

## Nastanak i evolucija kukuruza i putevi uvođenja u naše krajeve

Vojka Babić • Mile Ivanović • Milosav Babić

received: 1 November 2011. accepted: 13 February 2012.

© 2012 IFVC

doi:10.5937/ratpov49-1354

**Izvod:** Poreklo i evolucija kukuruza već decenijama zaokupljaju pažnju istraživača različitih profila. Iako se kod nas malo istraživača eksplicitno bavilo ovom problematikom postoji potreba da se prate istraživanja iz ove oblasti, ne samo iz obrazovnih razloga, već i stoga što se razotkrivanjem tajni porekla i evolucije stiču saznanja o genomu kukuruza, što može unaprediti savremeno oplemenjivanje ove važne kulture. Povećanje genetičke varijabilnosti komercijalnog materijala još jedan je važan izazov pred oplemenjivačima kukuruza. Stoga, deo ovog rada je podsećanje da sakupljene i opisane lokalne populacije, koje sa nalaze u banci gena Instituta za kukuruz Zemun Polje, predstavljaju vrednu germplazmu za oplemenjivačke programe namenjene umerenom pojasu. Neke inbred linije (ZPPE25-10-1; NS796; R70Ž; NS568) selekcionisane u našim naučnim institutima korišćenjem adaptiranih lokalnih populacija, imale su veliki komercijalni značaj za oplemenjivačke programe kukuruza. Unapređenju lokalnih populacija do sada nije posvećeno dovoljno pažnje. Smatramo da bi deo oplemenjivačkih napora trebalo usmeriti u ovom pravcu kako bi se obezbedio dalji progres u unapređenju dobiti od selekcije.

**Cljučne reči:** domestikacija, evolucija, introdukcija, kukuruz, teozinta

### Istorijat vrste *Zea mays*

Kukuruz je vrsta iz porodice trava red *Maydeae* (*Tripsaceae*) koji uključuje 7 rodova, od kojih dva prirodno potiču sa zapadne hemisfere a pet iz Azije. *Zea* i *Tripsacum* su sa zapadne hemisfere i ovi rodovi su dosta proučavani, dok su se istraživači znatno manje bavili vrstama koje prirodno rastu u Aziji. Teozinte su prethodno svrstane u rod *Euchlaena*, ali su kasnije reklasifikovane u rod *Zea*.

Mnoge biljke se od svojih divljih srodnika razlikuju samo u kvantitativnom smislu. Na primer, divlji paradajz je verzija odomaćene forme sa manjim plodovima. Za razliku od drugih trava, kao što su pšenica ili pirinač, kukuruz nema očiglednog divljeg srodnika. Zato je identifikacija divljeg srodnika kukuruza bila izuzetno značajna od samog početka dvadesetog veka. Očigledne razlike u morfologiji klipa teozinte i kukuruza su je u ranijim studijama isključile kao mogućeg pretka kukuruza, mada je odavno bilo poznato da se neke forme teozinte i kukuruza lako ukrštaju

i daju fertilno potomstvo (Collins 1919). U jednom momentu se učilo da je biljka poznata pod nazivom pasiji kukuruz (*dog corn* ili *coyote corn*), dobar kandidat za pretka kukuruza. Međutim, kasnije se uvidelo da ta forma zapravo predstavlja prvu generaciju nakon ukrštanja teozinte i kukuruza što je eksperimentalno lako potvrđeno (Beadle 1980).

U prirodi ne postoji divlja forma nalik gajenom kukuruzu sa mekanim, brašnjavim zrnima koja su nanizana u redovima na kočanki. Evolucionari procesi u nastanku neke vrste najčešće se odvijaju postepeno uz pojavljivanje prelaznih oblika. Iznenadno pojavljivanje kukuruza u arheološkim nalazima dodatno iznenađuje istraživače. U vreme prvog iskrcavanja Kolumba na tlo Amerike, kukuruz ili *mabiz* je narodima Novog sveta bio poznat od pamtiveka. Ova poljoprivredna kultura je imala ključnu ulogu u životu starih civilizacija. Brojne su legende raznih indijanskih plemena koje govore o nastanku kukuruza, a jedna je posebno lepa:

U oblasti *Paxila*, sveznajući bogovi starci koji su obrađivali zemlju ujedinjujući osam elemenata, radili su sedam dana na stvaranju jedne nove biljke. Ovi elementi su bili:

- zrno zlata za boju i bogatstvo
- kap mleka za srce budućeg semena
- kandža ptice za moć seljenja

V. Babić\* • M. Babić  
Maize Research Institute Zemun Polje, Slobodana Bajčića 1, 11185 Belgrade-Zemun, Serbia  
e-mail: vbabic@mrizp.rs

M. Ivanović  
Institute of Field and Vegetable Crops, Maksima Gorkog 30, 21000 Novi Sad, Serbia

- kap pumine krvi za otpornost
- rebro mapača (vrsta malog sisara) da bi se prilagodila za sve klimatske uslove
- perje sa perjanice ratnika zbog duha
- komad plavog žada zbog večnosti.

Svi ovi elementi bili su povezani u komad zmijске kože kao simbol obnavljanja svake godine. Čekala se svetlost Sunca da bi se pokazalo veliko delo. Onda je dolinu *Paxila* obasjala velika svetlost i sva nevinna živa bića osetila su u utrobi neobjašnjiv bol. Tada se sa zemlje digao majušni list u obliku koplja, a sa neba je pala kap rose. U središtu kapi nalazio se duh novih ljudi. I kukuruz je bio stvoren (Bekrić 1997).

Najstariji mikrobotanički dokazi o počecima evolucije kukuruza potiču sa dva srednjoamerička arheološka lokaliteta, iz dolina *Tehuacán* i *Oaxaca*. Sa ova dva lokaliteta ponuđeni su i najraniji dokazi o domestikaciji kukuruza. Do otkrića ostataka dela cvasti *Zea mays* u oblasti *Guilá Naquitz*, *Oaxaca*, *Mexico* smatralo se da su najraniji pronađeni ostaci kukuruza oni koji su otkriveni u pećini *San Marcos* u *Tehuacán* dolini. Analiza tri najstarija dela cvasti *Zea mays* iz u oblasti *Guilá Naquitz* ukazuje na to da su različite forme nastale kao posledica veštačke selekcije koja je postojala 5.400 godina pre današnjih dana. Istovremeno postojanje nekoliko različitih oblika klipova i njihovih prelaznih formi potvrđuje pretpostavke istraživanja na bazi molekularne i kvantitativne genetike da je kukuruz nastao domestikacijom teozinte. Ovo se najverovatnije desilo pre kraja petog milenijuma pre nove ere (Benz 2001). U prilog toj tvrdnji ide i ranije istraživanje autora Benz & Iltis (1990) koji su poredili morfološku sličnost postojećih rasa kukuruza u Meksiku i kočanku najranije poznatog arheološkog kukuruza iz *San Marcos Cave* iz doline *Tehuacan*. Istraživanjima je ustanovljeno da ovi stari ostaci morfološki nisu blisko povezani ni sa jednom od 30 posmatranih meksičkih rasa kukuruza koje postoje danas. Istraživanja su međutim uključivala i jednu postojeću rasu kokičara poreklom iz Argentine, pa su rezultati ukazali da ne postoji virtuelna razlika između ove rase i arheološkog kukuruza. Ovakvi rezultati su potvrdili da je rani kukuruz iz *Tehuacan* doline već bio u potpunosti domestikovan i da njegova kočanka ispoljava morfološku koja se očekuje kod ranog kukuruza koji je evoluirao iz teozinte uz katastrofalnu seksualnu transformaciju. U periodu od nekoliko milenijuma pre dolaska Kolumba domorodačko stanovništvo je gajilo sve važnije forme kukuruza koje postoje i danas uključujući crveni kukuruz,

plavi kukuruz, žuti kukuruz, kukuruz standardnog kvaliteta, šećerac, kokičar, zubane, kukuruz brašnjavog endosperma, tvrđunce, kukuruz plevičar. U vreme Kolumba bilo je gajeno između 200 i 300 varijeteta kukuruza. Iako su moderni oplemenjivači kukuruza postigli enormno povećanje prinosa, u procesu razvoja hibridnih sorti stvaranje kukuruza Indijanaca ostaje najveće oplemenjivačko dostignuće (Beadle 1980).

