

INTEGRISAN PRISTUP U POBOLJŠANJU TOLERANTNOSTI KUKURUZA NA SUŠU

Violeta Anđelković^{1*}, Dragana Ignjatović Mičić¹, Jelena Vančetović,¹
Milosav Babić

Izvod

Suša je jedan od najznačajnijih abiotičkih faktora koji ograničava biljnu proizvodnju širom sveta. Projekcije klimatskih promena povećavaju potrebu za boljom adaptacijom useva i oplemenjivanjem na poboljšanu tolerantnost prema suši. Kukuruz je jedan od najosetljivijih useva na sušu, uprkos činjenici da je C₄ biljka, sa visokom brzinom fotosinteze i relativno niskom brzinom transpiracije. U Srbiji, suša značajno utiče na smanjenje prinosa zrna kod kukuruza, posebno u poslednjoj deceniji. Zbog toga je glavni zadatak oplemenjivača stvaranje kukuruza tolerantnog na sušu koji će se uspešno nositi sa negativnim posledicama globalnog zagrevanja. Dalje poboljšanje tolerantnosti na sušu kod kukuruza je postalo vrlo ograničeno metodama konvencionalnog oplemenjivanja. Interdisciplinarnim pristupom se pokušava bolje proučiti i raščlaniti mehanizam tolerantnosti na sušu, ali je uspeh dosta limitiran. Od moderne genomike i genetike, zajedno sa dostignućima u fenotipskoj oceni, kao i saznanjima iz fiziologije i oplemenjivanja se očekuje da otkriju gene i procese koji su uključeni u tolerantnost na sušu.

Ključne reči: klimatske promene, prinos, toplotni stres, vodni stres, *Zea mays* L.

¹ Originalni naučni rad (Original scientific paper)

Anđelković V., Ignjatović Micić D., Vančetović J., Babić M., Institut za kukuruz „Zemun Polje“, Slobodana Bajića 1, 11185 Beograd.

*avioleta@mrizp.rs

Uvod

Ukupna proizvodnja kukuruza u svetu, u 2011. godini, iznosila je 864 107 000 MT, pri čemu se Srbija nalazila na 15-om mestu sa proizvodnjom od 6 267 000 MT (FAS/USDA, 2012).

Postoje predviđanja da će se brojnost ljudske populacije do 2050. godine povećati na preko 9 milijardi. Prema procenama, do 2020. godine potrebe za kukuruzom u zemljama u razvoju dostići će više od 500 miliona tona, tako da će kukuruz postati najznačajnija žitarica, ispred pšenice i pirinča (Rosegrant et al., 2008). Ovakav trend biće posledica povećanja upotrebe kukuruza za ishranu životinja (naročito u istočnoj i jugoistočnoj Aziji), dok će u razvijenim zemljama povećana potražnja za kukuruzom biti pretežno za industrijske potrebe.

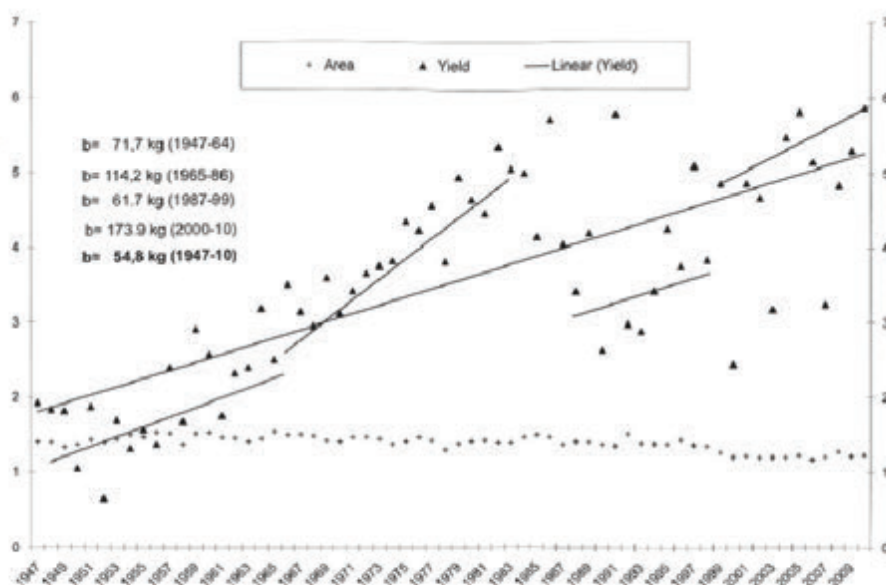
Projekcije klimatskih promena ukazuju na smanjenje proizvodnje hrane i ekonomski razvoj regiona u kojima se proizvodi kukuruz širom sveta. Stvaranje genotipova kukuruza koji će zadovoljiti potrebe budućih generacija u skladu s klimatskim promenama i porastom ljudske populacije je jedan od najznačajnijih zadataka oplemenjivača (Easterling et al., 2007). Dosadašnji doprinos oplemenjivanja povećanju prinosa kukuruza procenjen

