odnosno divljeg suncokreta iz Argentine i SAD (Presotto i sar., 2009; Poverene i Cantamutto, 2010).

Broj, prečnik i delovi glavice je grupa najindikativnijih parametara za razdvajanje korovskog suncokreta, gajenih hibrida i populacija čičoke (Grafik 3). Kod korovskog suncokreta broj glavica se kretao od relativno malo (~ 20 glavica/biljci), sa izraženom krupnijom centralnom glavicom što indicira na veću bliskost sa samoniklim usevima (populacije Stari Žednik, Kovačica), do mnogo, tj. > 45 glavica/biljci (Toponica- potok, Biteklija, Požarevac- Tulba, Padinska Skela itd.) (Tabela 8a), pa čak i preko 150 u ekstremnim slučajevima na području Požarevca (Slika 11). Broj glavica je u korelaciji sa veličinom habitusa biljaka, a on je direktno zavisio od plodnosti zemljišta na kojima su se razvijale populacije. Kod gajenih hibrida uvek je bila prisutna samo jedna krupna centralna glavica, dok su populacije čičoke uvek bile sa velikim brojem glavica po biljci ($32,67 \pm 6,93$). Za razliku od korovskog suncokreta gde su postojale značajne razlike između populacija u pogledu broja glavica po piljci, kod hibrida suncokreta i populacija čičoke nije bilo statistički značajnih razlika (Tabela 13, 14). Za razliku od naših istraživanja, Burke i sar. (2002), Ureta i sar. (2008), Casquero i sar. (2013), Presotto i sar. (2015) su kod divljeg suncokreta evidentirali oko 110 glavica po biljci. Reagon i Snow (2006) tvrde da je broj glavica u korelaciji sa uslovima u kojima se biljke divljeg suncokreta razvijaju. Naime, kada biljke rastu u uslovima staklare one formiraju znatno manji broj glavica (16,7 glavica/biljci), naspram biljaka koje rastu u poljskim uslovima (267,5 glavica/ biljci) (Reagon i Snow, 2006).

Prečnik glavica, broj i dimenzije (dužina i širina) jezičastih cvetova, kao i broj i dimenzije (dužina i širina) brakteja kod korovskog suncokreta su bile nižih vrednosti nego kod hibrida gajenog suncokreta, odnosno viših u odnosu na populacije čičoke osim broj brakteja koji je kod čičoke bio veći (Grafik 3, Tabela 8a, 8b). Populacija Kovilovo- put ka Crvenki je bila sa najmanjim ($3,40 \pm 0,87 \text{ cm}$) a populacija Stari Žednik ($8,12 \pm 3,66 \text{ cm}$) sa najvećim prečnikom glavica. Slični rezultati potvrđeni su kod populacija korovskog, odnosno divljeg suncokreta na području Španije (osim za broj i dužinu jezičastih cvetova), Argentine i SAD, kod kojih su se vrednosti parametara glavice kretale u opsegu izmerenih vrednosti kod naših populacija korovskog suncokreta (Tabela 22) (Presotto i sar., 2009; Poverene i Cantamutto, 2010).

Na osnovu Pearson-ovog koeficijenta korelacije potvrđena je visoka zavisnost između prečnika glavice s jedne strane i broja i dužine jezičastih cvetova ($P_{cc} = 0,87$ i $0,95$), kao i broja i širine brakteja ($P_{cc} = 0,88$ i $0,85$) s druge strane kod populacija korovskog suncokreta. Osim toga, visoka korelativna zavisnost je potvrđena između broja brakteja i

broja jezičastih cvetova ($P_{cc} = 0,91$), kao i dužine jezičastih cvetova i širine brakteja ($P_{cc} = 0,87$) kod korovskog suncokreta (Tabela 11).

Tabela 22. Razlike u kvantitativnim osobinama fenotipske varijabilnosti divljeg i korovskog suncokreta različitih geografskih područja: Argentina (ARG), (USA), Španija (ŠPA) i Srbija (SRB)

Parametar	ARG*	USA*	ŠPA**	SRB
Visina biljke	235,6	206,1	176	212,3
Prečnik stabla	2,6	2,5	1,8	2,5
Širina lista	22,4	17,5	26	18,15
Dužina lista	25,2	20,3	32,3	20,97
Dužina lisne drške	20,5	18,2	19,9	14,21
Broj jezičastih cvetova	27,2	22,2	34,3	28,99
Širina jezičastih cvetova	1,2	1,2	1,7	1,34
Dužina jezičastih cvetova	4,2	3,8	5,8	4,37
Broj brakteja	32,6	29,2	39,7	40,26
Širina brakteja	0,86	0,73	1,7	1,13
Dužina brakteja	2,4	2,1	3,1	2,97
Prečnik glavice	4,3	3,8	6,1	5,04

* Presotto i sar. (2009); ** Poverene i Cantamutto (2010)

Broj i dimenzije glavica kod divljeg suncokreta zavise od uslova pod kojima se biljke razvijaju, vremena cvetanja i formiranja glavica kao i pozicije glavice na biljci (Presotto i sar., 2015). Glavice koje se formiraju ranije (kada ima dovoljno raspoloživih prirodnih resursa) i ukoliko se nalaze na granama nižeg reda, odnosno bliže glavnom stablu su krupnije i obrnuto (Seiler, 1983; Alexander i sar., 2001).

6.3.2. Kvalitativni parametri

Rezultati analize kvalitativnih parametara fenotipske varijabilnosti populacija korovskog suncokreta (Tabela 15a, 15b; Grafik 5a, 5b) su u koincidenciji sa ranijim istraživanjima Poverene i Cantamutto (2010) i Presotto i sar. (2009). Za pravi divlji suncokret *H. annuus* karakteristično je odsustvo centralne glavice, prisustvo antocijana i crveno-crna boja diska glavice. U vezi sa tim populacije korovskog suncokreta iz Španije su kod 28% analiziranih biljaka bile sa centralnom glavicom većeg prečnika, a kod nas je to bilo kod 51% populacija korovskog suncokreta (Grafik 5a). Broj glavica (kvantitativni parametar) veći od 25 po biljci potvrđen je u 63%, odnosno 69% slučajeva kod populacija iz Španije, odnosno Argentine, dok je kod biljaka naših populacija to bilo u 42,8% slučajeva. Prisustvo antocijana kod populacija iz Španije je potvrđeno kod 74% biljaka, kod populacija divljeg suncokreta iz Argentine kod 92% biljaka, dok su kod populacija korovskog suncokreta iz Srbije antocijani konstatovani kod 51,1% biljaka (Grafik 5b). Crveno-crna boja diska glavice je potvrđena kod 93% biljaka iz Argentine, 71% biljaka iz Španije a kod našeg korovskog suncokreta kod 60% biljaka (Grafik 5b). Dakle, na osnovu analize kvalitativnih i kvantitativnih osobina fenotipske varijabilnosti korovskog suncokreta, najbliže pravom divljem suncokretu *H. annuus* sa područja SAD su populacije iz Argentine, zatim populacije korovskog suncokreta iz Španije (Poverene i Cantamutto, 2010) pa tek onda korovskog suncokreta iz Srbije.

Takođe, u prethodnim istraživanjima, na osnovu analize 26 populacija divljeg/korovskog suncokreta (9 iz Argentine, 9 iz Srbije, 7 iz Španije, 1 iz Rumunije) Dimitrijević i sar. (2014) su potvrdili visoku frekvenciju divljih gena kod populacija iz Argentine (>90%), dok su populacije iz Španije, Rumunije i Srbije sadržale oko 80% osobina karakterističnih za divlji suncokret *H. annuus* i oko 20% osobina koje ukazuju na hibridizaciju sa gajenim suncokretom kao što je odsustvo antocijana i žuta boja diska glavice. Dakle, analizirajući osobine koje ukazuju na bliskost korovskog suncokreta sa pravim divljim suncokretom (odsustvo centralne glavice = 100%, prisustvo antocijana = 75% i tamna boja diska glavice = 66% analiziranih biljaka) na prvom mestu se izdvojila populacija Zbeg a nakon nje populacija Padinska Skela sa nešto nižom zastupljenošću kvalitativnih osobina koje ukazuju na prisutnost divljeg gena *H. annuus* kod njih. Suprotno ovome, kod svih biljaka u populaciji Stari Žednik je bila izražena centralna glavica, odsustvo antocijana i žuta boja diska glavice što indicira na veću bliskost sa gajenim hibridima suncokreta. Takođe, populacija iz Perleza je u odnosu na ključne kvalitativne osobine, tj. prisustvo centralne glavice i žuta boja diska glavice bila najbližnja populaciji Stari Žednik (Grafik 5a, 5b).

Kvantitativne i kvalitativne osobine F_1 , F_2 i F_3 potomstva nastalog kao rezultat kontrolisanog ukrštanja između divljeg suncokreta (muški roditelj) i gajenih hibrida (ženski roditelj), do kojih su došli Presotto i sar. (2015), se u značajnoj meri poklapaju sa osobinama naših populacija korovskog suncokreta (Padinska Skela, Zbeg). Do slične konstatacije je došao Cantamutto (2008) na osnovu analize fenotipske varijabilnosti populacija korovskog suncokreta iz Amerike, Argentine i Evrope. Naime, Cantamutto (2008) je utvrdio da su evropske populacije korovskog suncokreta sa nižom frekvencijom divljih alela i njih češće odlikuju osobine kao što je dominacija centralne glavice, veći prečnik i delovi glavice, odsustvo antocijana i žuta boja diska glavice, što ukazuje na poreklo i veću bliskost sa gajenim hibridima suncokreta. Prethodna konstatacija se uklapa u našu hipotezu nastanka korovskog suncokreta na području Srbije (Vrbničanin i sar., 2014).

6.4. Diferenciranost korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija *H. tuberosus*

Na osnovu kvantitativnih osobina i primenom HCA i Ward-ove metode, a na osnovu izračunate Euklidove distance, proučavani genotipovi su grupisani u tri klade: prva sa 100% stabilnosti objedinjuje gajene hibride suncokreta, druga sa 83,8% objedinjuje populacije čičoke (*H. tuberosus*) i izvestan broj populacija korovskog suncokreta i treća klada sa stabilnošću od 79,4% objedinjuje najveći broj populacija korovskog suncokreta (Grafik 7). Populacije korovskog suncokreta Surčin- Galovica, Surčin- "7. jul", Kovilovo-put za Crvenku i Zbeg su se izdvojile prema stepenu najveće sličnosti. Uporište ovom grupisanju populacija se može naći u činjenici da su to populacije koje se nalaze u radijusu od 15 km. Drugo, ovi lokaliteti (populacije) su povezani putevima sa velikom frekvencijom saobraćaja i to zajedno rezultira unakrsnom širenju/mešanju ovih populacija korovskog suncokreta. Jedna od klada klastera objedinjuje populacije čičoke sa nekoliko populacija korovskog suncokreta. Ovaj, na prvi pogled, paradoks se može objasniti činjenicom da je relativno mali broj populacija čičoke analiziran (samo tri), ili da je mali broj biljaka po populaciji analiziran (samo 10, dakle ukupno 30). Stoga, da bi se dobio

pravi i pouzdan odgovor u smislu diferencijacije populacija čičoke u odnosu na ostale proučavane genotipove u istraživanja ove vrste potrebno je uključiti veći broj populacija, kao i veći broj kvantitativnih i kvalitativnih osobina i/ili veći broj uzoraka po populaciji.