Postoji više teorija o nastanku kukuruza kakvog ga danas poznajemo i svi se jedino slažu u jednom – da je kukuruz nastao na zapadnoj hemisferi (Hallauer & Miranda 1988). Kukuruz i teozinta ispoljavaju tako velike morfološke razlike da su taksonomi u početku smatrali da je teozinta srodnija pirinču nego kukuruzu. Međutim, genomi kukuruza i teozinte su veoma slični, imaju isti broj hromozoma, sličnu ili identičnu morfološku hromozoma i mogu se lako međusobno ukrštati. Čak neki F1 hibridi između kukuruza i nekih jednogodišnjih teozinti imaju kompletno normalnu mejozu i daju fertilno potomstvo. Tridesetih godina prošlog veka, kao postdiplomac profesora Rollins Emersona sa Korneli Univerziteta, George Beadle je dobio zadatak da radi na citološkim ispitivanjima i genetikici kukuruz-teozinta hibrida. Oni su prepoznali da se na osnovu ponašanja njihovih hromozoma u hibridima sa kukuruzom teozinte mogu razvrstati u različite grupe. Uočili su da ukrštanja jedne vrste jednogodišnje teozinte *Mexican annual teosinte (Chalco type)* i kukuruza daju normalnu mejozu, pun fertilitet i gotovo istovetan krosing over (kao i između dve forme kukuruza) pa su zaključili da je ova forma teozinte ista vrsta kao i kukuruz. Ovo su tek 1972. godine potvrdili taksonomi kada je meksička jednogodišnja teozinta svrstana u rod *Zea mays ssp. mexicana* (Iltis 1972). Godine 1939. George Beadle je ponudio odgovore na pitanja u vezi sa evolucijom kukuruza, ukazujući da je teozinta jedini predak kukuruza. Ta ideja nije bila nova (Shuman 1904, Vinson 1877), ali je Beadle otišao korak dalje jer je koristio eksperimente da bi potkrepio svoju hipotezu. Po ovoj hipotezi u većem broju svojih radova Beadle pretpostavlja sledeće: 1) Teozinta je predstavljala za rane ljudske zajednice koristan izvor hrane i oni su je gajili u tu svrhu, 2) U toku kultivisanja teozinte desile su se povoljne mutacije korisne za čoveka koji je takve biljke odabirao, 3) Smatra se da je nekoliko (recimo 5) major mutacija dovoljno da prevedu teozintu u kukuruz, 4) Različite mutacije kontrolišu različite osobine, 5) Vremenom su ljudi odabirali dodatne major mutacije, plus više malih mutacija sa manjim efektom. Iako su George

Beadle i Rollins Emerson u to vreme smatrali da je problem porekla kukuruza rešen, njihova „Teozinta hipoteza“ je bila u suprotnosti sa tada važećim stavovima. Savremena istraživanja toga vremena ukazivala su da se kukuruz i teozinta razlikuju u tako velikom broju gena za koje se smatralo da nisu mogli nastati domestikacijom u tako kratkom periodu od nekoliko hiljada godina (Beadle 1980).

Beadle je sa svojom teorijom kratko bio usamljen. Paul Mangelsdorf i Robert Reeves (1938) su ponudili delimično nov pogled na nastanak kukuruza i svoju hipotezu nazvali „*The tripartite hypothesis*“: 1) Pretpostavili su da je predek kukuruza izumrla vrsta divljeg kukuruza iz oblasti Južne Amerike. Ova ideja je potekla od Easta (1913 po Doebley 2001) Mangelsdorfovog mentora sa Harvard Univerziteta, 2) Prihvaćena je pretpostavka Edgara Andersona (drugi Eastov student) da je teozinta nastala ukrštanjem jedne vrste iz porodice trava - *Tripsacum* i kukuruza, 3) Pretpostavljaju da veliki diverzitet koji postoji između modernih varijeta kukuruza potiče od *Trisacum*-a. Ovi istraživači su uz znatan napor uspeli da ukrste *Tripsacum* i kukuruz gde su dobili malobrojne, pretežno sterilne hibride. Takođe su radili i na povratnim ukrštanjima populacija kukuruz-teozinta hibrida. Definisali su četiri faktora koji kontrolišu morfološke razlike između teozinte i kukuruza. Ove faktore su objasnili kao četiri bloka *Tripsacum* gerplazme koja se ubacila u germplazmu kukuruza iz čega je nastala teozinta.

Godinu dana nakon objavljivanja „*The tripartite hypothesis*“ Beadle (1939) je javno izložio svoje mišljenje o toj hipotezi gde je tvrdio da Mangelsdorf i Reeves nemaju dokaza da razlike između kukuruza i teozinte potiču od *Tripsacum*-a. Smatrao je da je bespredmetno da se izmišlja nekakva izumrla forma divljeg kukuruza kada nam je teozinta ispred nosa i izložio svoju „*one gene, one trait hypothesis*“ o poreklu kukuruza ili kako je danas znamo „teozinta hipoteza“. U ovom radu Beadle je izneo svoju sumnju da teozinta nikako nije mogla nastati ukrštanjem neke primitivne forme kukuruza i *Tripsacum*-a, pre svega jer se *Tripsacum* i kukuruz mogu ukrstiti samo u strogo kontrolisanim laboratorijskim uslovima, zatim nijedan od 18 hromozoma *Tripsacum*-a se ne sparuje normalno sa bilo kojim od 10 hromozoma kukuruza i potomstvo je potpuno muško sterilno. Međutim ova njegova pretpostavka nije bila prihvaćena u akademskim krugovima toga vremena dok je „*The tripartite hypothesis*“ bila prihvaćena i istovremeno potpomognuta nekim arheološkim studijama. Glavna arheološka pretpostavka je bila vezana

za polen otkriven 1954. na lokalitetu *Belles Artes* u *Mexico City*-ju. Pronađena polenova zrna na dubini od 70 metara poslata su profesoru Elso S. Barghoornu i njegovim saradnicima sa Harvard univerziteta koji su po veličini procenili da se radi o polenu kukuruza. Na osnovu sloja u kojem su uzorci pronađeni i činjenice o prisutnosti čoveka u to vreme na zapadnoj hemisferi, Barghoorn je zaključio da polen potiče od nekog izumrlag, divljeg kukuruza koji je nastao odvojeno od teozinte. U svom kasnijem radu Beadle (1980) navodi da je moguće da je zapravo došlo do kontaminacije uzoraka iskopina sa polenom savremenog kukuruza. Nakon ove rane debate George Beadle je svoj istraživački rad usmerio u drugom pravcu za šta je 1958. za teoriju „jedan gen, jedan enzim“ kod *Nurospore* dobio Nobelovu nagradu.

Prateći savremena istraživanja vezana za evoluciju i poreklo kukuruza krajem sedamdesetih godina prošlog veka, Mile Ivanović je u Institutu za kukuruz „Zemun Polje“ vršio ukrštanja teozinte, *Euchlaena mexicana* (*Zea mays ssp. mexicana*) i F<sub>1</sub> hibrida kukuruza ZPSC4 (Š144xC103), koji je u to vreme bio komercijalan. Postojala je ideja da se na ovaj način može uneti nova varijabilnost u komercijalni oplemenjivački materijal. Dobijeno hibridno potomstvo prve generacije imalo je fertilitnost i do 50%. Vršeno je još jedno povratno ukrštanje sa kukuruzom koje je bilo ozrnjeno preko 90%. Iako je ovaj BC1 posedovao 70% germplazme kukuruza, još uvek je bio uveliko opterećen nepovoljnim osobinama teozinte pa se stoga nije dalje koristio u procesu selekcije. Za neko eventualno korišćenje trebalo bi raditi još nekoliko povratnih ukrštanja (Ivanović, lična komunikacija).

Nakon penzionisanja 1968. George Beadle je krenuo u borbu da dokaže svoju ranu hipotezu, nasuprot važećoj suparničkoj, o poreklu kukuruza. U saradnji sa Edwinom J. Wellhausenom i Mariom Gutierrezom, u jednoj istraživačkoj stanici Međunarodnog centra za unapređenje kukuruza i pšenice (CIMMYT) ukrstio je jednu primitivnu meksičku formu kukuruza poznatu pod nazivom *Chapalote* i formu meksičke teozinte *Chalco*, najslbličniju kukuruz. Ispitujući F<sub>2</sub> populacije kukuruz-teozinta hibrida ustanovio je da u populaciji od 50.000 jedinki jedna od 500 biljka ima fenotip kukuruza i jedna fenotip teozinte. Ovakva proporcija ukazuje da je 4-5 gena uključeno u evoluciju teozinte u primitivan kukuruz. Svoje pretpostavke potkrepio je argumentima iz oblasti antropologije, arheologije, geografije i lingvistike. Organizovao je i ekspedicije u Meksiko u potrazi za prirodnim mutantima u populacijama teozinte.

Iako ekspedicije nisu pronašle mutante, sakupljeni uzorci populacija teozinte su poslužile u brojnim kasnijim istraživanjima na ovu temu (Doebly 2001). Ni Mangelsdorf, koji je takođe bio penzionisan, nije ostao po strani. Vatrena rasprava između dva velika istraživača se nastavila dugi niz godina. Nakon višegodišnje debate u akademskim krugovima se uspostavio konsenzus: teozinta je divlji predak kukuruza. Kako je teozinta divlja vrsta, a kukuruz poznat isključivo kao gajena vrsta, najuža interpretacija je ta da je kukuruz domestikovana forma teozinte i da su upadljive razlike u njihovoj morfologiji nastale kao rezultat selekcije čoveka tokom domestikacije. Najnovija istraživanja na polju molekularne genetike takođe upućuju na „teozinta hipotezu“ ne ostavljajući mnogo prostora nekim drugim teorijama.