je upoređivanjem prinosa zrna hibrida i slobodno oprašujućih sorti iz različitih perioda gajenja (Tollenaar and Lee, 2006). Utvrđeno je da je prinos kukuruza u SAD povećavan 100 kg ha^{-1} ili 2% godišnje u periodu od 1930. god (kada je gajenje hibridnog kukuruza već bilo široko rasprostranjeno) do početka XXI veka. Procene su da oko 75% povećanja prinosa predstavlja doprinos genetike, a da je ostalih 25% rezultat primenjenih agrotehničkih mera. Linearno povećanje prinosa kukuruza tokom poslednjih 70 godina, ukazuje da je konvencionalno oplemenjivanje doprinelo poboljšanju performansi kukuruza u različitim agroekološkim uslovima, uključujući i sušne lokalitete (Duvick, 2005). Ostvareno povećanje prinosa je rezultat oplemenjivanja u pravcu uspravnih listova (omogućava gajenje u većim gustinama), smanjenja veličine metlice i broja dana između svilanja i metličenja (*anthesis silking interval, ASI*), kao i nižeg sadržaja proteina u znu. Retrospektiva gajenja hibrida je pokazala i na značajno povećanje gustine gajenja, što bi moglo biti rezultat: 1. većeg genetičkog potencijala za prinos kod novijih hibrida; 2. povećanja sposobnosti novijih hibrida da tolerišu manju raspoloživost hranljivih materija u zemljištu i 3. veće opšte tolerantnosti na stres kod novijih hibrida (Tollenaar and

Lee, 2006). Svi ovi činioci su doprineli povećanju prinosa i poboljšanju njegove stabilnosti u manje povoljnim uslovima gajenja, ali se ne može očekivati da bi oplemenjivanje na ista svojstva i u istom pravcu obezbedilo

dalje povećanje prinosa kod kukuruza (Duvick, 2005).

Sličan trend povećanja prinosa od 54 kg/ha/godini je evidentiran i tokom perioda od 60 godina gajenja hibridnog kukuruza u Srbiji (Grafikon 1, Babić i sar., 2011).



Grafikon 1. Prosečni prinosi zrna kukuruza ($t\ ha^{-1}$) i površine pod kukuruzom (ha) u Srbiji, 1947-2010

Graph 1. Average maize grain yield ($t\ ha^{-1}$) and area under maize (ha) in Serbia, 1947-2010.

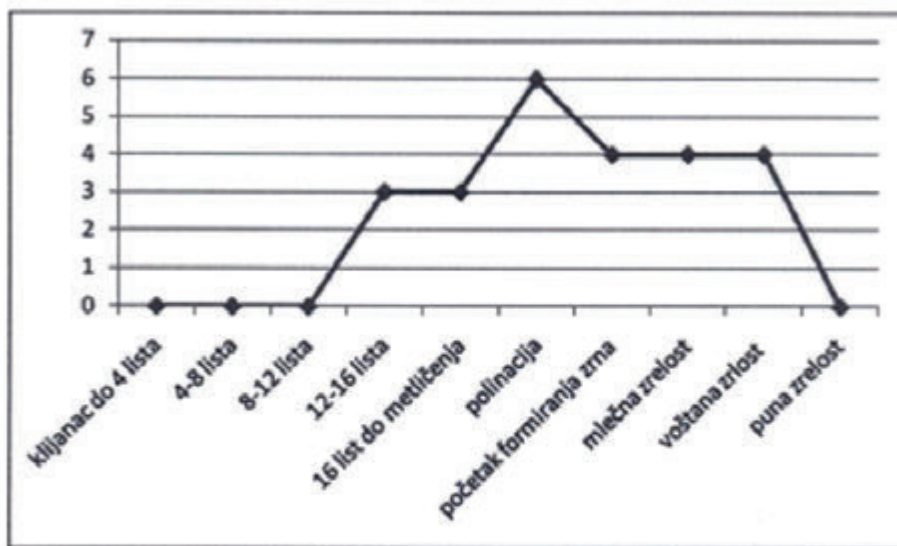
Suša kod kukuruza

Biljka kukuruza zahteva odgovarajuću količinu vode u svim fazama razvića da bi ostvarila

optimalnu produktivnost. Ali, kao i kod ostalih žitarica postoje kritični periodi tokom rasta biljke kada nedostatak vode u zemljištu značajnije utiče na

konačan prinos zrna (Grafikon 2). Razvoj biljke kukuruza se odvija kroz dve glavne faze: vegetativnu i reproduktivnu. Vegetativna faza počinje sa pojavom klijanaca i traje do metličanja, dok reproduktivna faza počinje u vreme svilanja i polinacije i traje do faze nalivanja zrna i pune zrelosti. Osetljivost kukuruza prema suši je velika zbog velikih potreba za vodom za procese izduživanje i rasta ćelija, kao i nemogućnosti biljke da odloži vegetativni porast. Smanjenje prinosa kao posledica suše zavisi od faze razvića u kojoj se biljka nalazi, kao i jačine samog stresa.

