

SIRAK U USLOVIMA ABIOTIČKOG STRESA I. STRES IZAZVAN SUŠOM

Sikora, V.¹, Berenji, J., Maksimović, Livija, Popović, Vera

IZVOD

Sirak kao biljna vrsta tropskog porekla ima određene fiziološke predispozicije za tolerantnost prema nepovoljnim uslovima spoljne sredine. Genetski potencijal sirka za prinos je ipak u znatnoj meri limitiran usled delovanja abiotičkog stresa. Stres izazvan nedostatkom vlage predstavlja najznačajniji abiotički uticaj kome biljke mogu biti izložene tokom cele vegetacije. Kod sirka je zabeleženo i opisano nekoliko fizioloških faktora tolerantnosti prema suši. Pomoću analize molekularnih markera identifikovani su genomski regioni odgovorni za pre- i post-flowering tolerantnost. Za stvaranje elitnih roditeljskih linija sirka tolerantnih prema suši neophodna je integracija fiziologije, agronomije i molekularne biologije.

Ključne reči: abiotički stres, sirak, suša, tolerantnost

UVOD

Maksimalni zabeležen prinos zrna sirka je 21 t ha⁻¹ (Wittwer, 1980), ali prosečni prinosi u svetu iznose tek 1,36 t ha⁻¹ (FAO, 2010). U praksi se iskoristi između 5 i 15 % od genetičkog potencijala za prinos. Pored nivoa primenjene tehnologije (Sikora, Berenji, 2011), značajan uticaj na ovakvo stanje imaju biotički, a pre svega abiotički faktori. Dok biotički faktori redukuju potencijal za prinos u uslovima specifičnim za razvoj patogena, najveće smanjenje prinosa nastaje usled delovanja abiotičkih faktora (Kramer, Boyer, 1995). Abiotički stres limitira rast, razvoj i produkciju biljaka u različitom stepenu, zavisno od intenziteta i dužine delovanja. Procenjuje se da biljke usled delovanja abiotičkog stresa postižu samo oko 25 % svog potencijala (Boyer, 1982).

Termin stres je izveden od latinske reči *stringere*, koja označava ograničavajuću silu. Sa aspekta biljne proizvodnje, Grime (1979) definiše stres kao spoljašnje ograničenje koje limitira nivo produkcije suve materije tokom cele ili dela vegetacije ispod genetičkog potencijala. Jones i Jones (1989) su kao odgovor biljaka na stres u definiciji termin produkcija suve materije zamenili terminom ekonomski prinos.

U situaciji kada nije moguće modifikovati spoljnu sredinu u toj meri da se potrebe biljaka zadovolje, oplemenjivači i genetičari traže način da modifikacijama prilagode biljke nepovoljnim

¹ Dr Vladimir Sikora, dr Janoš Berenji, dr Livija Maksimović, dr Vera Popović, Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksima Gorkog 30, Novi Sad

uslovima radi dobijanja ekonomski opravdanog prinosa (Epstein et al., 1980). Ovakav pristup podrazumeva modifikacije konvencionalnih biljnih vrsta putem selekcije radi unapređenja njihove adaptabilnosti prema stresnim uslovima. Prvi preduslov za uspešnu selekciju je postojanje varijabilnosti u postojećem materijalu, a drugi, da je varijabilnost kontrolisana signifikantnim genetičkim komponentama. Ipak, u nekim situacijama genetički napredak preko oplemenjivanja biljaka je veoma spor, zahvaljujući kompleksnoj i dvosmislenoj prirodi osobina poput tolerantnosti prema stresu. Molekularnom analizom genoma na nivou DNK se proces oplemenjivanja može ubrzati jer su DNK sekvence iste u svim živim ćelijama biljaka, bez obzira na razvoj i fiziološko stanje tkiva. Tehnologija DNK markera obezbeđuje novi izvor informacija i predstavlja podstrek za modifikovanje konvencionalnih metoda oplemenjivanja. Ova tehnologija je uključena u programe oplemenjivanja najznačajnijih biljnih vrsta širom sveta i pomaže istraživačima pri transferu i kombinovanju poželjnih gena sa visokom preciznošću (Mohan et al., 1997).