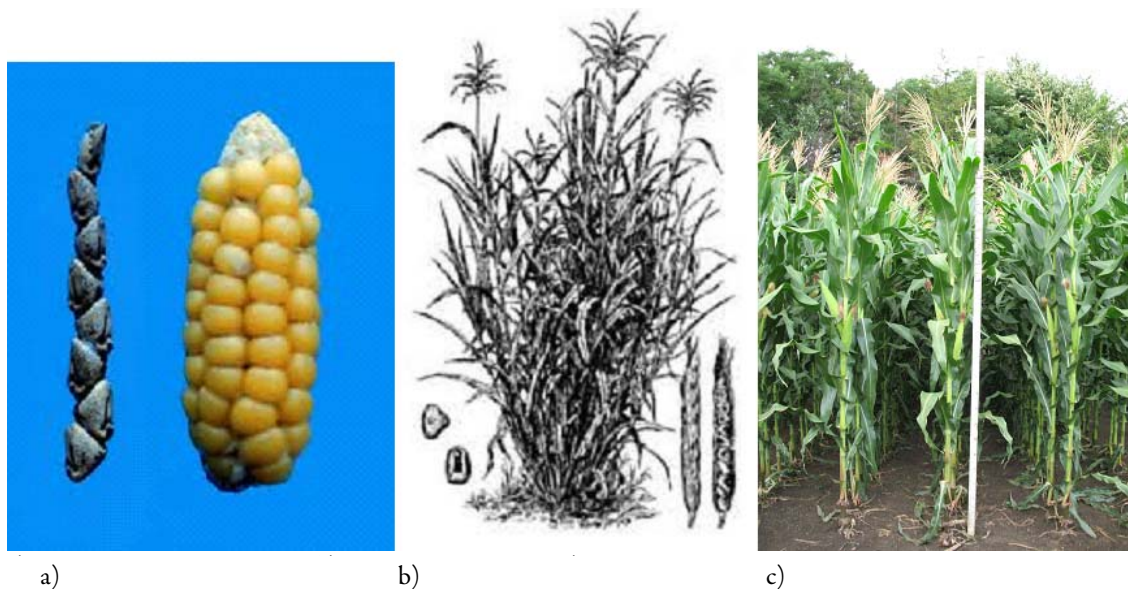
No, kako to u nauci obično biva, neke trenutno potisnute teorije uvek nalaze izvestan broj svojih pristalica. Kao što i posle toliko godina kreacionisti i evolucionisti vode svoje debate, tako se priča o poreklu kukuruza i dalje nastavlja. Domestikacija kukuruza se dogodila relativno skoro (pre 6.000 do 10.000 godina) pa stoga nije bilo dovoljno vremena da se genomi kukuruza i teozinte diferenciraju na citogenetičkom nivou. Problem porekla kukuruza nije još do kraja razrešen, ali je nesporno da je teozinta imala važnu ulogu u ovom procesu. Ovakav zaključak se pojavio sa razlogom, ali je i otvorio različita pitanja. Da li se može nečim drugim, do kompatibilnosti

prilikom ukrštanja, pokazati da su se kukuruz i teozinta samo razdvojili u skorije vreme? Ako je selekcija čoveka dizajnirala kukuruz iz teozinte, koja je priroda genetičkih promena koje su dovele do transformacije teozinte u kukuruz? Koliko gena je bilo uključeno? Koji su to geni bili? Kako je alelna supstitucija tih izmenjenih gena nakon razvoja proizvela tako različitu odraslu formu?

### Morfološke razlike između kukuruza i teozinte

Kukuruz je vrsta koja ekstremno obiluje morfološkim i bioškim različitostima. Rasprostire se od 58° severne geografske širine kroz umereni, subtropski i tropski region do 40° južne geografske širine. U regionu Anda raste sve do 1.016 m nadmorske visine (Grant et al. 1963). Poznat je isključivo kao gajena ratarska kultura.

Teozinte su prethodno svrstane u rod *Euchlaena* ali su kasnije reklasifikovane u rod *Zea*. Predstavljaju grupu jednogodišnjih i višegodišnjih vrsta roda *Zea* koje autohtono rastu u Meksiku i Centralnoj Americi. Biljke teozinte imaju veću visinu i širi list nego većina trava, po čemu su nalik kukuruzu, mada imaju znatno duže bočne grane (Sl. 1b i 1c). Ime teozinte je indijanskog porekla *teocentli* i znači „Božiji klip kukuruza“. U nekim oblastima Meksika teozinta je poznata i kao „*madre de maiz*“ – majka kukuruza (Beadle 1980). Neke vrste su genetički i taksonomski veoma udaljene od kukuruza i čini se



Slika 1. Izgled klipa (a-fotografija John Doebly) i biljke (b-Hitchcock, A.S. (*Manual of the grasses of the United States*) i c-fotografija Vojka Babić) teozinte (*Zea mays ssp. Mexicana*) i kukuruza

Fig. 1. Appearance of Teosinte (*Zea mays ssp. Mexicana*) and Maize ear (a-photo by John Doebly) and plant (b- Hitchcock, A.S. (*Manual of the grasses of the United States*) and c-photo by Vojka Babić)

da nisu igrale nikakvu ulogu u poreklu kukuruza. Međutim, forma teozinte, poznata kao *Zea mays ssp. parviglumis* je u posebno bliskim odnosima sa kukuruzom i značajni dokazi ukazuju da je ona direktni predak kukuruza. Ova teozinta raste u jugozapadnim dolinama Meksika, kao divlja vrsta duž potoka i po brdima, mada se može naći i kao korovska biljka u poljima. Veoma je česta na dreniranim površinama oko reke Balsas u jugozapadnom Meksiku i zato je poznata i kao Balsas teozinta.

Mada kukuruz i teozinta imaju sličnu robusnu formu habitusa, njihov ženski cvet ili klip se veoma razlikuju (Sl. 1a). Klip teozinte poseduje 5 do 12 zrna, a svako zrno je tesno zatvoreno u tvrdu-kamenu ljuspu. Kupica se formira od dela rahisa i plevice koja pokriva zrno koje je smešteno u kupicu. Kupice i plevice su prisutne i kod kukuruza ali su veoma smanjene tako da ne prekrivaju zrno. Kod kukuruza ovi organi formiraju kočanku. Dakle, domestikacija kukuruza je uključivala procese u kojima su delovi rahisa i plevica formirali kočanku, pre nego plodnu kesicu. Kod teozinte svaka kupasta plodna kesica nosi po jednu plevicu u kojoj se nalazi po jedno zrno. Prilikom razvoja klipa teozinte u početku se formiraju dve plevice na svakom delu rahisa, ali jedna u kasnijem razvoju bude abortivna. Kod kukuruza u fazi sazrevanja postoje dve plevice na svakoj kupici. Ona koja je abortivna kod teozinte, kod kukuruza se razvije u zrno. Kod teozinte kupaste plodne kesice se rađaju u dva reda na suprotnim stranama uzdužne ose klipa. Kod kukuruza kupice se rađaju u 4 ili više redova. Znači, evolucija kukuruza uključuje prelazak sa dva na četiri i više redova kupica.

Pri sazrevanju klip teozinte se razdvaja (na noduse) tako da svaka plodna kesica postaje odvojena jedinica. Zaštićeno unutar korice, zrno teozinte može da preživi digestivni trakt ptica i sisara kao i razne nepovoljne uticaje sredine, onemogućujući lak nestanak semena. U poređenju sa tim, masivan klip kukuruza može da nosi 500 i više zrna koja su sva prikačena za centralnu osu klipa ili kočanku. Zrna su gola, bez adekvatne zaštite od predatora i lako se vare u digestivnom traktu životinja koje ga progutaju. Takođe, ovakvo zrno kukuruza je veoma osetljivo na nepovoljne uticaje sredine. Kako je zrno prikačeno za kočanku koja se ne raspada prilikom sazrevanja, klip kukuruza koji se eventualno razdvoji od biljke kukuruza pada na zemlju, u neposrednoj blizini biljke, sa svim zrnima na sebi. Kada stotine zrna iskljija sledeće sezone blizu jedno drugom, iznikle biljke nisu u mogućnosti da obezbede svetlo i zemljište za rast i reprodukciju, tako da vremenom uginu usled kompeticije i nedostatka prostora. Zbog ove

karakteristike klipa, opstanak kukuruza u prirodi kompletno zavisi od čoveka (Doebly 2004).

Brojna su istraživanja, u razdoblju od 7 decenija, koja su pokušala da istraže prirodu nasleđa ključnih osobina po kojima se teozinta i kukuruz razlikuju pomoću njihovih hibrida. Literatura koja se tiče naslednosti morfoloških razlika između kukuruza i teozinte je pomalo konfuzna. Iako su u nekim od ovih istraživanja čak i definisani geni koji kontrolišu određene osobine, Doebly (2004) navodi da se pažljivim čitanjem ovih radova može uočiti da su predstavljeni rezultati pre sugestivni nego egzaktni. Na kraju je u većini studija roditelj kukuruza najčešće nosio marker gene na više hromozoma, dovodeći do toga da su različiti autori mapirali gene koji kontrolišu razlike u određenoj osobini na različitim hromozomima.

Dok su se brojni istraživači fokusirali na istraživanje razlika u morfologiji klipa Iltis (1983, 2000) se fokusirao na razlike u habitusu biljke. On pretpostavlja da je klip kukuruza nastao iz centralne ose klasa teozintine metlice, a ne iz teozintinog klipa. Međutim, ova pretpostavka je opovrgnuta u kasnijem radu istog autora (Iltis 2000) što je samo potvrdilo mnoge navode da su geni od ključne važnosti za evoluciju kukuruza bili prisutni u populacijama teozinte.