Suša od faze nicanja do faze cvetanja: Ako se jaka suša javi i uništi usev u vreme nicanja, proizvođači mogu ponovo zasejati kukuruz kraće vegetacije ili neku drugu biljnu vrstu, što, nažalost, povećava njihove troškove, ali ipak omogućava rod. Istraživanja u kojima je proučavan efekat suše u ovoj fazi porasta nisu brojna; rekurentna selekcija sa klijancima izloženim suši u polju dovela je do veoma malog povećanja broja preživelih biljaka u uslovima vodnog deficita u kasnijim fazama razvića (Bänziger et al., 1997). Istraživanja efekta suše pre same faze cvetanja ukazuju da dolazi



Grafikon 2. Prosečan gubitak prinosa zrna po danu vodnog stresa (%), www.aqriqold.com)

Graph 2. Average yield loss per day of moisture stress (%), www.aqriqold.com)

do značajnog smanjenja visine biljke, površine lista po biljci i prinosa zrna, ali i do neznatnog povećanja žetvenog indeksa (Moser et al., 2006). Pri tom dolazi i do smanjenje broja redova zrna, odnosno do smanjenja ukupnog broja zrna po biljci. Međutim, genotipovi kukuruza koji pokazuju tolerantnost na sušu u fazi pre cvetanja, nisu uvek tolerantni i na sušu koja se javlja tokom same faze cvetanja, koja je najkritičnija za ostvarivanje stabilnog prinosa zrna kod kukuruza.

Suša u fazi cvetanja: Nedostatak padavina kasnije u toku vegetacije kukuruza, kada presejavanje više nije moguće, može dovesti do potpunog gubitka prinosa, s obzirom na to da je prinos zrna manji dva do tri puta ako se suša javi u fazi cvetanja, u poređenju sa pojavom ovog stresa u ostalim fazama rasta (Grant et al., 1989). Suša u vreme cvetanja i polinacije odlaže svilanje, smanjuje dužinu svile i inhibira razvoj embriona posle polinacije. Osetljivost kukuruza na sušu u ovoj fazi se pripisuje fizičkoj razdvojenosti muških i ženskih cvetova na biljci, a vodni i/ili toplotni stres utiče na sinhronizovanost razvoja polena i pojavu svile: suša odlaže pojavu svile, ali nema veliki uticaj na formiranje polena (Dupuis and Dumas, 1990). Usporen porast svile utiče na povećanje broja dana između metličanja i svilanja (ASI-ja

anthesis silking interval), značajnog sekundarnog svojstva koje se veoma lako može evidentirati u polju. Biljke sa velikim ASI-jem u uslovima suše su najčešće jalove ili imaju po nekoliko zrna po klipju. Jaka korelacija ASI-ja i prinosa zrna u uslovima jake suše, evidentirana je u brojnim radovima sa različitom germplazmom kukuruza (Bolaños and Edmeades, 1996; Monneveux et al., 2006) i potvrđuje presudan značaj cvetanja na formiranje stabilnog prinosa u uslovima stresa. Ako je suša toliko jaka da izaziva jalovost biljke, ASI je u jakoj korelaciji i sa brojem klipova po biljci (Edmeades et al., 2000). Značaj ASI-ja je i u tome što, evidentiran tokom cvetanja, omogućava procenu konačnog prinosa zrna dva do tri meseca pre same berbe (Araus et al., 2012).

Suša u fazi nalivanja zrna: Najveća redukcija prinosa usled suše javlja se u periodu oko dve nedelje pre i dve nedelje posle svilanja. Krajnji prinos kukuruza zavisi od broja zrna i od veličine zrna. U stadijumu mlečne zlelosti, a to je 18-22 dana nakon svilanja suša još uvek može da utiče na smanjenje prinosa utičući i na broj i na veličinu zrna. Produžavanjem vodnog stresa i u fazi nalivanja zrna povećava se sušenje lista, skraćuje period nalivanja zrna, povećava poleganje biljaka i smanjuje težina zrna. Novoformirana

zrna su najosetljivija dve nedelje posle polinacije, naročito ona koja se nalaze blizu vrha klipa, koja su poslednja oplođena i verovatno sa manjim vigorom od ostalih. Kada zrno dodje u fazu voštane zrelosti, do daljeg gubitka prinosa dolazi uglavnom usled smanjene akumulacije suve mase zrna (Lauer, 2003).

Tolerantnost na sušu je složeno kvantitativno svojstvo kontrolisano većim brojem gena i sa različitim ispoljavanjem u zavisnosti od fenološke faze razvića biljke (Fleury et al., 2010). Za proučavanje kompleksnosti odgovora biljke na stres suše, neophodno je poznavanje fiziološke i genetičke osnove tog odgovora. Nedovoljno poznavanje molekularnih mehanizama značajnih za stabilnost prinosa umanjuje i primenu kako konvencionalnog oplemenjivanja, tako i molekularne genetike u povećanju tolerantnosti na sušu kod gajenih biljaka (Sinclair, 2011).

Toplotni stres

Toplotni stres se može definisati kao porast temperature iznad optimalnog nivoa, koji rezultira nepovratnim oštećenjima u rastu i razvoju biljke. Različita biljna tkiva i organi, kao i različite faze razvoja biljke različito reaguju na toplotni stres, u zavisnosti od osetljivosti dominantnog

metaboličkog procesa koji je aktivan u vreme stresa (Larkindale et al., 2005). Procenjuje se da će temperature tokom vegetacione sezone krajem XXI veka značajno premašiti najekstremnije temperature zabeležene u prošlom veku (Battisti and Naylor, 2009). Povećanje temperature od 2°C izaziva veće smanjenje prinosa nego nedostatak padavina od 20% (Lobell and Burke, 2010), odnosno svaki stepen preko 30°C izaziva smanjenje prinosa od 1% u optimalnim i 1,7% u sušnim uslovima (Lobell et al., 2011).