Takođe i PCA analizom, a na osnovu kvantitativnih parametara, došlo je do jasnog razdvajanja korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta i populacija čičoke na ordinacionoj ravni PC1 (sa 65,9% početne varijabilnosti) i PC2 (15,1% početne varijabilnosti) (Grafik 9). Na osnovu dobijenih rezultata može se konstatovati da su broj glavica, visina biljaka i u nešto manjoj meri prečnik stabla ključne osobine koje su doprinele jasnom razdvajanju proučavanih genotipova. Pored toga, i na trodimenzionalnom PCA dijagramu (Grafik 10) se jasno vidi da je populacija Stari Žednik u najvećoj bliskosti sa gajenim hibridima suncokreta, što se vidi na osnovu njihove pozicije u trodimenzionalnom prostoru ovog dijagrama. Osim toga, dužina i širina jezičastih cvetova, kao i dužina i širina brakteja (Grafik 9) su takođe osobine koje su značajno uticale na razdvajanje proučavanih genotipova, odnosno varijabilnost, što je potvrđeno i u prethodnim istraživanjima Dimitrijevića i sar. (2014).

Na osnovu NMDS analize koja je obuhvatila 13 kvantitativnih i 12 kvalitativnih parametara fenotipske varijabilnosti korovskog suncokreta uz primenu Gower-ove distance, kao i kod HCA, potvrđeno je da su sa najvećim stepenom sličnosti populacije Zbeg, Surčin- Galovica, Surčin- "7. jul" i Kovilovo- put za Crvenku (Grafik 11).

Metodom rekurzivne deobe potvrđeno je da je broj glavica ključni parametar (utvrđena kritična vrednost je 4,5 glavica/biljci) na osnovu kog je moguće pouzdano diferencirati korovski suncokret, gajene hibride suncokreta i populacije čičoke (Shema 3). Osim broja glavica pokazalo se da je i dužina brakteja (utvrđena kritična vrednost je 1,7 cm), iako na prvi pogled teže uočljiv morfološki parametar, indikativan parametar za razdvajanje proučavanih genotipova. Međutim, Cantamutto i sar. (2010) su došli do druge konstatacije: da je širina brakteja ključna osobina, sa graničnom vrednošću od 0,8 cm, za diferencijaciju populacija divljeg suncokreta *H. annuus*. Na kraju su zaključili da su populacije sa višim vrednostima ovog parametra u bližoj srodnosti sa gajenim suncokretom.

6.5. Reakcija potomstva iz slobodne oplodnje na tribenuron-metil i imazamoks

Spontana hibridizacija je proces koji u prirodi neprekidno teče kako između srodnih gajenih vrsta, tako i između gajenih vrsta i njihovih divljih srodnika (Massinga i sar., 2003). Prilikom ukrštanja gajenih biljaka sa divljim srodnicima mogu nastati korovske vrste koje nose neka svojstva kao npr. otpornost na herbicide (Jocić i sar., 2011; Cvejić i sar., 2017) i na taj način postaju problematični rezistentni biotipovi korova (Vrbničanin i Božić, 2018). S obzirom da se suncokret sreće u različitim formama, među kojima je izražena fenotipsko-genetička varijabilnost, sama ta varijabilnost često je razlog proučavanja suncokreta sa biološko-agronomskog stanovišta (Hernandez, 2017). Gajeni suncokret i njegovi divlji srodnici (vrste roda *Helianthus*) pokazuju visok nivo genetičke kompatibilnosti a samim tim postoji velika mogućnost njihove hibridizacije. Geni gajenog suncokreta koji bi se preneli u procesu hibridizacije mogu biti prisutni dugi niz godina u nastalom potomstvu (Linder i sar., 1998).

S obzirom da je period cvetanja divljih populacija obično duži nego period cvetanja useva, postoji velika mogućnost preklapanja ovog perioda na šta ukazuju Renno i Winkel

(1996). Ova činjenica je potvrđena i u našim ispitivanjima. Cvetanje hibridnog suncokreta u našim uslovima može potrajati do 15 dana dok biljke korovskog suncokreta mogu cvetati i do 60 dana. Stoga je i setva korovskog suncokreta prilikom ogleda spontane hibridizacije obavljena 10-14 dana ranije (Tabela 3). U vezi s tim, postojala je realna osnova da u određenom procentu gen odgovoran za tolerantnost na herbicide ALS inhibitore u procesu spontanog ukrštanja bude prenet sa tolerantnih hibrida Sumo 1 PR i Rimi na osetljive hibride gajenog suncokreta Duško, kao i na samonikle biljke osetljivog hibrida Sremac i korovskog suncokreta *H. annuus*.

Generalno, potomstvo korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena tolerantnosti bio hibrid Sumo 1PR (tolerantan na tribenuron-metil) je bilo sa najslabijom klijavošću (Tabela 17), koja se kod potomstva iz 2013. godine kretala oko 48% (seme staro dve godine), odnosno 16% kod potomstva iz 2014. godine (seme staro jednu godinu). Klijavost potomstva OHS i SSS je bila znatno bolja (70-82% i 68-75%). Presotto i sar. (2012) su utvrdili da klijavost potomstva (ukrštanje hibrida tolerantnog na imazapir i divljeg suncokreta) raste sa starošću semena, odnosno klijavost svežeg semena je bila 15%, starog šest meseci 40-60% a seme staro 12 meseci je imalo klijavost čak 75-90% čime je potvrđena hipoteza da procenat klijavosti divljeg suncokreta zavisi od dormantnosti semena. U našem slučaju takođe je potvrđeno da je starije seme bolje klijavosti što se uklapa u hipotezu o dormantnosti semena.

S druge strane, klijavost potomstva korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena tolerantnosti bio hibrid Rimi (tolerantan na imazamoks) je bila niža kod starijeg semena (42%) nego kod mlađeg (44%). Takođe, bolju klijavost ispoljilo je potomstvo samoniklog suncokreta Sremac (69-72%), kao i potomstva osetljivog hibrida Duško (75-80%) (Tabela 19). Za razliku od potomstva gde je potencijalni donor gena tolerantnosti bio hibrid Sumo 1PR, kod potomstva gde je potencijalni donor tolerantnog gena na herbicide ALS inhibitore bio hibrid Rimi nije potvrđena hipoteza uticaja dormantnosti na klijavost semena (Presotto i sar., 2012). Slabija klijavost potomstva poreklom od samoniklog useva i/ili korovskog suncokreta je osobina koja je svojstvena za forme koje su genetički udaljenije od hibrida gajenog suncokreta, tj. da je seme sa izraženijom dormantnošću što je vrsta/genotip na nižem stupnju domestifikacije (Lentz i sar., 2001; Burke i sar., 2002; Pace i sar., 2014).

Reakcije potomstva iz slobodne oplodnje gde su kao potencijalni donori gena tolerantnosti bila oba hibrida, Sumo 1PR (tribenuron-metil) i Rimi (imazamoks), bile su različite kako na nivou genotipa tako i između godina (Tabela 17, 19). Razlike u reakciji na herbicide između godina se mogu dovesti u vezu sa razlikama u meteorološkim prilikama pod kojima su se biljke razvijale. Naime, 2014. godina je bila izrazito kišna, a 2013. manje-više sušna. Osim toga, kod spontane hibridizacije svi cvetovi u jednoj glavici ne moraju biti oprašeni polenom istog porekla (sa iste biljke), a ni od strane istog oprašivača. Stoga, sve ahenije (semena) u istoj glavici ne moraju biti nosioci gena odgovornog za tolerantnost na herbicid čak i u slučaju kada u blizini divljih srodnika postoji donor ovog gena (tolerantni hibrid). Dakle, teorijski i praktično, seme iz jedne glavice može dati potomstvo različite osetljivosti na herbicide.

Generalno, procenat preživelih biljaka nakon primene herbicida (imazamoks ili tribenuron-metil spram hibrida donora gena pri hibridizaciji) bio je znatno veći kod potomstva gde je potencijalni donor gena tolerantnosti bio hibrid Rimi i iznosio je 30,5% od ukupnog broja biljaka tretiranih imazamoksom, naspram 6% biljaka iz potomstva gde je potencijalni donor gena bio hibrid Sumo 1PR tretiranih tribenuron-metilom. Procenat potomstva korovskog suncokreta koje je preživelo primenu imazamoksa je bio relativno

visok: 12,9% (potomstvo iz 2013. godine) i 29,2% (potomstvo iz 2014. godine). Takođe, potomstvo SSS je imalo visok procenat preživljavanja primene imazamoksa (67,5% i 27,4%), kao i potomstvo OHSD (38,6% i 7,3%). Za razliku od potomstva iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena bio hibrid Rimi potomstvo iz ukrštanja sa tolerantnim hibridom Sumo 1PR je u značajno manjem stepenu preživelo primenu tribenuron-metila (OHDS = 2,6% i 2,9%; SSS = 4,1% i 5,4%; korovski suncokret = 9,5% i 11,8%). Dakle, potomstvo korovskog suncokreta je generalno pokazalo veću tolerantnost na tribenuron-metil u odnosu na ostale genotipove. Veoma visok procenat preživljavanja F₁ potomstva (dobijenog iz ukrštanja divljeg suncokreta i tolerantnog hibrida suncokreta) nakon primene imazapira su potvrdili Presotto i sar. (2012) i on se kretao od 88,1% (kod primene imazapira 0,5x od preporučene količine) do 86,7% (kod primene imazapira 2x od preporučene količine).

Na osnovu Pearson-ovog koeficijenta korelacije (Pcc) potvrđena je veoma jaka negativna korelacija za udaljenosti od izvora polena i procenta preživelog potomstva korovskog suncokreta kod slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena bio hibrid Rimi (Pcc = -0,91), kao i SSS (Pcc = -0,99) iz 2014. godine (Tabela 20). Visoka negativna korelacija ukazuje da se sa povećanjem udaljenosti od izvora polena smanjuje procenat preživelog potomstva što je očekivana i prirodna pojava. Dobijeni rezultati su u saglasnosti sa rezultatima do kojih su došli Massinga i sar. (2003) za F₁ potomstvo (dobijeno iz ukrštanja hibrida tolerantnog na imidazolinone i divljeg suncokreta) koje je u zavisnosti od udaljenosti uzorka od izvora polena (tolerantnog hibrida) preživelo primenu herbicida 0,3-22,0%. Takođe, Marshall i sar. (2001) ukazuju na opadanje procenta preživelog F₁ potomstva, nakon primene imazetapira, sa povećanjem udaljenosti od izvora polena.