#### Molekularne i kvantitativne genetičke analize vezane za poreklo kukuruza

U zavisnosti od dostupnih tehnologija i savremenih naučnih saznanja, različita genetička istraživanja su pokušavala da daju odgovor na centralno pitanje: da li su kukuruz i teozinta dovoljno slični, na genetičkom nivou, da bi se moglo tvrditi da je kukuruz nastao iz teozinte u razdoblju od pre 6.000 do 10.000 godina, u vreme kada su domestikovane i ostale ratarske biljke?

Prva citološka istraživanja u ovom pravcu objavili su Beadle i Emerson. Beadle (1932) je uočio da forma teozinte *Zea luxurians* poseduje hromozome koji se citološki veoma razlikuju od hromozoma kukuruza, da hibridi ove dve vrste poseduju dva ili više nesparenih hromozoma i da su delimično sterilni. Međutim, jednogodišnja forma teozinte danas poznata kao *Z. mays ssp. Mexicana* ima hromozome citološki veoma slične kukuruzu. Njihovi hromozomi su kompletno sparni u mejozi i daju potomstvo koje je fertilno. Takođe je uočeno (Emerson & Beadle 1932) da je učestalost krosing overa između hromozoma kukuruz-teozinta gotovo identična učestalosti krosing overa između različitih formi kukuruza. Ovo je navelo Beadlea da tvrdi da su ovi rezultati dokaz da je kukuruz pripitomljena teozinta.

Druge citološke studije su takođe ukazale na bliskost kukuruza i teozinte (Longle 1941).

Razvoj proteinskih i DNA molekularnih markera omogućio je da se ispita stepen genetičke srodnosti teozinte i kukuruza ovom novom tehnikom. Opet je u osnovi bilo isto, već navedeno pitanje. Još jedna stvar je bila važna: na osnovu molekularnih podataka postalo je moguće proceniti vreme kada su se kukuruz i teozinta odvojili. Proučavajući izoenzimске varijacije kod kukuruza i više vrsta teozinte, Doebley et al. (1984) su bili u mogućnosti da klasifikuju populacije teozinte na osnovu frekvencije njihovih izoenzimskih alela. Rezultati ovih istraživanja potvrđuju ranije citološke analize i nude dodatne detalje. Frekvencija izoenzimskih alela teozinti kao što su *Z. luxurianus*, *Z. diploperennis* i *Z. perennis* se veoma razlikuje od kukuruza, dok je frekvencija izoenzimskih alela meksičke jednogodišnje teozinte *Z. mays ssp. Mexicana* daleko sličnija kukuruzu, ali je ona još uvek dovoljno jasno razdvojena od kukuruza. Alelne frekvencije druge meksičke vrste teozinte *Z. mays ssp. parviglumis* ili Balsas teozinta u osnovi nisu različite od onih kod kukuruza. Ovi podaci upućuju da je Balsas teozinta najrodnija kukuruzu, što ukazuje da je ona i najverovatniji predak kukuruza.

Znatno skorije Matsuoka et al. (2002) su ispitali diverzitet teozinte i kukuruza na osnovu mikrosatelita. Filogenetska analiza zasnovana na mikrosatelitima jasno je ukazala na jednostruku domestikaciju kukuruza iz teozinte. Ovi autori, na osnovu svojih i nekih ranijih istraživanja pretpostavljaju da je kukuruz nastao jednostrukom domestikacijom iz Balsas teozinte i to iz centralnog dela njenog areala. Takođe, ova grupa autora je na osnovu mikrosatelita uspela da pretpostavi vreme kada su se kukuruz i teozinta razdvojili. Molekularni podaci ukazuju da se to dogodilo pre oko 9.000 godina, što je u saglasnosti sa arheološkim podacima (Piperno & Flannery 2001).

Ukoliko pretpostavljenu hipotezu, da je kukuruz nastao u jednostrukom procesu domestikacije iz Balsas teozinte, uzmemo kao tačnu, mnoga pitanja i dalje ostaju nerazrešena. Još uvek je nejasno koliko je dugo trajao proces domestikacije, kolika je bila veličina populacije za vreme trajanja tog procesa i, samim tim, koliko je genetičkog diverziteta nestalo u tom procesu. Za vreme domestikacije ograničena veličina gen pula divljeg srodnika je morala biti uzeta u stvaranju nove – kultivisane vrste. Izoenzimski podaci ukazuju da je kukuruz izgubio oko 25% genetičkog diverziteta u odnosu na Balsas teozintu (Doebley

1990). Iako ovo može izgledati kao skroman gubitak diverziteta, on je sličan stepenu gubitka diverziteta kod drugih gajenih vrsta biljaka u poređenju sa njihovim divljim srođnicima (Doebley 1989). Neka novija istraživanja zasnovana na polimorfizmu nukleotida procenjuju da je u procesu domestikacije kukuruza došlo do gubljenja oko 30% diverziteta, što je grubo u saglasnosti sa rezultatima izoenzima (Goloubinoff et al. 1993, Hilton & Gaut 1998).

Gaut i saradnici (Hilton & Gaut 1998, Ezre-Walker et al. 1998) idu dalje u svojim procenama koristeći simulacije sjedinjavanja. Njihovi rezultati pokazuju da je usko grlo domestikacije trajalo između 500 i 2.000 godina, što je razumno vreme, dato i na osnovu arheoloških podataka (Smith 1995). Pretpostavlja se da je u proces domestikacije kukuruza bila najverovatnije uključena relativno mala ljudska zajednica unutar ograničenog geografskog areala. Stoga je veličina populacije za vreme uskog grla domestikacije procenjena na između 500 i 4.000 biljaka. Međutim, iako neki dokazi ukazuju da se zbio jednostruki događaj domestikacije, stvarni proces domestikacije je mogao biti daleko kompleksniji, sa susednim ljudskim zajednicama koje su mogle odvojeno da kultivšu teozintu ali da povremeno razmenjuju seme. Mora se imati na umu i da je bila moguća razmena gena između teozinte i kukuruza i nakon domestikacije, što može donekle da iskrivi našu sadašnju predstavu o procesu domestikacije. Takođe, savremene procene diverziteta Balsas teozinte mogu biti znatno veće od diverziteta određene lokalne populacije teozinte sa kojom je radio preistorijski čovek, što može prouzrokovati preceđen efekat samog procesa domestikacije (Vigouroux et al. 2002).

Novije QTL studije koje su se bavile evolucijom kukuruza potvrdile su ranu teozinta hipotezu (Beadly 1939) da modifikacija malog broja gena može dovesti do evolucije teozinte u kukuruz. Ove savremene analize su dodatno ukazale da se pre radi o genima koji imaju kvantitativni efekat, nego diskretan Mendelov efekat, zatim da važnu ulogu imaju i epistatični interakcijski efekti između QTL-ova. Dalje, ukazuju da važniju ulogu imaju QTL-ovi koji su odgovorni za proces razvoja osobina od značaja nego QTL-ovi koji su važni za definisanje ključnih osobina direktno. U svom radu Doebley (2004) daje pregled višegodišnjih istraživanja gde su uz pomoć QTL tehnologije mapiranja mapirali osobine po kojima se teozinta i kukuruz razlikuju. Mapirajući  $F_2$  populaciju identifikovali su QTL-ove na svih 10 hromozoma, što ih je navelo na zaključak da su geni uključeni u morfološku evoluciju kukuruza

razbacani po genomu. Takođe su identifikovali 5-6 regiona koji su imali posebno jak uticaj na fenotip. Ove analize su potvrdile ranije pretpostavke da su nasledne osobine po kojima se razlikuju kukuruz i teozinta definisane sa nekoliko major gena ili nekoliko blokova vezanih gena i dodatno sa većim brojem gena sa malim efektom. Međutim, nisu uspjeli da odgovore na pitanje da li su izdvojeni QTL-ovi pojedinačni major geni ili se radi o blokovima višestruko vezanih gena. Na primer, identifikovali su QTL za dužinu bočnih grana, pola cvasti, pojedinačne ili parne plevice i veličinu klipa na istom regionu hromozomskog kraka 1L. Razmatrane su osobine pojedinačno ali ni za jednu od posmatranih osobina nije utvrđeno razdvajanje po Mendelovim principima. U ovim studijama identifikovani su kandidati geni za određene osobine: *tb1* – gen za razgranatost teozinte, *tgal* – gen odgovoran za arhitekturu plevica teozinte.