Međutim, relativno je mali broj istraživanja izdvojenog efekta toplotnog stresa na prinos kukuruza, u odnosu na ostale abiotičke stresne faktore (Paulsen, 1994). Granična temperatura kod koje dolazi do oštećenja kukuruza je značajno niža u reproduktivnim u odnosu na druge organe (Stone, 2001). Visoke temperature tokom reproduktivne faze utiču na smanjenje prinosa prvenstveno zbog smanjenja broja i težine zrna. Produkcija i/ili vitalnost polena su najodgovorniji za smanjenu oplodnju kod kukuruza u uslovima visokih temperatura, pri čemu i sam položaj i izloženost metlice ekstremnim temperaturama i suvom vazduhu doprinose većim oštećenjima. Suša i visoka temperatura mogu dovesti i do desikacije svile, izazivajući slabo klijanje polena i porast polenove cevi,

što takođe može smanjiti broj zrna. Visoke temperature tokom ranih faza razvoja zrna imaju presudan uticaj na finalnu masu zrna zbog redukcije u broju i/ili veličini ćelija endosperma. U ovoj fazi, toplotni stres utiče na deobu ćelije, metabolizam šećera, biosintezu skroba, smanjujući tako i akumulaciju suve materije u zrnu (Commuri and Jones, 2001; Monjardino et al., 2005). Težina zrna kod kukuruza je proizvod brzine i dužine trajanja procesa nalivanja zrna, koji traje oko 35 dana i predstavlja najduži fiziološki proces u toku reproduktivne faze, te je i najpodložniji negativnom efektu visokih temperatura. Međutim, kada se brzina i dužina nalivanja zrna obračunava po akumuliranoj toplotnoj jedinici, najveće smanjenje je u brzini nalivanja zrna (Wilhelm et al., 1999). Toplotni stres nije povezan sa smanjenjem snabdevanja zrna kukuruza ugljenikom, već sa promenama u njegovom rasporedu i iskorišćavanju, odnosno ne utiče na usvajanje šećera od strane zrna, već na njihovu konverziju u skladišne metabolite. Istraživanja kod kukuruza za specifičnu tolerantnost na visoku temperaturu uglavnom su fokusirana na biohemijske i molekularne odgovore, koji nastaju primenom toplotnog stresa, kao pojedinačnog, brzog stresa (šok tretman) u *in vitro*

uslovima. Takođe nisu evidentirana ni poređenja brzog toplotnog stresa (*in vitro*) i progresivnog stresa koji se uglavnom dešava u poljskim uslovima. Efekat toplotnog stresa na prinos zrna kukuruza, nikako ne treba zanemariti, niti posmatrati odvojeno od efekta vodnog stresa, s obzirom na to da se oni uglavnom javljaju istovremeno.

Fiziološki aspekt suše

Kombinacija efekta vodnog i toplotnog stresa utiče na fotosintezu tokom dana i povećava temperaturu biljke uveče, što za posledicu ima povećanje fotorespiracije i smanjenje produktivnosti, tj. prinosa biljke. Zbog značajne korelacije pristupačne vlage i uspešnosti polinacije i ranog razvoja zrna, pojava suše u vreme polinacije izaziva najveće smanjenje prinosa kukuruza. S druge strane i stres usled suše tokom nalivanja zrna utiče na smanjenje prinosa, prvenstveno preko smanjenja veličine zrna, ali su ti gubici znatno manji u odnosu na štete od suše u vreme polinacije. Tada dolazi do smanjenja brzine fotosinteze i protoka asimilata ispod nivoa neophodnog za formiranje i rast zrna (Tollenaar et al., 1992).

Smanjenje fotosinteze može biti zbog smanjenja apsorpcije svetlosti, zbog smanjene razvijenosti ili uvijenosti lista, zbog smanjenja zelene

lisne površine, kao i zbog redukovane fiksacije ugljenika po jedinici lisne površine usled zatvorenosti stoma (Bruce et al., 2002). Ometanje i prestanak protoka asimilata sprečava razvoj zrna. Prekid usled suše, izaziva smanjenje aktivnosti ključnih enzima u metabolizmu ugljenika (Zinselmeier et al., 1999). Kao reakcija biljke na stres dehidratacije, javlja se i akumulacija različitih šećera, prolina i glicin betaina, kao i promena nivoa prolina (Ingram and Bartels, 1996). U ovim uslovima dolazi i do ekspresije gena koji mogu ukazati na metaboličke puteve od značaja za adaptivnu reakciju biljke na stres (Andelković and Thompson, 2006).

Na osnovu koeficijenta heritabilnosti i korelacije sa prinosom u uslovima suše, povećanje jalovosti, ASI, "stay green" i uvijenost lista kukuruza su preporučena tzv. sekundarna svojstva značajna za poboljšanje prinosa zrna kukuruza u uslovima stresa (Bänzinger et al., 2006). Ostale osobine, među kojima je i korenov sistem (dužina i stvorena biomasa), mogu biti od dodatnog značaja, posle izvršenih testiranja materijala u poljskim uslovima.