Mercer i sar. (2007) kao i Božić i sar. (2017) navode da je F₁ potomstvo (nastalo iz ukrštanja suncokreta tolerantnog na ALS inhibitore i divljeg/korovskog suncokreta) znatno boljeg biološkog potencijala i znatno manje osetljivosti na herbicide u odnosu na divlje, odnosno korovske roditelje. Suprotno navedenom, Snow i sar. (1998) ukazuju da su prve generacije dobijene iz ukrštanja osetljivih hibrida gajenog suncokreta i divljeg suncokreta uglavnom slabijeg fitnesa nego divlje biljke, čak i kada rastu u povoljnim uslovima. Ipak to ne predstavlja barijeru za dalju hibridizaciju sa drugim genotipovima i jačanje fitnesa i invazivnosti u narednim generacijama, posebno ako dođe do povratnog ukrštanja sa divljim roditeljem (Rieseberg i sar., 1999).

Generalno, u našim istraživanjima značajan procenat potomstva je preživio primenu herbicida, naročito kada je potencijalni donor tolerantnog AHAS gena bio tolerantni hibrid Rimi i to se može dovesti u vezu sa činjenicom da su hibridi suncokreta tolerantni na imidazolinone nosioci oba tipa tolerantnosti: tolerantnost na ciljanom mestu delovanja (target site) i tolerantnost izvan ciljanog mesta delovanja herbicida (non-target site tolerance) (Sala i sar., 2012a,b,c; Breccia i sar., 2012). Sama složenost ovog mehanizma tolerantnosti kod hibrida Rimi, kao i njegovog potomstva nakon hibridizacije omogućava značajno smanjenu osetljivosti, odnosno tolerantnost (rezistentnost) na herbicide iz grupe imidazolinona. Za ispoljavanje tolerantnosti izvan ciljanog mesta delovanja herbicida odgovoran je citohrom P450 pri čemu inhibicijom P450 monoooksigenaze dolazi do ispoljavanja visokog stepena tolerantnosti biljke na herbicide usled metabolizma herbicida (Yuan i sar., 2006; Kaspar i sar., 2011). Uticaj citohroma P450 na ispoljavanje tolerantnosti suncokreta *H. annuus* i vrste *H. tuberosus* (čičoke) na herbicide potvrdili su Leon i sar. (2008). Za razliku od Rimi hibrida, Sumo hibridi su homozigotni i njihova tolerantnost na herbicide ALS inhibitore je zasnovana samo na ciljanom mestu delovanja herbicida (target

site) (Sala i sar., 2012) što se može uzeti kao relevantan činilac niže stope preživljavanja potomstva dobijenog iz slobodne oplodnje nakon primene tribenuron-metila.

6.6. Molekularna analiza AHAS gena kod potomstva iz slobodne oplodnje

Hibridizacija je moguća kod biljaka različitih familija, životnih formi, različitog načina prenošenja polena, oplodnje itd. (Stewart i sar., 2003; Ellstrand, 2014). Transfer gena odgovornih za tolerantnost na herbicide je moguć posredstvom polena, semena i vegetativnih reproduktivnih organa (Arnaud i sar., 2003; Jenczewski i sar., 2003). Poseban problem predstavlja transfer gena sa hibrida tolerantnih na herbicide na divlje srodnike. Međutim, transfer gena nije uvek praćen sa visokom stopom uspešnosti, ali čak i u pojedinačnim slučajevima ova pojava zaslužuje pažnju.

Upotrebom kodominantnih markera se na brz i pouzdan način detektuju nosioci tolerantnosti kod suncokreta, a takođe skraćuje proces oplemenivanja i dobijanja tolerantnih hibrida suncokreta kroz proces marker asistiranu selekciju (MAS). Kombinacijom para prajmera For 5 i Rev 4 (Dimitrijević i sar., 2010) i oba restrikciona enzima Kpn2I i BcnI (Tabela 20) potvrđen je transfer gena kod F₁ potomstva (iz 2014. godine) dobijenog iz ukrštanja tolerantnog hibrida suncokreta Sumo 1 PR i korovskog suncokreta na udaljenosti 30 m od tolerantnog hibrida kao donora gena (Slika 15). Analizom pojedinačnih uzoraka iz prethodnog ukrštanja, jedan od deset uzoraka (10%) je bio tolerantan (Slika 18). Drugi slučaj kod koga je potvrđen transfer gena je bilo potomstvo iz 2013. godine (koje je preživelo primenu herbicida) nastalo ukrštanjem tolerantnog hibrida suncokreta Sumo 1PR i korovskog suncokreta na udaljenosti 120 m od tolerantnog hibrida kao donora gena (Slika 19). U zavisnosti od primenjenog restrikcionog enzima dobijeni su i različiti profili tolerantnog, odnosno osetljivog roditelja kao i za heterozigotno tolerantno potomstvo i osetljivo potomstvo. Na udaljenosti od 30 m, Marshall i sar. (2001) kao i Massinga i sar. (2003) potvrdili su transfer gena (2-3% i 0,3-5%) odgovornih za tolerantnost na herbicide ALS inhibitore.

Prva ispitivanja o transferu gena sa hibrida suncokreta na divlji suncokret praćenjem homozigotnog alela (6 Pgd-3-a), koji je karakterističan za hibridne biljke ali ne i za divlje, potvrdili su Arias i Rieseberg (1994). Isti autori su korišćenjem homozigotnog alela ustanovili transfer gena na udaljenostima od 3 m (27%), 200 m (15%), 400 m (5%) i 1000 m (2%). Upotrebom molekularnih markera za detekciju transfera gena sa gajenih biljaka na divlje srodnike (na različite udaljenosti) potvrđena je hibridizacija kod pirinča (Langevin i sar., 1990), rotkve (Klinger i sar., 1991) i tikve (Kirkpatrick i Wilson, 1988).

Witton i sar. (1997) su alele hibridnog suncokreta našli kod 42% biljaka divljeg suncokreta koje su bile na udaljenosti 3 m od hibrida, 10% biljaka na udaljenosti od 200 m i 4% na udaljenosti od 400 m. Takođe, prema Hvarleva i sar. (2009) transfer gena je najuspešniji na udaljenosti 3 m od izvora polena i iznosi oko 27%, pri čemu se sa povećanjem udaljenosti biljaka divljeg suncokreta od hibrida smanjuje frekventnost hibridnih alela kod potomstva. Slično ispitivanjima Arias i Rieseberg (1994), Ureta i sar. (2008) iznose podatak o transferu gena kod 7% biljaka pri čemu je najveći procenat (18%) bio na udaljenosti od 3 m od hibrida i dalje se značajno smanjivao sa povećanjem udaljenosti (100 m = 8%, 300 m = 4%, 500 m = 2%).

Međutim, prenošenje polena sa tolerantnih useva na srodne vrste ne zavisi samo od razdaljine, već i od veličine populacija iz kojih polen potiče, odnosno one u koju dospeva, ali i od gustine populacije, broja cvetova po biljci i pozicije divljih srodnika u odnosu na usev, uslova sredine i tipa vektora koji učestvuje u oprašivanju (Gotz i Ammer, 2000;

Hvarleva i sar., 2009; Lu i Yang, 2009). U vezi sa ovim Burke i sar. (2002) su potvrdili transfer gena između gajenog suncokreta i divljeg suncokreta od 10%, odnosno 33% u zavisnosti od lokaliteta. Takođe, u našim istraživanjima kod potomstva dobijenog iz ukrštanja OHSD, SSS i korovskog suncokreta sa tolerantnim hibridima reakcije na herbicide su bile različite u zavisnosti od godine, što znači da meteorološke prilike tokom sezone mogu uticati na transfer gena.

Kao u i prethodnim studijama Massinga i sar. (2003), Ureta i sar. (2008b), Gutierrez i sar. (2010), Pressotto i sar. (2012) i u našim istraživanjima potvrđen je transfer gena u relativno niskom procentu i na maloj udaljenosti (30 m) između tolerantnih hibrida i korovskog suncokreta. Nasuprot tome, kod potomstva SSS i OHSD iz slobodne oplodnje gde je potencijalno donor gena bio toleratni hibrid Sumo 1PR nije potvrđen transfer gena na osnovu molekularne analize. Dakle, molekularnom analizom potvrđen je transfer gena u dva slučaja, kod potomstva korovskog suncokreta na udaljenosti od 30 m i 120 m od tolerantnog hibrida Sumo 1PR. Nizak procenat potvrđenog transfera gena, jednim delom, može biti rezultat malog broja uzoraka na kojima je rađena molekularna analiza jer se po jednoj udaljenosti, tj. po jednoj biljci uzimalo samo 10 klijanaca. Takođe, oprašivači u vreme cvetanja suncokreta ne uspeavaju da opraše sve cvetove na jednoj glavici, što dodatno umanjuje mogućnost hibridizacije, odnosno transfera gena tolerantnosti na herbicide.

Rezultati iz poljskih ogleda koji se odnose na procenat biljaka koje su preživele primenu imazamoksa i tribenuron-metila se ne poklapaju u potpunosti sa molekularnim analizama. Naime, transfer gena je potvrđen samo u dva slučaja kod potomstva korovskog suncokreta, sa udaljenosti od 30 i 120 m od izvora polena (THSS), dok je procenat biljaka koje su preživele primenu herbicida u polju bio znatno veći. S druge strane, potomstvo OHSD, SSS i korovskog suncokreta iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena bio hibrid Rimi je u znatno većem procentu preživelo primenu imazamoksa. Takođe, Božić i sar. (2015) su dobili nizak procenat F₁ potomstva (iz ukrštanja tolerantnog hibrida suncokreta i korovskog suncokreta) koje je preživelo primenu herbicida (7,75%), pri čemu je 48,9% preživelih biljaka bilo heterozigotno, tj. kod njih je postojao transfer gena tolerantnosti.

Biljke koje prežive primenu herbicida, a molekularno se ne dokaže da je bilo transfera gena, mogu imati druge mehanizme da prežive delovanje herbicida kao što je detoksifikacija herbicida (metabolizam), izmenjeni načini apsorpcije i translokacije kao i mutacije na primarnom mestu delovanja herbicida. Pored potvrđenih mutacija na 197. i 205. kodonu (Bruniard i Milller, 2001; Kolkman i sar. 2004) javljaju se još i mutacija na 122. kodonu koja izaziva visoku tolerantnost na imidazolinone (Sala i sar., 2008), zatim na 574. kodonu koja obezbeđuje tolerantnost na 4 grupe herbicida (Sala i Bulos, 2012). Takođe, potvrđena je umerena tolerantnost na imidazolinone kao rezultat mutacije na 203. kodonu (Leon i sar., 2007).

Dakle, bez obzira na nizak nivo transfera gena, realno postoji rizik da i tako mali procenat biljaka tolerantnog potomstva korovskog suncokreta u narednim vegetacijama stvara značajne probleme kod suzbijanja ovog korova na oranicama. S obzirom da geni gajenog suncokreta mogu perzistirati dugi niz godina među divljim populacijama (Whitton i sar., 1997; Linder i sar., 1998) može doći do modifikacije populacija korovskog suncokreta u zavisnosti od njihovog fitnesa (Alexander i sar., 2001; Cummings i sar., 2002), a takođe usled selekcionog pritiska predatora, korovski suncokret može postati znatno invazivniji (Presotto i sar., 2016).