Abiotički stres se kod sirka definiše preko tri kategorije: voda, temperatura i ishrana. Ekstremne temperature, kako vrućina tako i hladnoća, predstavljaju stresni faktor u mnogim regionima, ali pošto se ova biljna vrsta u najvećoj meri gaji u aridnim regionima, najozbiljniji limitirajući faktor u proizvodnji sirka je stres izazvan sušom. Ishrana, koja pored makroelemenata uključuje i mikroelemente, može takođe u određenim uslovima predstavljati ozbiljan faktor koji ograničava potencijal za prinos.

STRES IZAZVAN SUŠOM

Suša se može definisati na dva načina. Meteorološka suša se definiše kao vremenski period u kome je suma padavina niža u odnosu na višegodišnji prosek. Sa agronomskog aspekta suša mora biti definisana kao funkcija razvoja biljaka i ona sadrži podatke o dužini i intenzitetu deficita vode (Maksimović, Dragović, 2002, 2004). Obe ove komponente zavise od snabdevenosti zemljišta vodom u vreme setve i atmosferskih padavina tokom razvoja biljaka (Dragović et al., 2004). Otpornost prema suši predstavlja sposobnost biljaka da donesu iskoristiv prinos u uslovima kada ostale biljke to nisu u stanju. Pošto je suša kompleksna pojava, za tolerantnost sirka prema deficitu vlage zaslužno je više faktora.

Uticaj suše na biljke sirka

Odgovor biljaka sirka na stres od suše zavisi od faze rasta i razvoja u kojima se suša javlja. Na osnovu toga su Pauli et al. (1964) podelili razvoj biljaka sirka u tri stadijuma. Prvi stadijum (GS1) je vegetativni koji počinje klijanjem i završava diferencijacijom metlica. Drugi stadijum (GS2) je reproduktivni (pre-flowering) i traje od diferencijacije metlice do završetka cvetanja. Treći stadijum (GS3) počinje posle završetka cvetanja i traje sve do fiziološke zrelosti zrna (post-flowering). Ovakva podela je veoma praktična sa aspekta klasifikacije reakcije na sušu, pošto je u svakom stadijumu ona kontrolisana drugačijim genetičkim mehanizmom (Rosenow et al., 1997a-c).

Tolerantnost prema suši u GS1 je značajna osobina pogotovo za „oštrija“ proizvodna područja gde interakcija između genotipa i spoljne sredine počinje sa setvom i klijanjem zrna. Klijanje sir-

ka se u značajnoj meri odvija pod uticajem temperature i količine pristupačne vlage u zemljištu i kvaliteta semena (Evans, Stickler, 1961; Howarth et al., 1997). Kao osnovni razlozi redukcije klijanja i nicanja su nedostatak vlage i niske temperature zemljišta (Soman, 1990) ili loš kvalitet semena koji zavisi od genotipa, uslova proizvodnje i skladištenja (Mortlock, Vanderlip, 1989). Postojanje razlika u klijanju i nicanju između genotipova sirka u različitom nivou zemljišnog vodenog stresa navode Smith et al. (1989) i Gurmu i Nailor (1991).

Pri pojavi suše u kasnijim stadijumima rasta i razvoja biljaka definisane su i karakterizovane dve reakcije različite fenotipske ekspresije (Rosenow, Clark, 1981). Sirkovi osetljivi u GS2 (pre-flowering) u uslovima stresa usled suše ispoljavaju simptome poput uvijanja listova, sušenja krajeva listova, odlaganja cvetanja, efekat sedla kada samo biljke na krajevima parcele formiraju metlice i slabe ekspanzibilnosti metlice (Rosenow et al., 1997a-c). Redukcija prinosa u ovom slučaju nastaje usled smanjenja metlica i broja zrna.