Fiziološko raščlanjivanje kompleksnog svojstva, kao što je tolerantnost na sušu, predstavlja prvi korak u razumevanju genetičke kontrole

tolerantnosti, što će doprineti povećanju efikasnosti oplemenjivanja. Upotreba fizioloških svojstava u oplemenjivanju, bilo direktnom selekcijom ili kroz primenu molekularnih markera, zavisi od njihove genetičke korelacije s prinosom, obima genetičke varijacije, heritabilnosti i interakcije genotipa i spoljašnje sredine (Mir et al., 2012). U sušnim sredinama su osmotski potencijal, akumulacija i remobilizacija rezervnih hranljivih materija, superiorna fotosinteza, enzimi tolerantni na toplotu ili isušivanje biljke, su primeri značajnih morfo-fizioloških svojstava. Međutim, veoma je značajno da se utvrdi i njihova heritabilnost i genetička korelacija sa prinosom na određenom lokalitetu. Potrebno je naglasiti da su oplemenjivačke strategije za specifična svojstva efikasne samo kada su ta svojstva pravilno definisana u odnosu na fazu razvoja biljke, kada su precizirane specifičnosti lokaliteta za koji su adaptivna i kada je jasno utvrđen njihov potencijalni doprinos prinosu (Reynolds and Trethowan, 2007).

Konvencionalno oplemenjivanje

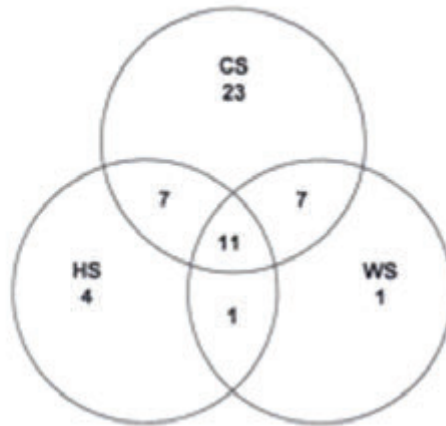
Istorijski posmatrano, konvencionalno oplemenjivanje je dalo veliki doprinos, na njemu je zasnovan i uspeh tzv. zelene revolucije, što je rezultiralo značajnim povećanjem

prinosa kod žitarica (Eveson and Gollin, 2003). U umerenom području, oplemenjivanje kukuruza zasnovano na višelokacijskim ogledima pod različitim klimatskim uslovima rezultiralo je u povećanju prinosa zrna od 73 kg/ha/godini pri blagom stresu (Duvick, 1997). Kod tropskog kukuruza, konvencionalno oplemenjivanje je rezultiralo u povećanju od 144 kg/ha/godini u uslovima stresa suše (Edmeades et al., 1999). Predviđanja klimatskih promena ukazuju na neophodnost promena u oplemenjivačkim pristupima, kako bi se zadovoljile potrebe budućih generacija.

Ključni faktor za uspešno oplemenjivanje u cilju povećanja tolerantnosti na sušu, predstavlja mogućnost preciznog merenja fenotipskih svojstava u uslovima kontrolisanog stresa. To se najefikasnije ostvaruje u spoljašnjim sredinama bez padavina, što omogućava oplemenjivačima da precizno primenjuju navodnjavanje kada i u količinama koje žele. Primena potvrđenih oplemenjivačkih metodologija u uslovima kontrolisanog

stresa (*MSE-manage stress environment*) se dosta primenjuje i doprinela je značajnom povećanju prinosa u uslovima stresa suše (Bänziger et al., 2006). Sličan pristup će biti neophodan za dodatne abiotičke i biotičke stresove koji će se verovatno pojaviti usled budućih klimatskih promena.

Većina istraživanja se bazira na pojedinačnom stresu. Međutim, kukuruz je na poljima farmera izložen kombinaciji stresova (suša i toplotni stres ili vazдушna suša i nedostatak vode u zemljištu itd.), tako da je izučavanje i efekta pojedinačnih stresnih faktora i njihovih kombinacija veoma značajan korak (Voesenik et al., 2008). Istovremeni skrining na tolerantnost na sušu i nizak sadržaj azota, je omogućio uspešan razvoj superiorne germplazme tropskog kukuruza (Bänziger et al., 2006). U proučavanju efekta vodnog, toplotnog i kombinacije ova dva stresa kod biljke kukuruza u fazi cvetanja, utvrđeno je da je samo 11 gena bilo zajedničko (od oko 2500 ispitivanih) za sva tri stresa (Grafikon 2, Andjelkovic and Ignjatovic-Micic, 2011).



Grafikon 3. Toplotni stres (HS), vodni stres (WS) i kombinacija toplotnog i vodnog stresa (CS). Brojevi u krugovima koji se preklapaju ukazuju na broj transkripta koji je zajednički za ispitivne vrste stresa, a brojevi van preklapanja predstavljaju broj transkripta specifičnih za određeni stres.

Graph 3. Heat stress (HS), water stress (WS) and combination of heat and water stress (CS). Numbers in the circle overlap indicate the number of transcripts common to the compared stresses and number outside of the overlap indicate the number of transcripts exclusive to the particular stress.