Wei et al. (2007) navode da je kukuruz, kao gajena vrsta i kao model biološkog sistema za proučavanja genetike, evolucije i domestikacije žitarica od najvećeg javnog interesa. Iako genom kukuruza u osnovi predstavlja jednostavan diploid sa 10 parova hromozoma, njegova organizacija je veoma kompleksna. Primenjujući dva različita fingerprinting metoda sa istim setom bakterijskih hromozomskih klonova (BAC) izgradili su fizičku mapu koja pokriva 93,5% genoma kukuruza, upoređujući ga sa genomom pirinča. Studija poređenja je pokazala da su euhromatski regioni između pirinča i kukuruza veoma sačuvani. Nakon ograničavanja ovih regija otkrili su mnogobrojne preraspodele genoma. Definisani su dugački blokovi koji su se ponavljali unutar genoma kukuruza. Ovi blokovi su im omogućili da rekonstruišu hromosome pretka kukuruza. Oni su otkrili da je genom kukuruza nastao nakon dva kruga duplikacije genoma i to jednom ranije, pre nego što su se kukuruz i pirinč razdvojili, i jednom u skorije vreme, posle tetraploidizacije. Žitarice dele jednog zajedničkog pretka od pre 50 miliona godina i smatra se da veličina njihovih genoma značajno varira, dok je organizacija njihove genetičke mape znatno sačuvana. Kako je genom pirinča prvi kompletno sekvencioniran on sada služi kao standard za komparativne studije genoma žitarica. Takođe je sada sekvencioniran genom linije B73. Ranije genetičke analize koje su detektovala duplikacije gena ukazale su na to da postoje homologne regije kod kukuruza. Evolucione analize duplikacija gena kukuruza ukazale su na mogućnost da je kukuruz nastao alotetraploidijom, hibridizacijom dva neznatno različita pretka, pre nego jednostavnom

duplikacijom jednog pretka. Dok citogenetičke studije upućuju na to da je predak kukuruza vrsta koja je imala pet hromozoma, istraživanja zasnovana na podešavanju vezanih mapa kukuruza i pirinča navode na pretpostavku da se radilo o pretku koji je imao osam hromozoma. Ove mape čak ukazuju da je rana duplikacija kod pirinča prisutna i kod kukuruza, pretpostavljajući da se ta duplikacija dogodila pre razdvajanja pretka kukuruza i pirinča, i čini se da je ova duplikacija zajednička za sve ili gotovo sve žitarice. Procenili da su se predak sirka i dva pretka kukuruza razdvojili u isto vreme - pre oko 11,9 miliona godina. Dva moguća pretka kukuruza su se mogla ukrstiti znatno skorije, pre oko 4,8 miliona godina. Ovakvom hipotezom se mogu objasniti razlike u dupliciranim regionima genoma kukuruza.

Istraživanja domestikacije i evolucije kukuruza su pobudila velika interesovanja istraživača u dvadesetom veku i dalje se nastavljaju. Za postignute rezultate u oblasti istraživanja genoma kukuruza Barbara McClintock je za otkriće transpozona dobila Nobelovu nagradu 1983, dok je nobelovac George Beadle dobar deo svog života posvetio evoluciji i poreklu kukuruza. Međutim čini se da pored zavidnih rezultata koji su postignuti još uvek postoje mnoga pitanja koja čekaju odgovor.

### Putevi uvođenja kukuruza u naše krajeve

Četrnaestog marta 1493. (Hohlačev po Bekriću 1997) zajedno sa mnogim suvenirima koje je doneo Kolumbo, u Evropu je stigao kukuruz. Ubrzo potom životi hiljada ljudi starog kontinenta postali su vezani za ovu kulturu. Putevi uvođenja kukuruza u naše krajeve su malo poznati, ali prvi zapisi govore o uvođenju kukuruza preko Turske i Grčke ili preko Venecije duž Jadranske obale (Zonjić po Pavličiću i Trifunoviću 1966). Radić je 1872. pisao da se kukuruz prvi put sreće na prostorima bivše Jugoslavije 1572. godine u Dalmaciji, gde je stigao pomorskim putem iz Italije, a da se u Srbiji gaji od 1576. Različiti nazivi za ovu kulturu, koji su postojali na području bivše Jugoslavije, iako ne mogu biti čvrst dokaz, pokazuju da je kukuruz stizao na ove prostore iz različitih pravaca. Česte migracije stanovništva, ratovi i osvajački pohodi su snažno uticali na širenje pojedinih tipova kukuruza i njihovo prenošenje u druge rejone. Veliki broj područja koja se razlikuju po edafsko-klimatskim karakteristikama omogućio je različitim tipovima kukuruza povoljne uslove za održavanje i širenje. U rečnim dolinama i ravnica svoje mesto su našli kasni i srednje kasni tipovi, dok su se



u planinskim krajevima nastanili rani tipovi kukuruza.

Brown (1960) sugerira da su najverovatnije dve stare rase kukuruza: *Coastal Tropical Flint* i *Early Caribbean* bile prve koje su donesene u Evropu. Istraživanja Leng et al. (1962) iznose da su postojeće lokalne sorte Jugoistočne Evrope veoma malo srodne ovim rasama. Pretpostavlja se da prva introdukcija tvrdunaca sa Karipskih ostrva nije naišla na pogodno podneblje za svoje širenje. Međutim, kontinuirane kasnije introdukcije istraživača zapadne hemisfere donosile su i tvrdunce sa Meksičke visoravni i padina Anda koji su se zatim ukrštali sa ranije intodukovanim materijalom, čime nastaju bolje adaptirane sorte koje se zatim brže šire. Pretpostavlja se da su se ove prve introdukcije kod nas dešavale u 16. veku. U zavisnosti od uslova gajenja izdvojili su se rani i srednje rani tvrdunci. Takođe se pretpostavlja da su, u ovim ranim fazama introdukcije, tipovi tvrdunca i kokičara bili više zastupljeni zbog njihove sposobnosti da duže očuvaju vitalnost semena u dugotrajnom morskom transportu.

Pretpostavlja se da se treći, veći talas introdukcije rasama tvrdunaca Severne Amerike i rasama južnijih zubana desio kao rezultat francusko-engleskog osvajanja Severne Amerike. Prevedeno donete u centralnu Evropu, ove su se intodukovane sorte proširile u 18. veku i u naše krajeve, što je doprinelo formiranju sorti koje uspevaju i u nešto hladnijim uslovima.

Krajem 19. veka intodukovani su zubani američkog kukuruznog pojasa, što čini četvrti značajniji talas introdukcije kukuruza u Evropu. Ove populacije su se brzo širile ravnica i

dolinama reka, potisnuvši manje produktivne tvrdunce. U tom procesu nove populacije zubana su se ukrštale sa postojećim tvrduncima i tako formirale populacije evropskog kukuruznog pojasa, što je bila poslednja veća prirodna hibridizacija značajna za evoluciju kukuruza u Evropi (Trifunović 1978).

Prvi hibridi kukuruza na prostorima bivše Jugoslavije uvode se u proizvodnju 1953. godine, od kada lokalne slobodnoprašujuće sorte postepeno gube na značaju. Najšira varijabilnost unutar vrste nastaje u prirodnim uslovima kao rezultat kontinuiranog procesa variranja, ukrštanja i selekcije u veoma dugom vremenskom periodu i na velikom prostoru. Stoga lokalne slobodnoprašujuće populacije kukuruza predstavljaju potencijalno veliku rezervu genetičke varijabilnosti koja se može iskoristiti za stvaranje sintetičkih populacija široke genetičke osnove, koje bi bile stalni izvor za dobijanje komercijalnih samooplodnih linija. Uviđajući ovu činjenicu, kao i činjenicu da se prelaskom na hibridne sorte enormno smanjuje genetička varijabilnost gajenih useva kukuruza, naši istraživači su preduzeli aktivnosti u sakupljanju i čuvanju lokalnih populacija kukuruza, gotovo istovremeno sa uvođenjem hibrida u proizvodnu praksu. Prvo sistematsko sakupljanje lokalnih populacija kukuruza na teritoriji bivše Jugoslavije bilo je u periodu od 1961. do 1965. godine. Sakupljeno je oko 1.000 sorti iz Vojvodine, Slavonije i Pomoravlja. Institucije koje su učestvovala u ekspediciji prikupljanja uzoraka bile su Institut za kukuruz „Zemun Polje”, USDA i Jugoslovensko savezno udruženje istraživača. Sedamdesetih



Slika 2. Klip hibridnog kukuruza (gore u sredini) i klipovi nekoliko lokalnih populacija kukuruza (fotografija Vojka Babić)

Fig. 2. Hybrid corn ear (middle up) and several landraces ears (photo by Vojka Babić)



godina prošlog veka Institut za kukuruz „Zemun Polje” je nastavio sakupljanje uzoraka, tako da je broj domaćih sorti kukuruza u kolekciji skoro udvostručen – zaključno do matičnog broja 1759. Osamdesetih godina kolekcionisanje lokalnih populacija kukuruza na teritoriji bivše Jugoslavije je vršeno zaključno do matičnog broja 2247. Devedesetih godina kolekcionisanje je vršeno na teritoriji Bosne i Hercegovine – 10 sorti, okolina Ključa i Mrkonjić Grada. Poslednje kolekcionisanje je bilo 2001. godine na teritoriji Banata – 10 sorti, i 2002. godine u okolini Negotina, Žagubice, Bora, Bele Crkve i Tekije – 22 domaće populacije kukuruza, zaključno do matičnog broja 2259 (Sl. 2).

Prvo najkompleksnije proučavanje domaćih populacija predstavlja rad Pavličić & Trifunović iz 1966. godine. Na osnovu analize morfoloških osobina, populacije sakupljene širom bivše Jugoslavije klasifikovane su u 16 osnovnih agroekoloških grupa i dve evoluciono najmlađe grupe. Kasnije rađena reklasifikacija lokalnih populacija (Radović & Jelovac 1995), primenom metoda numeričke klasifikacije, uglavnom je potvrdila postojeće grupisanje, ali je dala bolju sliku odnosa između klasifikovanih grupa koji ukazuju na evoluciju tipova kukuruza u zemljama bivše Jugoslavije.