Nedostatak vlage tokom GS3 (post-flowering) stadijuma može značajno redukovati prinose usled nemogućnosti biljaka da kompletiraju nalivanje zrna. Sirkovi osetljivi na post-flowering stres od suše u uslovima nedostatka vlage ispoljavaju simptome poput redukcije veličine zrna, značajnog odumiranja listova i stabla (Rosenow et al., 1997a-c). Usled remobilizacije ugljenih hidrata iz stabla sa ciljem kompletiranja procesa nalivanja zrna dolazi do slabljenja stabla i do razvoja bolesti (*M. phaseolina*), čime se biljke dalje iscrpljuju što rezultira padanjem biljaka. Post-flowering stres od suše je usko povezan sa odumiranjem listova odnosno smanjenjem procenta zelene lisne mase (Wanous et al., 1991). Borrell et al. (2000a) navodi da „staygreen” reakcija u značajnoj meri doprinosi povećanju prinosa u nepovoljnim, dok nema uticaja u povoljnim uslovima. Selekcija na staygreen je širom sveta rezultirala identifikacijom i razvojem inbred linija, sorti i hibrida sa povećanom rezistentnošću prema suši (Henzell et al., 1992; Rosenow et al., 1997a-c; Mahalakshmi, Bidinger, 2002).

U ogledima sa sirkom metlašem zabeležena je visokosignifikantna povezanost između komponenti kvaliteta metlice i uslova spoljne sredine. Broj peteljki po metlici se povećava u uslovima veće dnevne temperature vazduha, a smanjuje sa povećanjem vlažnosti vazduha. Finoća peteljki je u pozitivnoj korelaciji sa prosečnom dnevnom temperaturom vazduha i sumom temperatura tokom vegetacije, dok je u vlažnijim uslovima koeficijent finoće veći, odnosno finoća peteljki manja (Sikora et al., 2011, 2013).

Faktori tolerantnosti sirka prema suši

S obzirom da genotipovi različito reaguju na stres izazvan sušom, mora se razmatrati nekoliko mehanizama tolerantnosti. Rezistentnost prema suši sadrži dve komponente i to izbegavanje i tolerantnost (Levitt, 1980; Jones et al., 1981). Najranija istraživanja na sirku govore o tome da je najefektniji način redukovanja gubitaka prinosa usled vodnog stresa korišćenje ranozrelih genotipova, čime bi se izbegla suša krajem vegetacije (Blum, 1979). U mnogim regionima sveta je gajenje genotipova kratke vegetacije još uvek uobičajena praksa, iako to tehnički nije mehanizam tolerantnosti prema suši (Smith, Frederiksen, 2001). Izbegavanje suše podrazumeva kompletiranje razvoja biljaka do vremena pojave vodenog deficita. Manipulacije sa vremenom setve mogu obezbediti da se najveći deo razvoja biljaka odvija u uslovima niže evaporacije, ali on zavisi od temperaturnih uslova. Sa druge strane gajenje ranozrelih hibrida i sorti je u visokoj korelaciji sa prinosima. Izbegavanje suše može biti relativno efikasan metod kontrole gubitaka

usled vodnog stresa, ali u mnogim regionima nije izvodljiv usled nekonstantnih vremenskih uslova i gubitka potencijala za prinos gajenjem genotipova kratke vegetacije (Dalton, 1967).

Fenotipska manifestacija pre- i post-flowering tolerancije prema suši je po navodima fiziologa kod sirka rezultat nekoliko fenotipskih i fizioloških osobina. Osobine povezane sa tolerantnošću prema suši su povezane sa osobinama poput tolerantnosti prema visokim temperaturama, osmotskom regulacijom (Basnayake et al., 1995), transpiracionom efikasnošću (Muchow et al., 1996), osobinama korenovog sistema i epikularnim voskom (Maiti et al., 1984). Većina ovih osobina nema praktičan značaj za programe unapređenja proizvodnje sirka zbog teškoća pri njihovoj evaluaciji i selekciji.

Mehanizmi tolerancije prema suši se u kasnijim fazama vegetacije mogu podeliti u dve kategorije. Jedan tip tolerancije je povezan sa faktorima koji omogućavaju biljkama da nastave produktivnost tokom stresa, održavanjem visokog vodenog statusa u tkivima. Ovo je moguće ukoliko dolazi do morfoloških promena korena, redukcije efektivne površine listova i stomatalne kontrole transpiracionog gubljenja vode. Drugi tip je povezan sa mehanizmima koji omogućavaju biljkama da prežive stres ukoliko vodeni status opada (Jordan, Monk, 1980; Reddy et al., 2011; Young, Long, 2000).