Ovo i druga istraživanja na žitaricama i model biljkama, ukazuju da se grupe gena koje kontrolišu kombinacije različitih stresova ne mogu predvideti na osnovu gena identifikovanih u odgovoru na pojedinačan stres. Scenario klimatskih promena će verovatno rezultirati i u povećanju stresnih faktora kojima su biljke izložene u polju. S obzirom na to da tolerancija na multipli stres može biti različita od tolerancije na pojedinačni, neophodno je fokusiranje istraživača na kombinacije stresnih faktora koje

se mogu javiti na određenom lokalitetu (Cairns et al., 2012).

U poslednjih 10 godina neke institucije, naročito u privatnom sektoru, usmerile su svoja istraživanja na primenu tehnologije duplih haploida (DH) u oplemenjivačkim programima, a procenjuje se da je oko 80% kompanija i primenjuje. Primena duplih haploida u oplemenjivanju ima potencijal povećanja efikasnosti u formiranju inbred linija, skraćanjem vremena potrebnog za postizanje homozigotnosti sa oko šest na jednu sezonu (Mohan

Jain et al., 1995). Inicijalno je efikasnost dupliranja hromozoma bila jako niska da bi bila primenljiva u oplemenjivanju kukuruza. Međutim, razvijena je linija kukuruza - induktor za umereni klimat (RWS) sa relativno visokim stepenom indukcije (8,1%), čime se povećala efikasnost metoda DH. Linija induktor adaptirana na tropske uslove, sa stepenom indukcije od oko 10% je razvijena u saradnji CIMMYT-a (Meksiko) i Univerziteta u Hohenhajmu, Nemačka (Prigge et al., 2011).

Genetički diverzitet predstavlja suštinsku komponentu za progres u oplemenjivanju. Međutim, do danas je samo mali deo (oko 5%) od raspoloživog diverziteta kukuruza iskorišćen od strane oplemenjivača. Unutar banaka gena, među lokalnim populacijama i divljim srodnicima kukuruza, nalazi se nedovoljno istražen genetički diverzitet za nove osobine i alele, koji poseduje poželjnu varijabilnost koja se može koristiti za proširenje genetičke osnove postojećih oplemenjivačkih programa (Ortiz et al., 2009).

Molekularno oplemenjivanje

Mogućnost brzog stvaranja germplazme koja u sebi sadrži tolerantnost prema složenim abiotičkim i biotičkim stresnim faktorima

biće presudna za gajenje useva i ostvarivanje zadovoljavajućih prinosa u uslovima predstojećih klimatskih promena. Metode konvencionalnog oplemenjivanja su efikasne, ali spore u stvaranju germplazme tolerantne na postojeći opseg klimatskih uslova i nisu pogodne za brzo poboljšanje tolerancije na multipli stres. Molekularno oplemenjivanje daje mogućnost povećanja brzine i efikasnosti oplemenjivanja biljaka (Whitford et al., 2010). Molekularno oplemenjivanje u najširem značenju, obuhvata moderne oplemenjivačke strategije gde se DNK markeri koriste kao zamena za fenotipsku selekciju da bi ubrzali stvaranje poboljšane germplazme. Trenutno su glavni pravci molekularnog oplemenjivanja: marker asistirana selekcija (MAS), marker asistirano povratno ukrštanje (MABC), marker asistirana rekurentna selekcija (MARS) i genomska selekcija (GWS), kao što je detaljnije opisano u Tabeli 1 (Ribaut et al., 2010; Cairns et al., 2012). Genomska selekcija koristi mnogobrojne („dense“) informacije o markerima za izračunavanje vrednosti genomske selekcije (GEBV) kao sume efekata svih lokusa kvantitativnih svojstava (QTL) u genomu, na taj način potencijalno koristeći ukupnu genetičku varijansu za dato svojstvo. Efekti QTL (dobijeni pomoću SNP markera) se prvo

Tabela 1. Molekularne strategije u oplemenjivanju (Ribout et al., 2010.)

Table 1. Molecular strategies in breeding (Ribout et al., 2010)

STRATEGIJA	OPIS
Marker asistirana selekcija (MAS)	Selekcija individua koje nose genomske regione uključene u ekspresiju osobine od interesa
Marker asistirano povratno ukrštanje (MABC)	Transfer ograničenog broja lokusa jednog genotipa u drugi.
Marker asistirana rekurentna selekcija (MARS)	Identifikacija markera povezanih sa osobinom od interesa, koji se koriste za selekciju nekoliko genomskih regiona uključenih u ekspresiju kvantitativnih osobina radi stvaranja najsuperiornijeg genotipa u populaciji.
Genomska selekcija (GWS)	Zasnovana je na predviđanju performansi. Selekcija se zasniva na markerima i ne zahteva kontinuiranu identifikaciju markera povezanih sa svojstvom od interesa.

procenjuju u referentnoj populaciji sa fenotipskim informacijama. U sledećim generacijama neophodne su samo marker informacije za izračunavanje GEBV.

Perspektive

Farmeri imaju dugu tradiciju u prilagođavanju klimatskim promenama. Međutim, prema sadašnjim naučnim saznanjima, predviđene klimatske promene predstavljaju veći izazov i biće teže rešiti njihove posledice.