Moderno oplemenjivanje kukuruza nije počelo samo od sebe. Prethodio mu je dug period prirodne spontane selekcije koji je trajao oko 250 godina. Počeo je sa prvim introdukcijama u 16. veku i trajao do pojave prvih pisanih knjiga i radova o kukuruza koji se javljaju u drugoj polovini 19. veka. Sa aspekta moderne selekcije ovaj period je značajan zbog formiranja brojnih populacija velike genetičke divergentnosti, koje su nastale u uslovima gotovo prirodnog odabiranja, ukrštanja i prilagođavanja novim ekološkim staništima. Uticaj čoveka na odabiranje i formiranje ovih populacija je bio zanemarljiv. Pretpostavlja se da su to uglavnom bile sorte tvrdunaca, od najranijih osmaka do kasnijih višeredih tvrdunaca.

Krajem devetnaestog i početkom dvadesetog veka kukuruz postaje najznačajnija ratarska kultura na prostorima bivše Jugoslavije. Panonska nizija postaje najznačajnije područje gajenja kukuruza u evropskim razmerama. Postavši značajan privredni proizvod, kukuruz zavređuje pažnju učenih ljudi toga vremena. U ovom periodu nastaju prvi pisani radovi i knjige o kukuruza više autora (Radić 1872, Fleischmann 1942, Tavčar 1932, Nikolić 1927 po Radović & Gerić 1986). Istovremeno dolazi do nove, veće introdukcije sorti kukuruza tipa zubana koje su unapredili farmeri i naučni radnici američkog kukuruznog pojasa. Visokorodne

sorte zubana, kao što su Reid Yellow Dent, Silver King, Golden King, Golden Mine, Funk Yellow Dent, nalaze svoje mesto u ravninama i rečnim dolinama, na imanjima veleposednika iz Srema, Bačke, Slavonije i Baranje. U uslovima prirodne oplodnje dolazi do ukrštanja ovih sorti sa ranije gajenim tvrduncima nešto kraće vegetacije. Iz ovih međusortnih hibrida masovnom selekcijom nastaju naše poznate sorte: Rumski zlatni zuban, Vukovarski zuban, Šidski zuban, Korićev rani zuban, Mastadont i dr. (Trifunović 1986).

Doktor Vlada Trifunović je u ličnoj komunikaciji sa Kostom Popovićem, prvim rukovodiocem Odseka za selekciju kukuruza u Saveznom institutu za oplemenjivanje i proizvodnju bilja, došao do informacija kako je nastao Rumski zlatni zuban. Kosta Popović je kao mladi agronom radio na imanju rumskog vlastelinstva gde se u isto vreme (1903-1918) R. Fleischmann bavio selekcijom bilja. Tih godina je rumsko vlastelinstvo uvezlo iz Amerike sorte Golden Mine i Queen of Prairie. Iz potomstva hibrida ovih sorti Fleischmann je masovnom selekcijom stvorio Rumski zlatni zuban. Jedna količina uvezenih sorti je data Vukovarskom vlastelinstvu gde nastaje Vukovarski zuban. U Giborcima kod Šida iz sličnog materijala dr Grčić, na svom imanju, stvara sortu Grčićev Šidski zuban. Interesantno je navesti da inž. Laza Stojković (dugogodišnji direktor sadašnjeg Instituta za ratarstvo i povrtarstvo u Novom Sadu) objavljuje u izveštaju Ministarstva poljoprivrede br. 10 iz 1955. godine da su Fleischmann i Sharf iz sorte Queen of Prairie stvorili poznatu sortu Rumski zlatni zuban. Prvi svetski rat prekida rad sa ovom sortom ali se materijal prenosi, delom na državno dobro Belje, a delom ga Fleischmann prenosi na imanje Komplet u Mađarsku. Radeći na istom materijalu stvara sortu Flejšmanov zuban. Na poljoprivrednom dobru Belje inženjeri B. Ferlanc, Ravnikar, A. Petriček i M. Habeković iz rumskog materijala stvaraju Beljski zlatni zuban. Iz Beljskog zubana, kao polazne osnove, nastaju Topčiderski zuban i Novosadski zlatni zuban. Inženjer Stojković iz originalnog Flajšmenovog rada navodi da sav rumski materijal iz koga su kasnije izvedene sve ostale pomenute sorte vodi poreklo od jednog roditeljskog klipa br. 122 iz 1909. (Trifunović 1986). Šta ova činjenica može da znači sa aspekta genetičkog diverziteta je jedno veliko pitanje, posebno ako se imaju na umu informacije koje navodi Hadi (2005) da su linije koje vode poreklo iz Mindszentpuszta Yellow Dent (MYD) i Ruma izvora najčešće korišćene linije u stvaranju hibrida u oblasti Centralne Evrope u poslednjih 50 godina.

Pored napred navedenih sorti treba pomenuti i neke druge sorte koje su zauzimale značajnije proizvodne površine kao što je Korićev brzak (rana sorta zubana), Domaći žuti zuban iz Botinca, Maksimirski rani zuban, Hrvatica (sorta tvrduca koja se gajila u severozapadnom delu Hrvatske najverovatnije turskog porekla), Zaječarski višeredi tvrduca. Uopšteno, može se zaključiti da su najrasprostranjenije i najrodnije sorte zubana evropskog kukuruznog pojasa nastale masovnom selekcijom iz potomstava ukrštanja sorata zubana američkog kukuruznog pojasa sa do tada gajenim tvrdućima. Činjenica da su ranije gajeni tvrdući već bili dobro prilagođeni novim ekološkim uslovima učinila je da su ove novostvorene sorte bile bolje prilagođene uslovima Podunavlja, isticale su se boljom otpornošću na sušu i dobrim ranim porastom.

Veliku popularnost Rumski zuban je uživao i u susednoj Mađarskoj. Hadi (2005) navodi da je u periodu od oko 30 godina (1925–1955) ova sorta zauzimala oko polovinu oranica Mađarske pod kukuruzom. Autor smatra da je genetički izvor Ruma 122 najverovatnije nastao iz Ranog zlatnog (Korai Arany-Early Golden, što ukazuje na poreklo od Livingstonskog Early Golden ili Early Golden Mastodon) koji je najverovatnije nastao genetičkom mešavinom jedne ili više sorti Južnih Zubana (Uvezenih iz Američkog kukuruznog pojasa 1890-ih) i poboljšane sorte Rani banatski tvrduca (Caribbean type, Old Hungarian Yellow, sa 8-12 redova zrna), koji su se u to vreme gajili na Rumskom vlastelinstvu. Sorte stvorene od roditeljske biljke Ruma 122, u Mađarskoj su nosile nazive: „F“ Early Yellow Dent i „F“ Mezőhegyes Yellow Dent, kasnije poznat u Jugoslaviji kao Novosadski Flajšman. Ove sorte su odigrale značajnu ulogu i u kasnijem periodu stvaranja samooplodnih linija i hibridnih sorti u Mađarskoj. Na prostorima istočnog dela centralne Evrope Karipski tvrdući (introdukovani u 16. veku iz Španije preko Turske), dominirali su u proizvodnji kukuruza gotovo 400 godina. Početkom XIX veka pridružili si im se kokičari sa Anda (Chutucuno Chico, Chutucuno Grande) koji su stigli iz Italije, a nešto kasnije i tvrdući Severne Amerike (Pensilvanski osmoredi). Nakon velike Američke izložbe kukuruza u 19. veku u istočnu i centralnu Evropu doneseni su Južni zubani (Gourdseed, Shoepeg, Hickory King, Tuxpan) i zubani kukuruznog pojasa Amerike (Queen of the Prairie, Iowa Goldmine, Leaming, Funk Yellow Dent). Iz ukrštanja sa već gajenim sortama tvrdućaca nastaju nove sorte koje uzimaju primat u proizvodnji. Od ove polazne osnove, u procesu oplemenjivanja kukuruza na

istoku Centralne Evrope nastaju dva značajna heterotična izvora: Ruma i Mindszentpuszta (Hadi 2005). Sorte kukuruza nastale na području istoka Centralne Evrope imaju sasvim različitu genetsku osnovu od onih koje su nastale u kukuruznom pojasu Severne Amerike. Stoga ove sorte, nakon određenog unapređenja, mogu umnogome da oplemene već formirane heterotične izvore (Hadi 2006). Lokalni materijal može imati značajnu ulogu u unapređenju dosta korišćenih heterotičnih izvora, na šta ukazuju Radović i sar. (2000) i Vančetović i sar. (2010) u svojim radovima na ispitivanju heterotičnog potencijala lokalnih populacija. Obe grupe istraživača ukazuju na postojanje novog heterotičnog izvora u ovom materijalu, što svakako otvara mogućnost za unapređenje savremenog oplemenjivanja u uslovima umerenog pojasa.