Faktori tolerantnosti prema nedostatku vlage kod sirka su sledeći:

1) Tokom venuća biljke savijaju listove tako da se smanjuje transpiraciona površina i sama transpiracija, manji broj sitnih stoma koje se odlikuju veoma povoljnim načinom funkcionisanja, jer se ne zatvaraju potpuno ni u uslovima najžešće suše. Zahvaljujući tome sirak je sposoban da za vreme nedostatka vlage transpiraciju svede na minimum, ali da se protok vode kroz biljku ipak ne zaustavi potpuno. U uslovima suše, kada zahvaljujući ovakvom načinu funkcionisanja stominog aparata sirak još uvek životari, druge biljne vrste, manje tolerantne na nedostatak vlage potpuno zatvaraju svoje stomine otvore i time dolazi do zaustavljanja životnih procesa, a kasnije ako ovo stanje potraje i do uginjavanja biljaka.

2) Deblji epidermis i voštana prevlaka na biljkama utiču na smanjenje transpiracije.

3) Dobro razvijen korenov sistem, dvostruko više korenovih dlačica u odnosu na kukuruz, gusto prožima veliki deo zemljišta i efikasno usvaja i teže pristupačnu vodu i hraniva, adsorpciona površina korena je dvostruko veća u odnosu na kukuruz.

4) U poređenju sa kukuruzom sirak je manje robusna biljka, te je i njegov indeks lisne površine (LAI) manji od kukuruza, biljke imaju relativno malu lisnu površinu u odnosu na površinu korena.

5) Tokom suše se zaustavlja rast, savijaju listovi i biljke prelaze u stanje dormancije, a nakon prolaska stresa nastavljaju sa rastom.

6) Sirak ima mali transpiracioni koeficijent.

7) Staygreen svojstvo sirka za zrno, tj. dugo zadržavanje fotosintetičke aktivnosti listova najbolje se uočava po tome da listovi ostaju zeleni sve do prvog mraza, što u praksi znači da sirak sazreva na zelenom stablu. Stay green reakcija redukuje stres od suše i poleganje, što je direktno povezano sa uginućem biljaka. Polegle biljke ne mogu se žeti kombajnom i kod osetljivih hibrida štete mogu iznositi 20-55%.

8) Osmotska regulacija (OR) obuhvata neto akumulisanog rastvora u ćelijama kao reakciju na količinu vodenog potencijala ćelija. Ukoliko se osmotski potencijal ćelija smanjuje, povlači se voda u ćelije da bi se održao turgor. Osmotska regulacija je značajna jer omogućava biljkama da zadržavaju veći turgor u uslovima deficita vlage, a time se podržava rast u uslovima stresa.

Sirak ima relativno visoku osmotsku regulaciju u odnosu na kukuruz. Osmotska regulacija ima direktan pozitivan efekat na prinos sirka u uslovima stresa od suše (Ludlow, Muchow, 1990; Santamaria et al., 1990). Efekat OR se pripisuje povećanju obima korena, dužine korenovih dlačica i ekstrakcije zemljišne vlage (Tangpremsri et al., 1991a, 1991b). U uslovima ograničene vlage uticaj OR na prinos je i do 30% (Ludlow, 1993).

Genetička osnova nasleđivanja tolerantnosti sirka prema suši

Genotipovi visokog potencijala za prinos moraju imati morfološke ili genetičke sposobnosti za toleranciju vodenog stresa. U različitim programima unapređenja proizvodnje sirka u svetu je učinjen značajan napredak u identifikaciji, ekspresiji i genetičkoj kontroli ovih osobina (Blum, 1979; Howarth et al., 1997; Rosenow et al., 1997a-c).

Prema navodima Wenzela (1991) tolerantnost klijanaca prema suši je pod kontrolom aditivnih efekata i ova osobina ima visoku heritabilnost. Relativna magnituda ovih efekata je minimalna u poređenju sa varijacijom efekata temperature zemljišta. Iz tog razloga se ispitivanja u ovoj oblasti više fokusiraju na toleranciju prema ekstremnim temperaturama.