Genotipovi sa povećanom elastičnošću prema abiotičkim i biotičkim faktorima stresa, imaće veoma značajnu ulogu u ublažavanju efekta klimatskih promena. Adaptacija na nove uslove zahteva multidisciplinarna rešenja (Howden et al., 2007), koja uključuju razvoj odgovarajuće germplazme, dostupne krajnjim proizvođačima. Za to je neophodno integrisati biljnu fiziologiju, genomiku i oplemenjivanje, kako bi se razgraničila složena svojstva tolerantnosti na sušu, razumela njihova molekularna osnova i stvorila generacija

genotipova kukuruza prilagođena novim klimatskim promenama. Danas se naučnici suočavaju sa ogromnim izazovom, a stalno unapređenje novih tehnologija u kombinaciji sa ogromnim postojećim znanjem iz oblasti mehanizama odgovornih za smanjenje prinosa, obezbediće čvrstu osnovu za postizanje povećane proizvodnje kukuruza.

Zahvalnica

Rad predstavlja deo Projekta TR 31068 Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije.

Literatura

- Anđelković V and Ignjatović-Micić D (2012): Maize genetic resources-science and benefits-. Publisher Serbian Genetic Society and Maize Research Institute „Zemun Polje“, ISBN 978-86-87109-07-0 (SGS).
- Anđelković V and Thompson R (2006): Changes in gene expression in maize kernel in response to water and salt stress. *Plant Cell Reports* 25: 71-79.
- Araus JL, Serret MD, Edmeades GO (2012): Phenotyping maize for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology* (3) 305: 1-20.
- Babić M, Anđelković V, Mladenović Drnić S, Konstantinov K (2011): The conventional and contemporary technologies in maize (*Zea mays* L) breeding at Maize Research Institut Zemun Polje. *Maydica*, Vol 56: 155-164.
- Bänziger M, Edmeades GO, Quarrie S (1997): Drought stress at seedling stage - are there genetic solutions? In G. Edmeades, M.Bänziger, H.R. Mickelson and C. B. Peña-Valdivia (ed) *Developing Drought and Low-N Tolerant Maize*. Mexico, DF: CIMMYT, 348–354.
- Bänziger M, Setimela PS, Hodson D, Vivek B (2006): Breeding for improved abiotic stress tolerance in Africa in maize adapted to southern Africa. *Agric. Water Manag.* 80: 212-214.
- Battisti DS and Naylor RL (2009): Historical warnings of future food Insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science*, 323: 240-244.
- Bolaños J and Edmeades GO (1996): The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Res.* 48: 65–80.
- Bruce WB, Edmeades GO and Barker TC (2002): Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought

- tolerance. *Jour. Exp. Bot.*, 53:13-25.
- Cairns JE, Sonder K, Zaidi PH, Verhulst N, Mahuku G, Babu R, Nair SK, Govaerts B, Vinayan MT, Rashid Z, Noor JJ, Devi P, San Vicente F, Prasanna BM, Das B (2012): Maize production in a changing climate: Impacts, adaptation and mitigation strategies. *Adv. Agron.* Vol 114: 1-58.
- Commuri PD and Jones RJ (2001): High temperatures during endosperm cell division in maize: A genotypic comparison under In vitro and field conditions. *Crop Sci.*41: 1122-1130.
- Dupuis I and Dumas C (1990): Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays L.*) reproductive tissues. *Plant Physiol.* 94: 665-670.
- Duvick DN (1997): Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. *Maydica*, 22: 187–197.
- Duvick DN (2005): The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays L.*). *Adv. Agron.* 86: 83–145.
- Easterling W, Aggarwal P, Batima P, Brander K, Erda L, Howden M, Kirilenko A, Morton J, Soussana JF, Schmidhuber J, Tubiello, F. (2007): Food Fibre and Forest Products. In M.L.Oarry, O.F.Canziani, J.P.Palutikof, P.J., van der Lindin, and C.E. Hanson (ed) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 273-313.
- Edmeades GO, Bolaños J, Chapman SC, Lafitte HR, Bänziger M (1999): Selection improves drought tolerance in tropical maize populations. 1. Gains in biomass, grain yield and harvest index. *Crop Sci.* 39:1306-1315.
- Edmeades GO, Bänziger M, Ribaut JM (2000): Maize improvement for drought-limited environments. In M.E.Oteguiand and G.A.Slafer (ed) *Physiological Bases for Maize Improvement*, Howarth Press, New York, NY, 75–111.
- Eveson RE and Gollin D (2003): Assessing the impact of the green revolution, 1960-2000. *Science*, 300:578-672.
- Fleury D, Jefferies S, Kuchel H, Langridge P (2010): Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *J Exp. Bot.* 61:3211–3222.
- Grant RF, Jackson BS, Kiniry JR, Arkin GF (1989): Water deficit timing