7. ZAKLJUČAK

Na osnovu višegodišnjih proučavanja rasprostranjenosti korovskog suncokreta *H. annuus* u Srbiji, fenotipske varijabilnosti (korovskog suncokreta, hibrida gajenog suncokreta, populacija *H. tuberosus*), reakcije potomstva (iz slobodne oplodnje tolerantnih hibrida suncokreta i srodnika) na imazamoks i tribenuron-metil, praćenja transfera gena odgovornog za tolerantnost useva suncokreta na ALS inhibitore došlo se do sledećih zaključaka:

- Na području intenzivne proizvodnje suncokreta u Srbiji evidentirano je 200 populacija korovskog suncokreta na manjim ili većim površinama (neobrađiva i obrađiva zemljišta). Na osnovu utvrđene brojnosti i GPS koordinata urađena je UTM karta rasprostranjenosti korovskog suncokreta u Srbiji.

- Gustina populacija korovskog suncokreta se kretala u rasponu od 0,75 (populacija Biteklije) do 10 biljaka/m² (populacije Kovačica i Pećinci).

- Najveće populacije su evidentirane na lokalitetima: Padinska Skela (15 ha, gustina populacije 5,33 biljke/m²), Zbeg (8 ha, 6,25 biljaka/m²) i Surčin- Galovica (5 ha, 4 biljke/m²).

- Korovski suncokret je dominantno bio prisutan na neobrađivim površinama, tj. ruderalnim staništima, duž puteva, kanala, oko dalekovoda, uvratina, međa, zaparloženih površina itd. Preko 50% evidentiranih populacija je zabeleženo i na obrađivim površinama (okopavine, strna žita).

- Do širenja korovskog suncokreta na području Srbije došlo je zbog: neodržavanja nepoljoprivrednih površina i rubova parcela, nepoštovanja plodoreda, upotrebe nečistog semenskog materijala, upotrebe nezgorelog stajnjaka, neadekvatnog i neefikasnog suzbijanja samoniklog useva i korovskog suncokreta na oranicama, odnosno loše poljoprivredne prakse i ljudske neodgovornosti.

- Ukupnom analizom 13 kvantitativnih i 12 kvalitativnih osobina fenotipske varijabilnosti kod 17 populacija korovskog suncokreta, 5 gajenih hibrida i 3 populacije čičoke (*H. tuberosus*) utvrđene su značajne razlike unutar i između proučavanih genotipova.

- Na osnovu većeg broja kvantitativnih parametara potvrđena je statistički značajna interpopulaciona varijabilnost korovskog suncokreta pri čemu su se od ostalih najviše razlikovale populacije: Stari Žednik (za sve parametre osim za broj glavica), Perlez (po visini, dužini lisne drške, broju jezičastih cvetova, broju i dužini brakteja) i Toponica- potok (po visini, prečniku stabla, dužini lista i broju glavica).

- Hibrid Rimi se u odnosu na ostale hibride suncokreta najviše razlikovao u pogledu dužine brakteja, prečnika stabla i prečnika glavica.

- Populacija čičoke iz Toponice u odnosu na ostale dve populacije se značajno razlikovala po visini biljaka, prečniku glavica, dužini lisnih drški i brakteja.

- Primenom HCA i Ward-ove metode svi genotipovi su na osnovu kvantitativnih osobina grupisani u tri klade. Prva, najstabilnija (100%) objedinjuje gajene hibride suncokreta među kojima se tolerantni hibrid Rimi značajno razlikuje od ostalih (Sumo 1PR tolerantni, osetljivi Sremac, dva Pioneer tolerantna hibrida). Druga klada srednje

stabilnosti (79,4%) objedinjuje korovski suncokret među kojima su populacije Dunavac i Požarevac- Tulba, kao i Toponica- Selište i Perlez bile najslabije, dok se populacija Stari Žednik najviše razlikovala u odnosu na sve proučavane populacije korovskog suncokreta. Treća klada srednje stabilnosti (83,8%) objedinila je populacije čičoke.

- Na osnovu kvalitativnih parametara kod populacija korovskog suncokreta ustanovljena je jaka intra- i interpopulaciona varijabilnost (Shannon-ov indeks diverziteta) pri čemu su najvarijabilniji parametri bili: prisustvo/odsustvo antocijana, postojanje centralne glavice, oblik lista ($H_i/H_{max} = 0,99$) i maljavost brakteja ($H_i/H_{max} = 0,98$), dok je varijabilnost kod ostalih genotipova za većinu parametara bila niska osim za površinu lista ($H_i/H_{max} = 0,99$) kod gajenih hibrida, odnosno obod lista kod čičoke ($H_i/H_{max} = 0,94$).

- Odsustvo centralne glavice većeg prečnika, prisustvo antocijana i crna boja diska glavice u visokom procentu su potvrđeni kod populacije Zbeg, a u nešto nižem procentu kod populacije Padinska Skela što indicira na njihovu bliskost sa pravim divljim suncokretom. Prisustvo centralne glavice i žuta boja diska glavice su potvrđeni kod populacija Stari Žednik, odnosno Perlez (u nešto nižem procentu) i to indicira na veću bliskost sa gajenim hibridnima suncokreta.

- Ključne osobine za razdvajanje svih proučavanih genotipova na morfološkom nivou su broj glavica [korovski suncokret = 37 (max. 59), gajeni hibridi = 1, čičoka = 33 (max 36)] i dužina brakteja (2,97; 6,53; 1,25 cm), a potom prečnik glavica (5,04; 18,26; 1,92 cm), prečnik stabla (2,50; 3,61; 1,62 cm), širina liske (18,15; 31,76; 10,38 cm), visina biljaka (212,30; 179,24; 218,00 cm), broj brakteja (40,26; 73,96; 42,07) i širina brakteja (1,13; 3,28; 0,33 cm).

- Procenat klijavosti potomstva se kretao 70-82% kod OHSD, 68-75% kod SSS i 16-48% kod korovskog suncokreta.

- Reakcije potomstva [dobijenog iz slobodne oplodnje tolerantnih hibrida Rimi (THSR) i Sumo 1PR (THSS) sa osetljivim hibridom Duško (OHSD), samoniklim biljkama hibrida Sremac (SSS) i korovskim suncokretom] na imazamoks i tribenuron-metil bile su različite u zavisnosti od genotipa i godine. Potomstvo, iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor tolerantnog gena bio hibrid Rimi, je u većem procentu preživelo primenu imazamoksa (30,5%) nego potomstvo, iz slobodne oplodnje sa Sumo 1PR hibridom, primenu tribenuron-metila (6%).

- Kod potomstva korovskog suncokreta i samoniklih biljka hibrida Sremac uočena je negativna korelacija između udaljenosti donora gena tolerantnosti i procenta preživelog potomstva.

- Primenom prajmera For 5 i Rev 4 i dva restrikciona enzima BcnI, Kpn2I potvrđena je heterozigotnost (svojevremeno za tolerantne genotipove suncokreta) kod analiziranog potomstva korovskog suncokreta dobijenog iz slobodne oplodnje gde je potencijalni donor gena bio tolerantnim hibrid Sumo 1PR. Gen tolerantnosti potvrđen je u jednom grupnom uzorku, tj. biljci korovskog suncokreta koja je bila udaljena 30 m od Sumo 1PR hibrida (ogled iz 2014. godine). Na pojedinačnim biljkama F_1 potomstva (THSS x korovski suncokret) utvrđena je heterozigotnost kod jedne od deset analiziranih biljaka.

- Od četiri odabrane biljke potomstva korovskog suncokreta iz 2013. godine, koje su preživele primenu tribenuron-metila, kod jedne biljke na udaljenosti 120 m od izvora polena (THSS) je potvrđena heterozigotnost.

Bez obzira na relativno nizak nivo transfera AHAS gena sa tolerantnih hibrida suncokreta na korovski suncokret, postoji opasnost od daljeg širenja ove invazivne korovske vrste na prostoru Srbije, pojave smanjene osetljivosti na herbicide ALS inhibitore i razvoja ukrštene rezistentnosti, zbog čega je potreban intenzivan rad na unapređenju i primeni integralnih mera zaštite u suzbijanju korovskog suncokreta.

8. LITERATURA

- Alexander, H. M., Cummings, C. L., Kahn, L., Snow, A. A. (2001): Seed size variation and predation of seeds produced by wild and crop wild sunflowers. *American Journal of Botany*, 88 (4): 623–627.
- Alexander, H. M., Emry, D. J., Pace, B. A., Kost, M. A., Sparks, K. A., Mercer, K. L. (2014): Roles of maternal effects and nuclear genetic composition change across the life cycle of crop-wild hybrids. *American Journal of Botany*, 101 (7): 1176–1188.
- Al-Khatib, K., Baumgartner, J. R., Currie, R. S. (1999): Survey of common sunflower (*Helianthus annuus*) resistance to ALS inhibiting herbicides in northeast Kansas. In the Proceedings of 21th Sunflower Research Workshop. National Sunflower Association, Bismark, N.D., pp. 210-215.
- Al-Khatib, K., Baumgartner, J. R., Petersen, D. E., Curie, R. S. (1998): Imazethapyr resistance in common sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Weed Science*, 46: 403-407.
- Amand, P. C. S., Skinner, D. Z., Peadar, R. N. (2000): Risk of alfalfa transgene dissemination and scale-dependent effects. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 101 (1-2): 107–114.
- Anderson, R. L. (2007): Crop sequence and no-till reduce seedling emergence of common sunflower (*Helianthus annuus*) in following years. *Weed Technology*, 21: 355-358.
- Andreasen, C., Litz, A. S., Streibig, J. C. (2006): Growth response of six weed species and spring barley (*Hordeum vulgare*) to increasing levels of nitrogen and phosphorus. *Weed Research*, 46: 503-512.
- Arias, D. M., Rieseberg, L. H. (1994): Gene flow between cultivated and wild sunflowers. *Theoretical and Applied Genetics*, 89: 655–660.
- Atlagic, J., Dozet, B., Skoric, D. (1993): Meiosis and pollen viability in *Helianthus tuberosus* L. and its hybrids with cultivated sunflower. *Plant Breeding*, 111: 318–324.
- Atlagic, J., Terzic, S. (2006): Cytogenetic study of hexaploid species *Helianthus tuberosus* and its F1 and BC1F1 hybrids with cultivated sunflower, *H. annuus*. *Genetika*, 38: 203-213.
- Atlagić, J., Terzić, S., Marjanović-Jeromela, A., Marinković, R. (2010): Značaj citogenetskih istraživanja u oplemenjivanju suncokreta i uljane repice. *Ratarstvo i povrtarstvo*, 47: 425-434.
- Baumgartner, J. R., Al-Khatib, K., Currie, R. S. (1999): Cross-Resistance of Imazethapyr-Resistant Sunflower (*Helianthus annuus*) to Selected Imidazolinone, Sulfonylurea, and Triazolopyrimidine Herbicides. *Weed Technology*, 13: 489–493.
- Beckie, H. J., Tardif, F. J. (2012): Herbicide cross resistance in weeds. *Crop Protection*, 35: 15–28.
- Bello, I. A., Owen, M. D. K., Hatterman-Valenti, H. M. (1995): Effect of Shade on Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) Growth, Seed Production, and Dormancy. *Weed Technology*, 9 (3): 452-455.
- Bervillé, A., Müller, M. H., Poinso, B., Serieys, H. (2005): Crop ferality and volunteerism: A threat to food security in the transgenic Era? In: J. Gressel (Ed.), *Ferality: Risks of gene flow between sunflower and other Helianthus species*. CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 209-230.