Dok fiziološka osnova pre-flowering stresa od suše nije poznata, genetička osnova je definisana. Pošto je procena stresa u ovom stadijumu prvenstveno subjektivna i povezana sa više fenotipskih karakteristika, relativno je malo rađeno na determinaciji nasleđivanja ovog svojstva (Rosenow et al., 1997a-c). Razvoj tehnologije molekularnih markera je omogućio oplemenjivačima bolji uvid u nasleđivanje ove osobine. Tuinstra et al. (1996) su iz ukrštanja Tx7078 x B35 izdvojili inbred liniju i identifikovali šest različitih lokusa koji su specifično povezani sa pre-flowering tolerantnošću prema suši. Ovi lokusi obuhvataju oko 40% ukupne fenotipske varijacije za prinos i detektovani su u različitim uslovima stresa od suše. Kebede et al. (2001) navode da rezistentnost prema suši u GS2 stadijumu ima visoku heritabilnost u širem smislu i u ukrštanjima SC56 x Tx7000 su identifikovali četiri QTLs koji kontrolišu ovu osobinu. Ni jedan od identifikovanih lokusa nije bio konzistentan u različitim uslovima. Takođe je utvrđena i izražena povezanost između QTLs za pre-flowering rezistentnost prema suši i dužinu vegetacije (broj dana do početka cvetanja).

Iako za rezistentnost prema post-flowering stresu od suše postoji manje izvora, oplemenjivači su bili uspešniji u njihovoj genetičkoj identifikaciji i definisanju fizioloških aspekata i nasleđivanja ove osobine. Pošto izvori za ovakvu rezistentnost ostaju zeleni dok se osetljivi genotipovi suše, ova osobina je poznata i kao staygreen tolerantnost prema suši. Staygreen genotipovi su manje osetljivi prema padanju, otporniji su prema truleži stabla i zadržavaju veću zelenu lisnu površinu i veći nivo ugljenih hidrata u stablu u poređenju sa ne-staygreen genotipovima (Mahalakshmi, Bidinger, 2002).

Više nezavisnih navoda opisuju i dominantan i recesivan način nasleđivanja „non-senescence” osobine (Duncan, 1984; Rosenow et al., 1997a-c). Tenkouano et al. (1994) determinišu regulaciju non-senescence dominantnom i recesivnom epistatičkom interakcijom između dva lokusa koji kontrolišu ovu osobinu. Walulu et al. (1994) navodi da je staygreen reakcija u liniji B35 kontrolisana major genima koji ispoljavaju varirajući nivo dominacije u zavisnosti od uslova sredine. U dialelnoj analizi Van Oosterom et al. (1996) su za staygreen reakciju takođe identifikovali umerenu heritabilnost uz dominantno delovanje gena (Dalal et al., 2012).

Tuinstra et al. (1997) su identifikovali 13 regiona u genomu povezanih sa tolerancijom prema suši, ali su samo dva od ovih QTLs bili stabilni u različitim uslovima sa major efektom za staygreen i prinos. Crasta et al. (1999) su u liniji B35 identifikovali sedam genomskih regiona povezanih sa staygreen reakcijom od kojih su samo tri bila stabilna. Ova tri QTLs su obuhvatala 42 % ukupne fenotipske varijabilnosti za staygreen. Xu et al. (2000) su takođe identifikovali nekoliko QTLs sa major efektom za staygreen.

Svi ovi izveštaji indiciraju da je značajna varijabilnost za staygreen povezana sa najmanje dva lokusa, ali nije definisano da li se u svim navodima radi o istim QTLs. Kebede et al. (2001) su u liniji SC56 identifikovali genomske regione koji kontrolišu staygreen i uporedili ih sa ranijim rezultatima. Od genomskih regiona koje su oni identifikovali tri je bilo identično sa ranijim navodima (Tuinstra et al., 1997; Crasta et al., 1999; Xu et al., 2000). Povezanost nekoliko QTLs sa major efektom može imati posebnu vrednost za korišćenje u MAS programima.

Dalji napredak u tolerantnosti prema suši će zahtevati integraciju molekularne genetike i fiziološke tehnologije u programima unapređenja proizvodnje sirka. Pomoću analize molekularnim markerima su identifikovani genomski regioni koji utiču na pre- i post-flowering toleranciju prema suši. Ovi QTLs se koriste sa ograničenim uspehom u MAS programima za introgresiju ovih regiona u osetljive elitne roditeljske linije (Nguyen et al., 1997; Borrell et al., 2000b; Coulibaly, 2002). Eventualni napredak u ovakvoj selekciji bi se postigao ukoliko bi bili identifikovani geni odgovorni za tolerantnost u ovim genskim regionima.