Početna istraživanja na samooplodni kukuruza na prostorima bivše Jugoslavije su rađena gotovo istovremeno sa istraživanjima dr Shulla u Americi. Prve radove iz ove oblasti je objavio 1916. godine profesor Mandekić u berlinskom časopisu za oplemenjivanje bilja, a nešto kasnije 1939. izlaze radovi prof. dr P. Kvakana i akademika A. Tavčara (po Trifunović 1986). Stvaranjem linija u periodu između dva rata na Beljskom imanju bavio se i inž. Ravnikar. Ozbiljniji rad na ovoj problematici započet je tek nakon Drugog svetskog rata. U to vreme nije nas zaobišao period koji se odnosio na stvaranje međusortnih hibrida. Ovaj period je kratko trajao i nije dao značajne rezultate. Sa teorijske tačke gledišta značajnije rezultate nije trebalo ni očekivati, s obzirom na to da se pretežno radilo na ukrštanju najrodnijih sorti koje su bile evoluciono i genetički slične. U to vreme javljaju se američki međulinijiski hibridi pa je i to jedan od razloga za napuštanje koncepta međusortnih hibrida. Presudna je bila veća rodnost linijskih hibrida ali i bolja kontrola semenske proizvodnje (Trifunović 1986).

Na osnovu rezultata testiranja američkih linijskih hibrida odlučeno je da se intenzivnije koristi njihovo seme. U periodu između 1953-1956. u Jugoslaviju su uvezene značajne količine sledećih linija: WF9, 38-11, Hy, Oh7, L317, W32, W22, W117, M14, N6, A374, A375, W153R, W37A, K148, K150, C103. Neke od ovih linija imale su značajan uticaj na buduće programe oplemenjivanja. Poseban značaj imala je linija C105, koja je uvezena krajem pedesetih godina. Korišćena je kao tester i kao očinska komponenta većine dvolinijskih hibrida prvog ciklusa selekcije (ZPSC 1, ZPSC 3, ZPSC 4, ZPSC 6 i NSSC 70). Mora se naglasiti da je na ovaj način izvršena značajna introdukcija germplazme iz kukuruznog

pojasa Amerike na prostor bivše Jugoslavije. Pored toga preko međuinstitucionalne saradnje ova introdukcija je imala značaj i za druge zemlje Jugoistočne Evrope i šire.

Prvi domaći hibridi nastali ukrštanjem linija koje vode poreklo iz lokalnih populacija bili su ozbiljna konkurencija uvezenim američkim hibridima i ubrzo su postali vodeći hibridi na ovim prostorima. Selekcija je istovremeno započeta u više centara: Zemun Polje, Novi Sad, Zagreb, Osjek, Kragujevac, Zaječar i Kruševac. Bile su uključene sledeće sorte: Rumski zlatni zuban, Vukovarski i Šidski zuban, Maksimirski žuti zuban, Lokalni tvrduvac i Lokalni zuban iz okoline Zagreba, Novosadski zlatni zuban, Bankut Bajša, Flajšmanov zuban, Vukovarski, Beljski, Korićev zuban, Topčiderski zuban, lokalne sorte zubana i tvrduvaca iz Pomoravlja i Šumadije, Timočki višeredi žuti tvrduvac, Pečki žuti zuban i Kosovski dugoklasi. Ivanović i sar. (2002) izdvajaju četiri linije poreklom iz lokalnih populacija koje su imale veliki uticaj na oplemenjivačke programe u našim institutima: NS796 - iz Vukovarskog žutog zubana; R70Ž - iz populacije Rumskog žutog zubana; NS568 - nastala pedigre selekcijom iz ukrštanja jedne linije BSSS osnove sa adaptiranim materijalom iz Panonske nizije; i ZPPE25-10-1 - nastala pedigre selekcijom iz ukrštanja jedne linije Lancaster osnove i linije ZPPE25-10 iz populacije Pečkog žutog zubana. Ove linije su bile komponente vodećih komercijalnih hibrida: NSSC 70, ZPSC 46a, NSSC 640 i ZPSC 677, a neki od njih, zbog zahteva potrošača, se još uvek nalaze na paleti komercijalnih hibrida koja se nudi tržištu. Procenjuje se da su ovi hibridi, zajedno sa još 5 hibrida (do momenta objavljivanja ovih podataka - 2002) bili realizovani na blizu sedam miliona hektara što čini celokupnu petogodišnju proizvodnju kukuruza na površinama tadašnje Jugoslavije (Ivanović i sar. 2002).

U novije vreme u Institutu za kukuruz Zemun Polje se rade ispitivanja kolekcionisane germplazme na sledeća svojstva: tolerantnost na sušu, tolerantnost na herbicide, traže se novi izvori citoplazmatske muške sterilnosti (CMS), novi izvori za povećanje sadržaja dostupnog fosfora u zrnu kukuruza (Babić i sar. 2009, Babić i sar. 2010, Babić i sar. 2011, Ignjatović-Micić i sar. 2010, Vančetović i sar. 2009). U lokalnim populacijama mogu se naći izvori za ranostasnost, dužinu klipa, veliki broj redova zrna, dužinu zrna i težinu zrna. Takođe mogu poslužiti i kao izvor prirodne otpornosti na bolesti, štetočine i abiotički stres ili kao izvori za različita specifična svojstva.

Ipak, poboljšanju lokalnih populacija nije posvećena odgovarajuća pažnja pa su one vremenom gubile na značaju sa aspekta modernog oplemenjivanja. Kako i koliko će se iskoristiti raspoloživa varijabilnost u mnogome zavisi od rada i sredstava koji će se uložiti u dugoročne programe oplemenjivanja. Primeri zemalja koje su ovakvim programima dale odgovarajući značaj pokazuju da njihova realizacija indirektno vodi u povećanje ekonomske dobiti u proizvodnji kukuruza.

## Zaključak

Za razliku od drugih gajenih vrsta kao što su pšenica ili pirinač, kukuruz u prirodi nema tako očiglednog divljeg srodnika. Stoga je identifikacija divljeg pretka bila misterija za istraživače u dugom nizu godina. U arheološkim nalazima ostaci kukuruza se pojavljuju iznenada i bez brojnih prelaznih oblika, što je dodatno otežalo rešenje ove zagonetke. Nakon višedecenijske debate u istraživačkim krugovima se napravio konsenzus - teozinta je divlji predak kukuruza. Međutim, brojna su pitanja na koja je trebalo dati odgovor. Sa razvojem nauke, uz dostupnost novih tehnika u molekularno-genetičkim istraživanjima, otvarale su se i nove mogućnosti za rešavanje ovog problema. Iako se čini da smo danas na pragu razrešenja tajne nastanka kukuruza kao gajene vrste kakvu danas poznajemo, još uvek nismo dobili precizan odgovor na ključno pitanje: kakva je priroda genetičkih transformacija koje su se dogodile kod teozinte i dovele do formiranja tako različitog novog fenotipa, u kvalitativnom smislu, kakav danas poseduje kukuruz?

Sa otkrićem Novog sveta kukuruz je ubrzo postao ratarska kultura od ključne važnosti i za narode koji ga do tada nisu poznavali. Posebno dobre uslove za svoj razvoj i širenje kukuruz je našao u tzv. evropskom kukuruznom pojasu koji obuhvata i područje bivše Jugoslavije. Razvoj i unapređenje ove kulture u našim krajevima dobrim delom su išli u korak sa unapređenjem kukuruza u razvijenim zemljama, pre svega u Americi. Hibridi su vremenom uzeli primat u komercijalnoj proizvodnji. Sa druge strane vodilo se računa o čuvanju i konzervaciji starih populacija u cilju očuvanja diverziteta vrste. Formirana je banka gena za kukuruz u Institutu za kukuruz „Zemun Polje“. Još davnih šezdesetih godina prošlog veka istraživači su naglašavali značaj germplazme evropskog kukuruznog pojasa za savremeno oplemenjivanje jer je prilagođena umerenim klimatskim uslovima i dužini dana. Dodatnu vrednost ovom materijalu daje i činjenica da je

nastao u dugom vremenskom periodu u uslovima gotovo prirodnog ukrštanja i prilagođavanja, što je sigurno dovelo do razvoja nove varijabilnosti koja može naći svoju upotrebu u savremenom oplemenjivanju kukuruza. Linije koje su dobijene uz učešće domaće adaptirane germplazme i koje su ostvarile snažan pozitivan uticaj na domaće programe oplemenjivanja kukuruza su još jedna dodatna smernica u kom pravcu treba da ide savremeno domaće oplemenjivanje. U novije vreme sve se više govori o značaju povećanja diverziteta komercijalnog hibridnog materijala, pa i sa ovog aspekta adaptirane lokalne populacije, sačuvane u banci gena, mogu da odigraju značajnu ulogu.