- Bozic, D., Pavlovic, D., Bregola, V., Di Loreto, A., Bosi, S., Vrbnicanin, S. (2015): Gene Flow from Herbicide-Resistant Sunflower Hybrids to Weedy Sunflower. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 122 (4): 183-188.
- Bozic, D., Vrbnicanin, S., Saric, Pavlovic, D., Ritz, C. (2011): Response of weedy sunflower (*Helianthus annuus* L.) populations to nicosulfuron. Resistance, Harpenden, UK, Abstract book, 97.
- Božić, D. (2005): Ispitivanje rezistentnosti biljaka na herbicide ALS inhibitore. Magistarska teza. Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, Beograd.
- Božić, D. (2011): Reakcije korovskih populacija i hibrida suncokreta prema herbicidima inhibitorima acetolaktat sintetaze. Doktorska disertacija, Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, Beograd.
- Božić, D., Stojićević, D., Saulić, M., Vrbničanin, S. (2014): Transfer gena odgovornih za tolerantnost na herbicide sa useva na divlje srodnike. *Acta herbologica*, 23 (1): 63-75.
- Božić, D., Sarić, M., Elezović, I., Vrbničanin, S. (2011): Reakcije populacija *Xanthium strumarium* L. i *Helianthus annuus* L. na nikosulfuron., *Acta herbologica*, 20 (1): 15-24.
- Božić, D., Sarić-Krsmanović, M., Matković, A., Vranješ, F., Jarić, S., Vrbničanin, S. (2019a): The response of weedy sunflower (*Helianthus annuus* L.) to nicosulfuron: an examination of vegetative parameters and acetolactate synthase activity. *Archive Biology Science, Belgrade*, 71 (2): 305-313.
- Božić, D., Saulić, M., Savić, A., Gibbings, G., Vrbničanin, S. (2019b): Potential gene flow from herbicide resistant to weedy sunflower. *Genetika*, 51 (1): 287-298.
- Božić, D., Vrbničanin, S., Barać, M., Sarić-Krsmanović, M. (2013): Aktivnost ALS enzima kod *Xanthium strumarium* L. i *Helianthus annuus* L. pod uticajem nikosulfurona. *Acta herbologica*, 22 (2): 79-89.
- Brayan, J. K. (1980): Synthesis of the apstrate family and branched-chain amino acids. In: Mifflin B. J. (Ed.), *Biochemistry of Plants*, Academic Press, New York.
- Breccia, G., Gil, M., Vega, T., Zorzoli, R., Picardi, L., Nestares, G. (2012): Effect of cytochrome P450s inhibitors on imidazolinone resistance in sunflower. In the *Proceedings of 18th Sunflower Conf.*, Mar del Plata-Balcarce, Argentina, pp. 507-512.
- Bruniard, J. M., Miller, J. F. (2001): Inheritance of imidazolinone-herbicide resistance in sunflower. *Helia*, 24 (35): 11-16.
- Burke, J., Tang, S., Knapp, S., Rieseberg, L. (2002): Genetic Analysis of Sunflower Domestication. *Genetics*, 161 (3): 1257-1267.
- Cagiotti, M. R., Ranfa, A., Romano, B. (1994): Sulla presenza di specie nuove e/o in espansione in aree antropiche di Perugia e del lago Trasimeno. *Giornale Botanico Italiano*, 128 (1): 204.
- Cantamutto, M. (2008): Agronomic study of two annual helianthus species naturalized in Argentina as potential sunflower crop genetic resource. Tesi doctoral. Departamento de Agronomía Universidad Nacional del Sur Bahía Blanca, Argentina.
- Casquero, M., A., Presotto, M., Cantamutto, M. (2013): A case study of intraspecific/interbiotype interference promoted by human activity. *Field Crop Resource*, 142: 95-101.

- Corbi, J., Baack, E. J., Dechaine, J. M., Seiler, G., Burke, J. M. (2017): Genome-wide analysis of allele frequency change in sunflower crop-wild hybrid populations evolving under natural conditions. *Molecular Ecology*, 27 (1): 233-247.
- Cummings, C. L., Alexander, H. M. (2002): Population ecology of wild sunflowers: effects of seed density and post-dispersal vertebrate seed predators. *Oecology*, 130: 274-280.
- Cvejić, S., Jocić, S., Malidža, G., Radeka, I., Jocković, M., Miklič, V., Stojanović, D. (2016): Novi hibridi suncokreta tolerantni na tribenuron-metil. *Selekcija i semenarstvo*, XXII (2): 61-68.
- Deines, S. R., Blinka, E. L., Regehr, D. L., Staggenborg, S. A. (2004): Common sunflower (*Helianthus annuus*) and shattercane (*Sorghum bicolor*) interference in corn. *Weed Science*, 52: 976-983.
- Demirci, M., Kaya, Y. (2009): Status of *Orobanche cernua* Loefl. and weeds in sunflower production in Turkey. *Helia*, 32 (51): 153-160.
- Dhima, K. V., Eleftherohorinos, I. G. (2001): Influence of nitrogen on competition between winter cereals and sterile oat. *Weed Science*, 49: 77-82.
- Diederichsen, A. (2010): Phenotypic diversity of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) germplasm preserved by the Canadian genebank. *Helia*, 33: 1-16.
- Dimitijević, A., Imerovski, I., Miladinović, D., Tančić, S., Dušanić, N., Jocić, S., Miklič, V. (2010): Use of SSR markers in identification isogenic lines in late generations of backcrossing. *Helia*, 53: 191-193.
- Dimitrijević, A., Cantamutto, M., Poverene, M., Stojićević, D., Božić, D., Vrbničanin, S., Imerovski, I., Miladinović, D. (2014): Agroecological characterization of the wild sunflower from three sunflower crop regions of South America and Europe. International Conference „Capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement“, Cambridge, England, UK. p. 86.
- Dinno, A. (2018): Paran: Horn's Test of Principal Components/Factors. R package version 1.5.2. <https://CRAN.R-project.org/package=paran>
- Dozet, B., Marinković, R., Vasić, D. and Marjanović, A., (1993): Genetic similarity of the Jerusalem artichoke populations (*Helianthus tuberosus* L.) collected in Montenegro. *Helia*, 16 (18): 41-48.
- Duggleby, R. G., McCourt, J. A., Guddat, L. W. (2008): Structure and Mechanism of Inhibition of Plant Acetohydroxyacid Synthase. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46: 309-324.
- Ellstrand, N. C. (2014). Is gene flow the most important evolutionary force in plants? *American Journal of Botany*, 101 (5): 737-753.
- FAOSTAT, (2018): Food and Agriculture Organization of the United Nations Statistics Division. [WWW document] URL <http://faostat.fao.org> [accessed 20 February 2020].
- Faure, N., Serieys, H., Berville, A. (2002): Potential gene flow from cultivated sunflower to volunteer, wild *Helianthus* species in Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 89: 183-190.
- Fick, G. N. (1989): Sunflower. In: Rbbelen, G., Downey, R. K., Ashri, A. (Eds.), *Oil Crops of the World*, McGraw-Hill, New York. pp. 301-318.
- Geier, P. W., Maddux, L. D., Moshier, L. J., Stahlman, P. W. (1996): Common sunflower (*Helianthus annuus*) interference in soybean (*Glycine max*). *Weed Technology*, 10: 317-321.

- Gotz, R., Ammer, F. (2000): Ergebnisse der Anwendung von Liberty in transgenem Winterraps in Thüringen. *Journal of Plant Diseases and Protection*, XVII: 397-401.
- Greenleaf, S. S., Kremen, C. (2006): Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. In the Proceedings of the National Academy of Sciences, 103: 13890-13895.
- Gutierrez, A., Carrera, A., Basualdo, J., Rodriguez, R., Cantamutto, M., Poverene, M. (2010): Gene flow between cultivated sunflower and *Helianthus petiolaris* (Asteraceae). *Euphytica*, 172: 67-76.
- Guttieri, M. J., Eberlein, C. V., Mallory-Smith, C. A., Thill, D. C., Hoffman, D. L. (1992): DNA sequence variation in Domain A of the acetolactate synthase genes of herbicide-resistant and -susceptible weed biotypes. *Weed Science*, 40: 670-676.
- Hauser, T. P. (2002): Frost sensitivity of hybrids between wild and cultivated carrots. *Conservative Genetics*, 3: 75-78.
- Heap, I. (2020): The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. <http://www.weedscience.org> (accessed January 10, 2020).
- Heiser, C. B. (1978): Taxonomy of *Helianthus* and origin of domesticated sunflower. In: Carter J. F. (Ed.), *Sunflower Science and Technology*, American Society of Agronomy, Madison, pp. 31-52.
- Hennig, C. (2018): fpc: Flexible Procedures for Clustering. R package version 2.1-11.1. <https://CRAN.R-project.org/package=fpc>
- Hernández, F., Lindström, L. I., Parodi, E., Poverene, M. and Presotto, A. (2017): The role of domestication and maternal effects on seed traits of crop-wild sunflower hybrids (*Helianthus annuus*). *Annals of Applied Biology*, 171 (2): 237-251.
- Holec, J., Soukup, J., Cerovska, M., Novakova, K. (2005): Common sunflower (*Helianthus annuus* var. *annuus*) – potential threat to coexistence of sunflower crops in Central Europe. In the Proceedings of 2th internal conference on co-existence between GM and non-GM based agricultural supply chains, Montpellier, France, pp. 271-272.
- Horn, J. L. (1965): A rationale and a test for the number of factors in factor analysis. *Psychometrika*, 30: 179-185.
- Hvarleva, T., Hristova, M., Bakalova, A., Hristov, M., Atanassov, I., Atanassov, A. (2009): CMS lines for evaluation of pollen flow in sunflower relevance for transgene flow mitigation. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 23: 1309-1315.
- Jenczewski, E., Ronfort, J., Chevre, A. M. (2003): Crop-to-wild gene flow, introgression and possible fitness effects of transgene. *Environmental Biosafety Research*, 2: 9-24.
- Jocić, S., Malidža, G., Cvejić, S., Hladni, N., Miklić, V., Škorić, D. (2011): Development of sunflower hybrids tolerant to tribenuron methyl. *Genetika*, 43 (1): 175-182.
- Jocić, S., Škorić, D., Malidža, G. (2004): Suncokret tolerantan na herbicide iz grupe imidazolinona. *Arhiv poljoprivrednih nauka*, 65 (229): 81-89.
- Jovičić, D., Nikolić, Z., Petrović, D., Ignjatov, M., Tački-Ajduković, K., Tatić, M. (2011): Uticaj abiotičkih faktora na klijanje i klijavost semena. *Zbornik referata sa 45. Savetovanja agronoma Srbije*.
- Kantar, M. B., Betts, K., Michno, J. M., Luby, J. J., Morrell, P. L., Hulk, B. S., Stupar, R. M., Wyse, D. L. (2014): Evaluating an interspecific *Helianthus annuus* × *Helianthus tuberosus* population for use in a perennial sunflower breeding program. *Field Crops Research*, 155: 254-264.
- Kaspar, T. C., Singer, J. W. (2011): The use of cover crops to manage soil. In: Hatfield, J. L., Sauer, T.J. (Eds.), *Soil Management: Building a Stable Base for Agriculture*. Am. Soc. Agron. Soil Sci. Soc. Am., Madison, WI, pp. 321-337.