**Rad je deo rezultata projekta TR 31073 „Unapređenje proizvodnje kukuruza i sirka u uslovima stresa“, koji finansira Ministarstvo prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije*

LITERATURA

Basnayake, J., Cooper, M., Ludlow, M., Henzell, R.G., Snell, P.J. (1995): Inheritance of osmotic adjustment to water stress in three grain sorghum crosses. *Theor. Appl. Genet.* 90, 675–682.

Blum, A. (1979): Genetic improvement of drought resistance in crop plants: a case of sorghum. In: Mussell, H., Staples, R. (eds) *Stress Physiology in Crop Plants*. Wiley, New York, 429-445.

Borrell, A.K., Hammer, G.L., Douglas, A.C.L. (2000a): Does Maintaining green leaf area in sorghum improve yield under drought? I. Leaf growth and senescence. *Crop Science* 40, 1026–1037.

Borrell, A.K., Hammer, G.L., Henzell, R.G. (2000b): Does Maintaining green leaf area in sorghum improve yield under drought? II. Dry matter production and yield. *Crop Science* 40, 1037–1048.

Boyer, J.S. (1982): Plant productivity and environment. *Science* 218, 443-448.

Coulibaly, S. (2002): Marker-assisted selection for staygreen in *Sorghum bicolor* L. Moench. Ph.D. Dissertation, Texas Tech University, Lubbock, TX.

Crasta, R.R., Xu, W., Rosenow, D.T., Mullet, J.E., Nguyen, H.T. (1999): Mapping of post-flowering drought resistance traits in grain sorghum: association of QTLs influencing premature senescence and maturity. *Mol. Gen. Genet.* 262, 579–588.

Dalal, M., Mayandi, K., Chinnusamy, V. (2012): Sorghum: Improvement of abiotic stress tolerance. In: Tuteja, N., Gill, S.S., Tiburcio, A.F., Tuteja, R. (eds) Improving crop resistance to abiotic stress. Wiley-VCH Verlag & Co. KGaA, 923-950.

Dalton, L.G. (1967): A positive regression of yield on maturity in sorghum. *Crop Science* 7, 271.

Dragovic, S, Maksimovic, Livija, Cicmil, M., Radojevic, V. (2004): Relationships Between Drought Intensity and Crop Production in Serbia and Montenegro. Proceedings, BALWOIS - Conference on Water Observation and Information System for Decision Support, Ohrid, Republic of Macedonia, CD.

Duncan, R.R. (1984): The association of plant senescence with root and stalk diseases in sorghum. In: Mughogho, L.K. (ed.) Sorghum root and stalk rots, a critical review. ICRISAT, Patancheru, AP, India, 99-110.

Epstein, E., Norlyn, J.D., Rush, D.W., Kingsbury, R.W., Kelley, D.W., Cunningham, G.A., Wrona, A.F. (1980): Saline culture of crops: A genetic approach. *Science* 210, 399-404.

Evans, W.F., Stickler, F.C. (1961): Grain sorghum seed germination under moisture and temperature stresses. *Agronomy Journal* 53, 369-372.

Food and Agricultural Organization of the United Nations (2010): FAOSTAT Agriculture Data, Rome, Italy. <http://apps.fao.org>.

Grime, J.P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley, Chichester. Gurmu, M., Nailor, R.E. (1991): Effects of low water availability on germination of two sorghum cultivars. *Seed Sci. Technol.* 19, 373-383.

Henzell, R.G., Brengman, R.L., Fletcher, D.S, Mc Cosker, A.N. (1992): Relationship between yield and non-senescence (stay green) in some grain sorghum hybrids grown under terminal drought stress. Proc. 2nd Aust. Sorghum Conf., 4-6 February, Gatton, Queensland. Australian Institute of Agricultural Sciences, Melbourne, Occasional Publication No. 68, 355-358.