## Literatura

- Babić V, Vancetović J, Vidaković M, Kravić N, Prodanović S, Anđelković V (2009): Identification of drought tolerant maize accessions by two step cluster analysis. 19<sup>th</sup> EUCARPIA Conference, Ljubljana, Slovenia, Book of Abstracts, 23
- Babić V, Ignjatović-Mićić D, Vančetović J, Mladenović-Drinić S, Anđelković V, Kravić N (2010): Genetički resursi kukuruza u Srbiji. Šesti naučno-stručni simpozijum iz selekcije i semenarstva Društva selekcionara i semenara Republike Srbije, Vršac. Zbornik abstrakata, 3
- Babić V, Vančetović J, Prodanović S, Babić M., Anđelković V (2011): Klasifikacija lokalnih populacija kukuruza tolerantnih na sušu u divergentne grupe. IV Simpozijum sekcije za oplemenjivanje organizama Društva genetičara Srbije. Kladovo, Zbornik abstrakata, 129
- Beadle GW (1932): Studies of *Euchlaena* and its hybrids with *Zea*. I. Chromosome behavior in *Euchlaena mexicana* and its hybrids with *Zea mays*. Z. Abst. Vererb. 62: 291-304
- Beadle GW (1939): Teosinte and the origin of maize. J. Hered. 30: 245-247
- Beadle GW (1980): The ancestry of corn. Scientific American 242: 112-119
- Bekrić V (1997): Upotreba kukuruza. Institut za kukuruz „Zemun Polje“, Zemun-Beograd. 20
- Benz FB (2001): Archaeological evidence of teosinte domestication from Guila Naquitz, Oaxaca. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98: 2104-2106
- Benz FB, Iltis H (1990): Studies in archaeological maize I: The “wild” maize from San Marcos cave reexamined. American Antiquity 55: 500-511
- Brown WL (1960): Races of maize in West India. NAS-NRS. Publ. 792. Washington, USA.
- Collins GN (1919): Structure of the maize ear as indicated in *Zea-Euchlaena* hybrids. J. Agric. Res. 17: 127-135
- Doebley JF (1989): Isozymic evidence and the evolution of crop plants. In: DE Soltis, PS Soltis (ed.), Isozymes in Plant Biology, Portland, Dioscorides Press, 165-191
- Doebley JF (1990): Molecular evidence and the evolution of maize. Econ. Bot. 44: 6-27
- Doebley JF (2001): George Beadle's Other Hypothesis: One-Gene, One-Trait. Genetics 158: 487-493
- Doebley JF (2004): The Genetics of maize evolution. Annu. Rev. Genet. 38: 37-59
- Doebley JF, Goodman MM, Stuber CW (1984): Isozymic variation in *Zea* (Gramineae). Sist. Bot. 9: 203-218
- Emerson RA, Beadle GW (1932): Studies of *Euchlaena* and its hybrids with *Zea* II. Crossing over between the chromosomes of *Euchlaena* and those of *Zea*. Z. Indukt Abstamm Ver. 62: 305-315
- Eyre-Walker A, Gaut RL, Hilton H, Feldman DL, Gaut BS (1998): Investigation of the bottleneck leading to the domestication of maize. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95: 4441-4446
- Fleischmann R (1942): 33 Jahre Maiszüchtung. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 24.
- Goloubinoff P, Paabo S, Wilson AC (1993): Evolution of maize inferred from sequence diversity of an Adh2 gene segment from archaeological specimens. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90: 1997-2001
- Grant UJ, Hathaway WH, Timothy DH, Cassalet CD, Roberts LM (1963): Races of maize in Venezuela. NAS-NRC, Washington
- Hadi G (2005): Maize varieties grown in Eastern Central Europe between 1938 and 1983. Acta Agronomica Hungarica 52: 421-438
- Hadi G (2005): Contribution of the breeding methods used by Rudolf Fleischmann to the development of the Ruma maize heterosis source. Cereal Research Communications. 33: 509-516
- Hadi G (2006): Maize varieties in Eastern Central Europe in the first decades of the 20<sup>th</sup> century. Acta Agronomica Hungarica 54: 69-82
- Hallauer AR, Miranda JB (1988): Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 375-405
- Hilton H, Gaut BS (1998): Speciation and domestication in maize and its wild relatives: evidence from the *globulin1* gene. Genetics 150: 863-872
- Ignjatović-Mićić D, Ristić D, Anđelković V, Babić V (2010): Genetic diversity in maize local populations assessed by morphological traits and molecular markers. 2<sup>nd</sup> International Symposium on Genomics of Plant Genetic Resources. Bologna, Book of Abstracts, 136
- Iltis HH (1972): The taxonomy of *Zea mays* (Gramineae). Phytologia 23: 248-249
- Iltis HH (1983): From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. Science 222: 886-894
- Iltis HH (2000): Homeotic sexual translocations and origin of maize (*Zea mays*, Poaceae): a new look at an old problem. Econ. Bot. 54: 7-42
- Ivanović M, Vasić N, Trifunović V, Vidojević Ž, Vuković M, Jakovljević L, Jovandić N (2002): Inbred linije koje su obeležile jugoslovensku selekciju kukuruza. Zbornik radova Naučnog instituta za ratarstvo i povrtarstvo Novi Sad 36: 301-310
- Leng ER, Tavčar A, Trifunović V (1962): Maize of Southeastern Europe and its potential value in breeding programs elsewhere. Euphytica 11: 263-272
- Longley AE (1941): Chromosome morphology in maize and its relatives. Bot. Rev. 7: 263-289.
- Mangelsdorf PC, Reeves RG (1938): The origin of Indian corn and its relatives. Texas Agric. Exp. Station Bulletin 574, College Station, TX
- Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman MM, Sanchez J, Buckler ES, Doebley JF (2002): A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 6080-6084
- Pavličić J, Trifunović V (1966): Prilog poznavanju nekih značajnijih ekotipova kukuruza gajenih u Jugoslaviji i njihova klasifikacija. Arhiv za poljoprivredne nauke 19: 44-62
- Piperno DR, Flannery KV (2001): The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: new accelerator mass spectrometry dates and their implications. Proc. Natl. Acad. USA 98: 2101-2103
- Radić D (1872): Sve o kukuruzu. Društvo za poljsku privredu, Beograd
- Radović G, Gerić I (1986): Lokalne sorte kukuruza na tlu Jugoslavije i njihov značaj u oplemenjivanju. U: Genetika i oplemenjivanje kukuruza. Zbornik radova naučnog skupa, 11-12 decembar, Beograd-Zemun, 169-185.

- Radović G, Jelovac D (1995) Genetički resursi u oplemenjivanju kukuruza. u: Oplemenjivanje, proizvodnja i iskorišćavanje kukuruza - 50 godina Instituta za kukuruz 'Zemun Polje', 28-29 septembar, Beograd-Zemun, 17-27
- Radović G, Muminović J, Jelovac D (2000): Local maize germplasm: Potentially valuable breeding material. *Genetika* 32: 221-234
- Shuman KM (1904): Mais und Teosinte. In P. Ascherson für Festschrift, ed. I Urban, P Graebner, pp. 137-157. Leipzig: Verlag von Gebrüder Borntraeger
- Smith BD (1995): The emergence of agriculture. New York: Freeman. 230
- Tavčar A (1932): Nasledjivanje dlakavih lisnih rukavaca kod kukuruza (*Zea mays* L.). Jugoslovenska akademija znanosti i umetnosti. Zagreb. Rad 244.
- Trifunović V (1978): Maize production and maize breeding in Europe. in: Walden D.B. (ur.) Maize Breeding and Genetics, New York: Wiley, 41-57
- Trifunović V (1986): Četrdeset godina moderne selekcije kukuruza u Jugoslaviji. U: Genetika i oplemenjivanje kukuruza. Zbornik radova naučnog skupa, 11-12 decembar, Beograd-Zemun, 5-46
- Wei F, Coe E, Nelson W, Bharti AK, Engler F, Butler E, Kim HR, Goicoechea JL, Chen M, Lee S, Fuks G, Sanchez-Villeda H, Schroeder S, Fang Z, McMullen M, Davis G, Bowers JE, Paterson AH, Schaeffer M, Gardiner J, Cone K, Messing J, Soderlund C, Wing RA (2007): Physical and Genetic Structure of the Maize Genome Reflects Its Complex Evolutionary History, available at <http://www.plosgenetics.org/article/info:doi/10.1371/journal.pgen.0030123>
- Vančetović J, Jankuloski Lj, Božinović S, Dodig D (2009): The effects of cytoplasmic male sterility and xenia on the chemical composition of maize grain. *Genetika* 41: 95-106
- Vančetović J, Mladenović-Drinić S, Babić M, Ignjatović-Mičić D, Anđelković V (2010): Maize Genebank collections as potentially valuable breeding material. *Genetika* 42: 9-11
- Vigouroux Y, McMullen M, Hittinger CT, Houchins K, Schulz L (2002): Identifying genes of agronomic importance in maize by screening microsatellites for evidence of selection during domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 9650-9655
- Vinson A (1877): Extraits de correspondance. *Bull. Soc. Acclim.* 24: 580-584

## The Origin and Evolution of Maize and its Introduction into South-Eastern Europe

Vojka Babić • Mile Ivanović • Milosav Babić

**Summary:** The origin and evolution of maize has been attracting attention of researchers of different profiles for decades. Although a few researchers in our country have explicitly been dealing with these issues, it is necessary to survey studies within this field. Not only because of educational reasons, but also because revealing secrets on the origin and evolution provides knowledge about maize genome, which can influence the improvement of current breeding of this very important crop. The enhancement of genetic variability of commercial material is another crucial challenge faced by maize breeders. Therefore, a segment of this study is a reminder indicating that collected and described landraces conserved in the genebank of the Maize Research Institute "Zemun Polje" are germplasm valuable to breeding programmes intended for moderate climate. Some inbred lines (ZPPE25-10-1; NS796; R70Ž; NS568) developed in our scientific institutions using adapted landraces were of a great commercial importance for maize breeding programmes. However, little has been done on the improvement of landraces. Consequently, it is our opinion that some breeding efforts should be aimed at this topic in order to provide further progress in the maize breeding improvement.

**Key words:** domestication, evolution, maize, plant introduction, teosinte