- Kassambara, A., Mundt, F. (2017): Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.5. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kaundun, S. S., Dale, R. P., Bailly, G. C. (2012): Molecular basis of resistance to herbicide inhibiting-acetolactate synthase in two rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) populations from Australia. *Weed Science*, 60: 172-178.
- Kays, S. J., Nottingham, S. F. (2007): *Biology and Chemistry of Jerusalem Artichoke: Helianthus tuberosus* L. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Kholghi, M., Bernousi, I., Darvishzadeh, R., Pirzad A., Maleki, H. H. (2011): Collection, evaluation and classification of Iranian confectionary sunflower (*Helianthus annuus* L.) populations using multivariate statistical techniques. *African Journal of Biotechnology*, 10 (28): 5444-5451.
- Kidwell, K. K., Osborn, T. C. (1992): Simple plant DNA isolation procedures. *Plant Genomes: Methods for Genetic and Physical Mapping*, 1-13.
- Kirkpatrick, K. J., Wilson, H. D. (1988): Interspecific gene flow in *Cucurbita: C. texana* VS. *C. pepo*. *American Journal of Botany*, 75 (4): 519-527.
- Klinger, T., Elam, D. R., Ellstrand, N. C. (1991): Radish as a Model System for the Study of Engineered Gene Escape Rates Via Crop-Weed Mating. *Conservation Biology*, 5 (4): 531-535.
- Kolkman, J., Slabaugh, M., Bruniard, J., Berry, S., Bushman, B., Olungu, C., Maes, N., Abratti, G., Zambelli, A., Miller, J., Leon, A., Knapp, S. (2004): Acetohydroxyacid synthase mutations conferring resistance to imidazolinone or sulfonylurea herbicides in sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*, 109: 1147-1159.
- Kou, Y., Zeng, J., Liu, J., and Zhao, C. (2014): Germplasm diversity and differentiation of *Helianthus tuberosus* L. revealed by AFLP marker and phenotypic traits. *The Journal of Agricultural Science*, 152 (5): 779-789.
- Krämer, W., Schirmer, U. (Eds.) (2007): *Modern Crop Protection Compounds*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim.
- Leon, A. J., Morata, M. M., Olungu, C. (2007): Herbicide-Resistant Sunflower Plants with a Novel Mutation in the Gene Encoding the Large Subunit of Acetohydroxyacid Synthase, Isolated Polynucleotides, and Methods of Use. U.S. Patent US 2007/0118920 A1.
- Leskovšek, R., Eler, K., Batic, F., Simoncic, A. (2012): The influence of nitrogen, water and competition on the vegetative and reproductive growth of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Plant Ecology*, 213: 769-781.
- Lilleboe, D. (1997): Wild opportunity Sunflower. April/May: 8-9.
- Linder, C. R., Taha, I., Seiler, G. J., Snow, A. A., Rieseberg, L. H. (1998): Long-term introgression of crop genes into wild sunflower populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 96: 339-347.
- Lindquist, J. L., Mortensen, D. A. (1998): Tolerance and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) suppressive ability of two old and two modern corn (*Zea mays*) hybrids. *Weed Science*, 46: 569-574.
- Liu, J. G., Mahoney, K. J., Sikkema, P. H., Swanton, P. H. (2009): The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research*, 49 (2): 217-224.
- Malidza, G., Jovic, S., Skoric, D. (2003): Weed and broomrape (*Orobancha cernua*) control in Clearfield* sunflower. In the Proceedings of 7th EWRS Mediterranean Symposium, Adana, Turkey, pp. 51-52.

- Malidža, G., Jocić, S., Škorić, D., Obrović, B. (2004): Clearfield sistem proizvodnje suncokreta. Zbornik radova Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, 40: 279-290.
- Malidža, G., Jocić, S., Škorić, D., Obrović, B. (2006): Suzbijanje korova u suncokretu tolerantnom prema tribenuron-metil. Zbornik radova Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, 42: 323-331.
- Malidža, G., Vrbničani, S. (2015): Integrated weed management in field crops: sustainability and practical implementation. VII Congress on Plant Protection, „Integrated Plant Protection Knowledge - Based Step Towards Sustainable Agriculture, Forestry and Landscape Architecture“, Zlatibor, In the Proceedings, p. 33-43.
- Mallory-Smith, C. A., Thill, D. C., Dial, M. J. (1990): Identification of sulfonylurea herbicide-resistant prickly lettuce (*Lactuca serriola*). Weed Technology, 4: 163-168.
- Mandel, J. R., McAssey, E. V., Nambeesan, S., Garcia-Navarro, E., Burke, J. M. (2014): Molecular Evolution of Candidate Genes for Crop-Related Traits in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). PLoS ONE 9(6): e99620
- Marshall, M. W., Al-Khatib, K., Loughin, T. (2001): Gene flow, growth, and competitiveness of imazethapyr-resistant common sunflower. Weed Science, 49: 14-21.
- Masaki, E., Tsutomu, S., Tamaki, F., Shuichi, Y., Seiichi, T. (2013): Herbicide-Resistant Mutations in Acetolactate Synthase Can Reduce Feedback Inhibition and Lead to Accumulation of Branched-Chain Amino Acids. Food and Nutrition Sciences, 4 (5): 522-528.
- Massinga, R. A., Al-Khatib, K., Amand, P. S., Miller, J. F. (2003): Gene flow from imidazolinone-resistant domesticated sunflower to wild relatives. Weed Science, 51: 854-862.
- McElroy, J. S., Flessner, M. L., Wang, Z., Dane, F., Walker, R. H., Wehtje, G. R. (2013): A Trp574 to Leu amino acid substitution in the ALS gene of annual bluegrass (*Poa annua*) is associated with resistance to ALS-inhibiting herbicides. Weed Science, 61: 21-25.
- Mclachlan, S. M., Weise, S. F., Swanton, C. J., Tollenaar, M. (1993): Effect of corn induced shading on rate of leaf appearance in redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.). Weed Science, 41: 568-573.
- Mercer, K., Andow, D., Wyse, D., Shaw, R. (2007): Stress and domestication traits increase the relative fitness of crop-wild hybrids in sunflower. Ecology Letters, 10: 383 - 393.
- Mesbah, A., Miller, S., Koetz, P. (2004). Common sunflower (*Helianthus annuus*) and green foxtail (*Setaria viridis*) interference in dry bean. Weed Technology, 18: 902-907.
- Meyer, R. S., Purugganan, M. D. (2013): Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. Nature Reviews Genetics, 14: 840-85.
- Miklić, V., Balalić, I., Jocić, S., Marinković, R., Cvejić, S., Hladni, N., Miladinović, D. (2011): Produktivnost NS hibrida suncokreta u mikro-ogledima u Srbiji u 2010. godini. Ratarstvo i povrtarstvo, 48: 57-66.
- Miller, J. F., Al-Khatib, K. (2000): Development of herbicide resistant germplasm in sunflower. In the Proceedings of 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France, 37-41.
- Monotti, M., Bonciarelli, U. (1992): Infestation of wild *Helianthus annuus* in cultivated sunflower in Italy: Origin, spread and control. In the Proceedings of ANPP 15th

- Coloma Conference, Intl. Meeting on Weed control, Versailles, France, 2-4 December, pp. 701-707.
- Moody-Weis, J., Alexander, H. M. (2007): The mechanisms and consequences of seed bank formation in wild sunflowers (*Helianthus annuus*). *Journal of Ecology*, 95: 851-864.
- Muller, M. H., Delieux, F., Fernandez-Martinez, J. M., Garric, B., Lecomte, V., Anglade, G., Leflon, M., Motard, C., Segura, R. (2009): Occurrence, distribution and distinctive morphological traits of weedy *Helianthus annuus* L. populations in Spain and France. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56: 869-877.
- Muller, M. H., Latreille, M., Tollon, C. (2010): The origin and evolution of a recent agricultural weed: population genetic diversity of weedy populations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Spain and France. *Evolutionary Applications*, 4: 499-514.
- Nooryazdan, H., Serieys, H., Bacilieri, R., David, J., Berville, A. (2010): Structure of wild annual sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions based on agro-morphological traits. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57: 27-39.
- Novák, R., Dancza, I., Szentey, L., Karamán, J. (2009): Arable weeds of Hungary. Fifth National Weed Survey (2007-2008). Ministry of Agriculture and Rural Development, Hungary.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P., O'Hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H. (2018): vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olsen, K. M., Wendel, J. F. (2013): A bountiful harvest: genomic insights into crop domestication phenotypes. *Annual Review of Plant Biology*, 64: 47-70.
- Pace, B. A., Alexander, H. M., Emry, J. D., Mercer, K. L. (2014): Seed fates in crop-wild hybrid sunflower: crop allele and maternal effects. *Evolutionary Applications*, 8 (2): 121-132.
- Perez, E. E., Crapiste, G. H., Carelli, A. A. (2006): Some Physical and Morphological Properties of Wild Sunflower Seeds. *Biosystems Engineering*, 96 (1): 41-45.
- Pfenning, M., Tan, S., Pérez-Brea, J. (2012): Weed control in Clearfield-Plus sunflowers with superior herbicide solutions. In the Proceedings of XVIII Sunflower Conference, Mar del Plata-Balcarce, Argentina, pp. 535-538.
- Poverene, M., Cantamutto, M., Seiler, G. J. (2009): Ecological characterization of wild *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* germplasm in Argentina. *Plant Cambridge Resource*, 01: 42-49.
- Poverene, M. and Cantamutto, M. (2010): A comparative study of invasive *Helianthus annuus* populations in their natural habitats of Argentina and Spain. *Helia*, 33: 63-74.
- Powles, S. B., Yu, Q. (2010): Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61: 317-347.
- Pravilnik o listama štetnih organizama i listama bilja i biljnih proizvoda i propisanih objekata (Sl. glasnik R.Srbije br. 7/2010)
- Presotto, A., Poverene, M., Cantamutto, M. (2014): Seed dormancy and hybridization effect of the invasive species, *Helianthus annuus*. *Annals of Applied Biology*, 164: 373-383.
- Presotto, A., Fernández-Moroni, I., Poverene, M., Cantamutto, M. (2011): Sunflower crop-wild hybrids: Identification and risks. *Crop Protection*, 30: 611-616.