- effects on yield components in maize. *Agron. J.* 81:61–65.
- Ingram J, Bartels D (1996): The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 377-403
- Larkindale J, Mishkind M, Vierling E. (2005): Plant Responses to High Temperature. In P. Jenk and M.Hasegawa (ed) *Plant Abiotic stresses*. Oxford, Blackwell, UK, 100-144.
- Lauer J. (2003): What happens within the corn plant when drought occurs? University of Wisconsin Extension. www.uwex.edu
- Lobell DB, Bänziger M, Magorokosho C, Vivek B (2011): Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nature Clim. Change* 1:42-45.
- Lobell DB and Burke MB (2010): On the use of statistical models to predict crop yield responses to climate change. *Agric.Forest Metero.* 150:1443-1452.
- Mir RR, Mainassara ZA, Sreenivasulu N, Trethowan R, Varshney RK (2012): Integrating genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. *TAG* DOI 10.1007/s00122-012-1904-9
- Mohan Jain S, Sopory SK, Veilleux RE (1995): *In vitro* Haploid Production in Higher Plants. Volume 1: Fundamental Aspects and Methods. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Monneveux P and Ribaut JM (2006): Secondary traits for drought tolerance improvement in cereals. In J-M. Ribaut (ed) *Drought Adaptation in Cereals*. Binghamton, NY: The Haworth Press Inc., 97–143.
- Monjardino P, Smith AG, Jones RL (2005): Heat stress effects on protein accumulation of maize endosperm. *Crop Sci.*45:1203-1210.
- Moser SB, Feil B, Jampatong S, Stamp P (2006): Effects of preanthesis drought, nitrogen fertilizer rate, and variety on grain yield, yield components, and harvest index of tropical maize. *Agric. Water Manag.* 81: 41–58.
- Ortiz R, Taba S, Tovar VHC, Mezzalama M, Xu Y, Yan J, Crouch JH (2009): Conserving and enhancing maize genetic resources as global public goods a perspective from CIMMYT. *Crop Sci* 50:13-28.
- Paulsen GM (1994): High temperature responses of crop plants. In

- Boote, K.J., Bennett, J.M., Sinclair, T.R., Paulsen, G.M. (ed.) Physiology and Determination of Crop Yield. American Society of Agronomy, Madison, WI, 365-389.
- Prigge V, Sanchez C, Dhillon BS, Schipprack W, Araus JL, Bänziger M, Melchinger AE (2011): Doubled haploids in tropical maize: 1. Effects of inducers and source germ plasm on in vivo haploid induction rate. *Crop Sci.* 51: 1498-1506.
- Reynolds MP and Trethowan RM (2007): Physiological interventions in breeding for adaptation to abiotic stress. In Spiertz JHJ, Struik PC, van Laar HH (ed) Scale and complexity in plant systems research, gene–plant–crop relations. Wageningen UR frontis series, vol 21, 129–146.
- Ribaut JM, de Vicente MC, Delannay X (2010): Molecular breeding in developing countries: challenges and perspectives. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13:1-6.
- Rosegrant MW, Msangi S, Ringler C, Sulser TB, Zhu T, Cline SA (2008): International Model for Policy Analysis of Agricultural Commodities and Trade (IMPACT): Model Description. International Food Policy Research Institute: Washington, D.C. <http://www.ifpri.org/themes/impact/impactwater.pdf>
- Sinclair TR (2011): Challenges in breeding for yield increase for drought. *Trends Plant Sci.* 16: 289 – 293 .
- Stone P (2001): The effects of heat stress on cereal yield and quality. In A. S. Basara (ed) *Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress*. Food Products Press, Binghamton, New York, 243-291.
- Tollenaar M, Mihajlovic M, Vyn TJ (1992): Annual Phytomass Production of a Rye-Corn Double-Cropping System in Ontario. *Agron J* 84:963-967
- Tollenaar M and Lee E.A. (2006): Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica*, 51: 399-408.
- Voesenik LACJ and Pierik R. (2008): Plant stress profiles. *Sci.* 320: 880-881.
- Whitford R, Gilbert, M, Langridge P (2010): Biotechnology in

- agriculture. In M.P.Reynolds, (ed.) *Climate Change and Crop Production*. CABI Series in Climate Change Vol.1, 219-244, CABI, UK.
- Wilhelm EP, Mullin RE, Keeling PL, Singletary GW (1999): Heat stress during grain filling in maize: effects on kernel growth and metabolism. *Crop Sci.*39: 1733-1741.
- Zinselmeier C, Jeong B R, Boyer J S (1999) Starch and the control of kernel number in maize at low water potentials. *Plant Physiol.* 121: 25-36

INTEGRATED APPROACH TO IMPROVE DROUGHT TOLERANCE IN MAIZE

Violeta Anđelković, Dragana Ignjatović Mičić, Jelena Vančetović, Milosav Babić

Summary

Drought is one of the most serious abiotic factors limiting crop production worldwide. Prediction of climate change increases the need of better adaptation and breeding for improved drought tolerance in crops. Maize is one of the most sensitive crops to drought, despite of the fact that it is a C₄ plant, with high photosynthetic rate and relatively low transpiration rate. In Serbia drought severely decreased maize grain yield, particularly in the last decade. A major task for breeders is to create drought tolerant maize that will successfully cope with negative consequences of global warming are facing scientists today. Enhancing the tolerance of maize has been elusive in terms of conventional plant breeding. Interdisciplinary approaches tried to understand and dissect the mechanism of drought tolerance, but with limited success. Modern genomics and genetics, together with advances in phenotyping and knowledge in physiology and breeding are expected to reveal genes and pathways that confer drought tolerance.

Key words: climatic changes, heat stress, water stress, yield, *Zea mays* L.

Primljeno: 20. novembra 2012.

Prihvaćeno: 3. decembra 2012.