- Presotto, A., Pandolfo, C., Poverene, M., Cantamutto, M. (2016): Can achene selection in sunflower crop-wild hybrids by pre-dispersal seed predators hasten the return to phenotypically wild sunflowers? *Euphytica*, 208: 453-462.
- Presotto, A., Ureta, M. S., Cantamutto, M., Poverene, M. (2012): Effects of gene flow from IMI resistant sunflower crop to wild *Helianthus annuus* populations. *Ecosystems and Environment*, 146: 153-161.
- Preston, C., Mallory-Smith, C. A. (2001): Biochemical mechanisms, inheritance, and molecular genetics of herbicide resistance in weeds. In: S. B. Powles and D. L. Shaner (Eds.), *Herbicide Resistance and World Grains* CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 23-60.
- Purugganan, M. D., Fuller, D. Q. (2009): The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 457: 843-848.
- Putnam, D. H., Oplinger, E. S., Hicks, D. R., Durgan, B. R., Noetzel, D. M., Meronuck, R. A., Doll, J. D., Schulte, E. E. (1990): Sunflower. *Alternative Field Crops Manual A3532* University of Wisconsin Ext., pp.8.
- Putt, E. (1997): Early history of sunflower. In: Scheiter A. A. (Ed.), *Sunflower production and technology*. Madison, WI, USA: American Society Agronomy, 1-19.
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rađenović, B. (1978): Wild sunflower - *Helianthus annuus*-non-arables-venzeljr. B. New weed plant on the fields of Kosovo. *Fragmenta herbologica Jugoslavica*, 96: 23-28.
- Rajcan, I., Chandler, K. J., Swanton, C. J. (2004): Red-far-red ratio of reflected light: a hypothesis of why early-season weed control is important in corn. *Weed Science*, 52: 774-778.
- Rajcan, I., Swanton, C. J. (2001): Understanding maize-weed competition: resource competition, light quality and the whole plant, *Field Crops Research*, 71: 139-150.
- Reagon, M., Snow, A. (2006): Cultivated *Helianthus annuus* (*Asteraceae*) volunteers as a genetic "bridge" to weedy sunflower populations in North America. *American Journal of Botany*, 93 (1): 127-133.
- Renno, J. F., Winkler, T. (1996): Phenology and reproductive effort of cultivated and wild forms of *Pennisetum glaucum* under experimental conditions in the Sahel: Implications for the maintenance of polymorphism in the species. *Canadian Journal of Botany*, 74 (6): 959-964.
- Riar, D. S., Tehranchian, P., Norsworthy, J. K., Nandula, V., McElroy, S., Srivastava, V., Scott, R. C. (2015): Acetolactate Synthase-Inhibiting, Herbicide-Resistant Rice Flatsedge (*Cyperus iria*): Cross-Resistance and Molecular Mechanism of Resistance. *Weed Science*, 63 (04): 748-757.
- Ribeiro, A., Gouveia, M., Bessa, A., Ferreira, A., Magumisse, A. T., Manjate, M., Faria, T. (2010): Population Structure and Genetic Diversity of Wild *Helianthus* Species from Mozambique. *Russian Journal of Genetics*, 46 (8): 967-975.
- Riches, C. R., Valverde, B. E. (2002): Agricultural and Biological Diversity in Latin America: Implications for Development, Testing, and Commercialization of Herbicide-Resistant Crops. *Weed Technology*, 16 (1): 200-214.
- Roach, D. (1987): Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 209-235.
- Robles, E. R., Garcia, J. R. S., de la Cruz, R. S., del Bosque, L. A. R., Esquivel, V. E. (2002): Interference and control of wild sunflower (*Helianthus annuus* L.) in spring wheat

- (*Triticum aestivum* L.) in northeastern Mexico. *Cereal Research Communications*, 30 (3): 439-446.
- Rogers, H. J., Parkes, H. C. (1995): Transgenic plants and environment, review article. *Journal of Experimental Botany*, 46 (5): 467-488.
- Roumet, M., Cayre, A., Latreille, M., Muller, M. H. (2015): Quantifying temporal isolation: a modelling approach assessing the effect of flowering time differences on crop-to-weed pollen flow in sunflower. *Evolutionary Applications*, 8: 64-74.
- Ruttanaprasert, R., Jogloy, S., Vorasoot, N., Kesmala, T., Kanwar, R. S., Holbrook, C. C., Patanothai, A. (2016): Effects of water stress on total biomass, tuber yield, harvest index and water use efficiency in Jerusalem artichoke. *Agriculture Water Management*, 166: 130-138.
- Sala, C. A., Bulos, M., Echarte, A. M., Whitt, S. R., Ascenzi, R. (2008a) Development of CLHA-Plus: A novel herbicide tolerance trait in sunflower conferring superior imidazolinone tolerance and ease of breeding. In the Proceedings of XVII International Sunflower Conference, Cordoba, Espana, pp. 489-494.
- Sala, C. A., Bulos, M., Echarte, A. M. (2008b): Genetic analysis of an induced mutation conferring imidazolinone resistance in sunflower. *Crop Science*, 48: 1817-1822.
- Sala, C. A., Bulos, M., Echarte, A. M., Whitt, S., Ascenzi, R. (2008c): Molecular and biochemical characterization of an induced mutation conferring imidazolinone resistance in sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*, 108: 115-112.
- Sala, C. A., Bulos, M. (2012a): Inheritance and molecular characterization of broadrange tolerance to herbicides targeting acetohydroxyacid synthase in sunflower. *TAG*, 124: 355-364.
- Sala, C. A., Bulos, M., Altieri, E., Ramos, M. L. (2012c): Imisun tolerance is the result of the interaction between target and non-target tolerance mechanisms. In the Proceedings of 18th Sunflower Conference, Mar del Plata-Balcarce, Argentina, pp. 551-556.
- Salunkhe, D. K., Chavan, J. K., Adsule, R. N., Kadam, S. S. (1999): World oil seeds chemistry, Technology and Utilization. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Sauliuc, M., Stojicevic, D., Matkovic, A., Bozic, D., Vrbnicanin, S. (2013a): Weedy sunflower as invasive weed species. 4th ESENIAS Workshop: International Workshop on IAS in Agricultural and Non-Agricultural Areas in ESENIAS Region. Çanakkale, Turkey, Book of Abstracts, 45.
- Saulic, M., Stojicevic, D., Matkovic, A., Bozic, D., Vrbnicanin, S. (2013b): Population variability of weedy sunflower as invasive species. 4th ESENIAS Workshop: International Workshop on IAS in Agricultural and Non-Agricultural Areas in ESENIAS Region, Çanakkale, Turkey. Proceedings, Books of Abstracts, 69-86.
- Schweizer, E., Bridge, L. (1982): Sunflower (*Helianthus annuus*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) interference in sugarbeet (*Beta vulgaris*). *Weed Science*, 30: 514-519.
- Seiler, G. J. (1983): Effect of genotype, flowering date, and environment on oil content and oil quality of wild sunflower seed. *Crop Science*, 23: 1063-1068.
- Seiler, G. J., Gulya, T. J., Kong, G., Thompson, S., Mitchell, J. (2008): Collection of wild naturalized sunflowers from the land down under. In the Proceedings of 30th Sunflower Research Workshop, National Sunflower Association, Fargo, ND. Available from http://www.sunflowerownersna.com/uploads/research/317/Seiler_etal_DownUnder_08.pdf.
- Shaner, D. L., Anderson, P. C., Stidham, M. A. (1984): Imidazolinones: potent inhibitors of acetohydroxyacid synthase. *Plant Physiology*, 76: 545-546.

- Sibony, M., Rubin, B. (2003): Molecular basis for multiple resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides and atrazine in *Amarantus blitoides* (prostrate pigweed). *Planta*, 216: 1022-1027.
- Snow, A. A., Moran-Palma, P., Rieseberg, L. H., Wszelaki, A., Seiler, G. J. (1998): Fecundity, phenology, and seed dormancy of F1 wild-crop hybrids in sunflower (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *American Journal of Botany*, 85: 794-801.
- Soleri, D. (1993): Hopi crop diversity and change. *Journal Ethnobiology*, 13: 203-231.
- Song, Z. P., Lu, B. R., Wang, B., Chen, J. K. (2004): Fitness estimation through performance comparison of F1 hybrids with their parental species *Oryza rufipogon* and *O. sativa*. *Annals of Botany*, 93: 311-316.
- Stanković-Kalezić, R. (2007): Sinekološka i floristička studija ruderalne vegetacije na području Pančevačkog rita. Doktorska disertacija, Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, Beograd.
- Stanković-Kalezić, R., Kojić, M., Radivojević, Lj., Vrbničanin, S. (2007b): *Helianthus annuus* - a new important element of the ruderal and agrestal flora in Serbia's region of Southern Banat. *Helia*, 30: 37-40.
- Stanković-Kalezić, R., Radivojević, Lj., Janjić, V., Šantrić, Lj., Malidža, G. (2008): A new association of ruderal weeds at Pančevački rit in Serbia. *Helia*, 31 (49): 35-44.
- Stanković-Kalezić, R., Vrbničanin, S., Radivojević, Lj., Ivanović, M. (2007a): Adventivne invazivne korovske vrste ruderalnih i obradivih površina na području Pančevačkog rita. Zbornik rezimea XIII simpozijuma sa savetovanjem o zaštiti bilja, Zlatibor, 107-108.
- Stewart, C. N., Jr, Halfhill, M. D., Warwick, S. I. (2003): Transgene introgression from genetically modified crops to their wild relatives. *Nature Reviews Genetics*, 4: 806-817.
- Stojicevic, D., Saulic, M., Bozic, D., Dimitrijevic, A., Miladinovic, D., Vrbnicanin, S. (2014): Population Variability of Weedy Sunflower Based on Seed Morphological Traits. In the Proceedings of 4th International Symposium on Weeds and Invasive Plants. Montpellier, France, Book of Abstracts, 105.
- Stojićević, D., Petrović, I., Dimitrijević, A., Božić, D., Miladinović, D., Vrbničanin, S. (2016): Populaciona varijabilnost hibridnih formi divljeg suncokreta. X Kongres o korovima, Vrdnik, Srbija, Zbornik rezimea, 26.
- Stojićević, D., Ilić, A., Sekulić, T., Stupar, V., Božić, D., Vrbničanin, S. (2017): Distribution of weedy sunflower on territory of Republic of Serbia and potential risks for agriculture. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*, 21 (2): 132-137.
- Swift, M. J., Anderson, J. M. (2003): Biodiversity and ecosystem function in agricultural system in Shulze. In: Biodiversity and ecology function (Ed. Mooney, H.), Springer, Berlin, 15-42.
- Škorić, D., Vanzozi, G. P. (1984): Genetic resources in *Helianthus* genus. Internat Sympos. Sci. Biotechnol, Bari, Italy, pp. 37-73.
- Tan, S., Evans, R. R., Dahmer, M. L., Singh, B. K., Shaner, D. L. (2005): Imidazolinone-resistant crops: history, current status and future. *Pest Management Science*, 61: 246-257.
- Therneau, T., Atkinson, B. (2018): *Rpart*: Recursive Partitioning and Regression Trees. R package version 4.1-13. <https://CRAN.R-project.org/package=rpart>
- Tim priređivača (2018): Pesticidi u poljoprivredi i šumarstvu u Srbiji 2018. Osamnaesto, izmenjeno i dopunjeno izdanje. Društvo za zaštitu bilja Srbije, Beograd.

- Todorović, J., Komljenović, I. (2007): Uljarice (suncokret)-(ratarsko-povrtnarski priručnik)-dio sedmi. Grafomark, Laktaši, Republika Srpska.
- Tranel, P. J., Wright, T. R. (2002): Resistance of weeds to ALS inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Science*, 50: 700-712.
- Tranel, P. J., Wright, T. R., Heap, I. M. (2014): Mutations in Herbicide-resistant Weeds to ALS Inhibitors. Online. Available: <http://www.weedscience.com> [9 January 2020].
- Trifković, M., Saulić, M., Stojićević, D., Božić, D., Vrbničanin, S. (2013): Populaciona varijabilnost i generativna produkcija korovskog suncokreta (*Helianthus annuus* L.). XII Savetovanje o zaštiti bilja, Zbornik rezimea radova, 46.
- Ureta, M. S., Cantamutto, M., Carrera, A., Delucchi, C., Poverene, M. (2008a): Natural hybrids between cultivated and wild sunflowers (*Helianthus* spp.) in Argentina. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55: 1267-1277.
- Ureta, M. S., Carrera, A. D., Cantamutto, M. A., Poverene, M. M. (2008b): Gene flow among wild and cultivated sunflower, *Helianthus annuus* in Argentina. *Science Direct. Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123: 343-349.
- Vasić, D., Miladinović, J., Marjanović-Jeromela, A., Škorić, D. (2002): Variability between *Helianthus tuberosus* accessions collected in the USA and Montenegro. *Helia*, 25 (37): 79-84.
- Villiams, M., Boydston, R., Davis, A. (2006): Canopy variation among three sweet corn hybrida and implication for light competition. *Horticulture Science*, 41 (6): 1449-1454.
- Vischi, M., Cagiotti, M., Cenci, C., Seiler, G. J., Olivieri, A. M. (2006): Disperal of wild sunflower by seed and persistent basal stalks in some areas of Centarl Italy. *Helia*, 29 (45): 89-94.
- Vranceanu, A. V. (1977): *El Girasol*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España.
- Vrânceanu, A.V. (2000) Floarea-soarelui hibridă. Editura Ceres, București, 141-146
- Vrbnicanin, S., Bozic, D., Pavlovic, D., Saric-Krsmanovic, M., Stojicevic, D., Uludag, A. (2017): Fitness studies on invasive weedy sunflower populations from Serbia. *Romanian Biotechnological Letters*, 22 (2): 12464-12472.
- Vrbničanin, S., Stojićević, D., Božić, D., Saulić, S. (2014): Hibridna forma divljeg suncokreta *Helinathus annuus* L. *Biljni lekar*, 42 (4): 257-272.
- Vrbničanin, S., Božić, D. (2014): Biološke invazije: na primeru korovskih biljaka. *Acta herbologica*, 23 (2): 95-111.
- Vrbničanin, S., Božić, D. (2018): Transfer gena sa tolerantnih useva na divlje srodnike: put ka stvaranju rezistentnih korova na herbicide. Zbronic radova sa skupa "Rezistentni korovi i tolerantni usevi na herbicide: stanje i perspektive, Herbološko društvo Srbije, Novi Sad, 35-44.
- Vrbničanin, S., Božić, D., Pavlović, D. (2017): Gene Flow from Herbicide-Resistant Crops to Wild Relatives. In: Pacanoski, Z. (Ed.), *Herbicide Resistance in Crops and Weeds*, InTech, 37-63.
- Vrbničanin, S., Božić, D., Pavlović, D., Sarić, M. (2010): Fitness of the population of invasive volunteer sunflower. 2nd International Workshop on Invasive Plants in the Medeterranean Type Regions of the World, Trabzon- Turkey, Abstract book, pp. 85.
- Vrbničanin, S., Karadžić, B., Dajić Stevanović, Z. (2004): Adventivne i invazivne korovske vrste na području Srbije. *Acta herbologica*, 13 (1): 1-13.

- Vrbničanin, S., Sarić, M., Pavlović, D., Božić, D. (2012): Effect of nicosulfuron on weedy sunflower (*Helianthus annuus* L.). Abstract of Science 1st International Symposium of Iğdir, Iğdir, Turkey, p. 22.
- Vrbničanin, S., Stojićević, D. (2015): Hibridne forme divljeg suncokreta *Helianthus annuus* L.: stanje i rizici u Srbiji. XIII Savetovanje o zaštiti bilja, Zlatibor, Zbornik rezimea radova, pp. 13-14.
- Weiss, A. N., Primer, S. B., Pace, B. A., Mercer, K. L. (2013): Maternal effects and embryo genetics: germination and dormancy of crop-wild sunflower hybrids. *Seed Science Research*, 23: 241-255.
- Weston, B., McNevine, G., Clarson, D. (2012a): Clearfield® Plus Technology in Sunflowers. In the Proceedings of 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata-Balcarce, Argentina, p. 149-154.
- Weston, B., McNevine, G., Clarson, D. (2012b): Yield and oil improvements in Clearfield plus sunflowers. In the Proceedings of 18th Sunflower Conference, Mar del Plata-Balcarce, Argentina, p. 557-562.
- Whitton, D., Wolf, E., Arias, D. M., Snow, A. A., Rieseberg, L. H. (1997): The persistence of cultivar alleles in wild populations of sunflowers five generations after hybridization. *Theoretical and Applied Genetics*, 95: 33-40.
- Wickham, H. (2016): *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Yu, Q., Powles, S. (2014): Metabolism-based herbicide resistance and cross-resistance in crop weeds: a threat to herbicide sustainability and global crop production. *Plant Physiology*, 166: 1106-1118.

Biografija kandidata

Darko Stojićević, rođen je u Požarevcu 16.12.1987. godine. Osnovnu školu završio je u Toponici, opština Malo Crniće, nakon čega upisuje srednju Poljoprivrednu školu „Sonja Marinković“ u Požarevcu, smer Poljoprivredni tehničar.

Osnovne akademske studije upisuje 2006. godine na Poljoprivrednom fakultetu Univerziteta u Beogradu, na Odseku zaštita bilja i prehrambenih proizvoda. Osnovne akademske studije završava 27.01.2011. godine odbranom diplomskog rada pod nazivom „Ispitivanje efikasnosti preparata SEDEF a.m. fenoksaprop-p-etil“ sa prosečnom ocenom 9,16.

Iste godine, kandidat upisuje doktorske akademske studije na matičnom fakultetu u okviru Katedre za pesticide, grupe za Herbologiju. Od marta 2012. godine kandidat postaje stipendista Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja nakon čega biva uključen u nastavni program grupe za Herbologiju.

Od 01.12.2014. godine Darko Stojićević zasniva radni odnos u Visokoj tehničkoj školi strukovnih studija u Požarevcu, na mesto asistenta za studijske programe Zaštita bilja i Zaštita životne sredine.

Izjava o autorstvu

Ime i prezime autora _____

Broj indeksa _____

Izjavljujem

da je doktorska disertacija pod nazivom:

HIBRIDNE FORME DIVLJEG SUNCOKRETA *HELIANTHUS ANNUUS* L.:
RASPROSTRANJENOST, VARIJABILNOST I REAKCIJA NA HERBICIDE ALS
INHIBITORE

- rezultat sopstvenog istraživačkog rada
- da disertacija u celini ni u delovima nije predložena za sticanje druge diplome prema studijskim programima drugih visokoškolskih ustanova
- da su rezultati korektno navedeni i
- da nisam kršio autorska prava i koristio intelektualnu svojinu drugih lica

U Beogradu,

Potpis autora

Izjava o istovetnosti štampane i elektronske verzije doktorskog rada

Ime i prezime autora: Darko Stojićević

Broj indexa: FM 11/09

Studijski program: Poljoprivredne nauke, modul: Fitomedicina

Naslov rada: Hibridne forme divljeg suncokreta *Helianthus annuus* L.: rasprostranjenost, varijabilnost i reakcija na herbicide als inhibitore

Mentor: dr Sava Vrbničanin, redovni profesor

Potpisan: Darko Stojićević

Izjavljujem da je štampana verzija mog doktorskog rada istovetna elektronskoj verziji koju sam predao za objavljivanje na portalu **Digitalnog repozitorijuma Univerziteta u Beogradu**. Dozvoljavam da se objave moji lični podaci vezani za dobijanje akademskog zvanja doktora nauka, kao što su ime i prezime, godina i mesto rođenja i datum odbrane rada. Ovi lični podaci mogu se objaviti na mrežnim stranicama digitalne biblioteke, u elektronskom katalogu i u publikacijama Univerziteta u Beogradu.

U Beogradu,

Potpis autora

Izjava o korišćenju

Ovlašćujem Univerzitetsku biblioteku „Svetozar Marković“ da u Digitalni repozitorijum Univerziteta u Beogradu unese moju doktorsku disertaciju pod naslovom:

Hibridne forme divljeg suncokreta *Helianthus annuus* L.: rasprostranjenost, varijabilnost i reakcija na herbicide als inhibitore

koja je moje autorsko delo.

Disertaciju sa svim priložima predao sam u elektronskom formatu pogodnom za trajno arhiviranje.

Moju doktorsku disertaciju pohranjenu u Digitalni repozitorijum Univerziteta u Beogradu mogu da koriste svi koji poštuju odredbe sadržane u odabranom tipu licence Kreativne zajednice (Creative Commons) za koju sam se odlučio.

1. Autorstvo
2. Autorstvo - nekomercijalno
- 3. Autorstvo - nekomercijalno - bez prerade**
4. Autorstvo - nekomercijalno - deliti pod istim uslovima
5. Autorstvo - bez prerade
6. Autorstvo - deliti pod istim uslovima

U Beogradu,

Potpis autora

1. Autorstvo - Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence, čak i u komercijalne svrhe. Ovo je najslobodnija od svih licenci.

2. Autorstvo - nekomercijalno. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence. Ova licenca ne dozvoljava komercijalnu upotrebu dela.

3. Autorstvo - nekomercijalno - bez prerade. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, bez promena, preoblikovanja ili upotrebe dela u svom delu, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence. Ova licenca ne dozvoljava komercijalnu upotrebu dela. U odnosu na sve ostale licence, ovom licencom se ograničava najveći obim prava korišćenja dela.

4. Autorstvo - nekomercijalno - deliti pod istim uslovima. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence i ako se prerada distribuira pod istom ili sličnom licencom. Ova licenca ne dozvoljava komercijalnu upotrebu dela i prerada.

5. Autorstvo - bez prerade. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, bez promena, preoblikovanja ili upotrebe dela u svom delu, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence. Ova licenca dozvoljava komercijalnu upotrebu dela.

6. Autorstvo - deliti pod istim uslovima. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence i ako se prerada distribuira pod istom ili sličnom licencom. Ova licenca dozvoljava komercijalnu upotrebu dela i prerada. Slična je softverskim licencama, odnosno licencama otvorenog koda.