Howarth, C.J., Rattunde, E.W., Bidinger, F.R., Harris, D. (1997): Seedling survival of abiotic stress: sorghum and pearl millet. Proceedings of the International Conference on Genetic Improvement of Sorghum and Pearl Millet, INTROSMIL, Lincoln, NE, 22-27 September 1997, 379-399.

Jones, M.M., Turner, N.C., Osmond, C.B. (1981): Mechanisms of drought resistance, In: Paleg, L.G., Aspinall, D. (eds) *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press, New York, 15-35.

Jones, H.G., Jones, M.B. (1989): Some terminology and common mechanisms. In: Jones, H.G. *et al.* (eds) *Plants Under Stress*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jordan, W.R., Monk, R.L. (1980): Enhancement of drought resistance of sorghum: progress and limitations. In: Proceedings of the 35th Annual Corn and Sorghum Research Conference, American Seed Trade Association, Washington, DC, 7-8 December, 185-204.

Kebede, H., Subudhi, P.K., Rosenow, D.T., Nguyen, H.T. (2001): Quantitative trait loci influencing drought tolerance in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Theor. Appl. Genet.* 103, 266-276.

Kramer, P.J., Boyer, J.S. (1995): *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, New York.

Levitt, J. (1980): Responses of plants to environmental stress, vol. 2, water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, New York.

Ludlow, M.M., Muchow, R.C. (1990): A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv. Agron.* 43, 107-153.

Ludlow, M.M. (1993): Physiological mechanisms of drought resistance. Proceedings of the Symposium on Applications and Prospects of Biotechnology, 5-7 November, Lubock, TX, 11-34.

Mahalakshmi, V., Bidinger, F.R. (2002): Evaluation of staygreen sorghum germplasm lines at ICRISAT. *Crop Science* 42, 965–974.

Maiti, R.K., Rao, K.E., Raju, P.S., House, L.R., Prasada-Rao, K.E. (1984): The glossy trait in sorghum: its characteristics and significance in crop improvement. *Field Crops Res.* 9, 279-289.

Maksimović, L., Dragović, S. (2002): Importance of Irrigation of Agricultural Crops in Solving the Problem of Drought in the Vojvodina Province, Yugoslavia. *Scientific Papers Faculty of Agriculture, XXXIV, Timisoara, Romania*, 131-137.

Maksimovic Livija, Dragovic, S. (2004): Effect of Climatic Conditions and Irrigation on Sugarbeet Production in the Vojvodina Province, Serbia and Montenegro. Proceedings, BAL-WOIS - Conference on Water Observation and Information System for Decision Support, Ohrid, Republic of Macedonia, CD.

Mohan, M., Nair, S., Bhagwat, A., Krishna, T.G., Yano, M., Bhatia, C.R., Sasaki, T. (1997): Genome mapping, molecular markers and marker assisted selection in crop plants. *Mol. Breed.* 3, 87–103.

Mortlock, M.Y., Vanderlip, R.L. (1989): Germination and establishment of pearl millet and sorghum of different seed qualities under controlled-temperature environments. *Field Crops Res.* 22, 195-209.

Muchow, R.C., Cooper, M., Hammer, G.L. (1996): Characterizing environmental challenges using models. In: Cooper, M., Hammer, G.L. (eds) *Plant Adaptation and Crop Environment*. CAB International, Wallingford, UK.

Nguyen, H.T., Xu, W.W., Rosenow, D.T., Mullet, J.E., McIntyre, L. (1997): Breeding for pre- and post-flowering drought stress resistance in sorghum. Proceedings of the International Conference on Genetic Improvement of Sorghum and Pearl Millet. INTROSMIL, Linkoln, NE, 22-27 September 1997, 412-424.

Pauli, A.W., Stickler, F.C., Lawless, J.R. (1964): Developmental phases of grain sorghum as influenced by variety, location and planting date. *Crop Science* 4, 10-13.

Reddy, B.V.S., Kumar, A.A., Ramesh, S., Reddy, P.S. (2011): Sorghum genetic enhancement for climate change adaptation. In. Yadav, S.S., Redden, R.J., Hatfield, J.L. (eds) *Crop adaptation to climate change*. John Wiley & Sons, Ltd., 326-339.

Rosenow, D.T., Clark, L.E. (1981): Drought tolerance in sorghum. Proceedings of the 36th Annual Corn and Sorghum Research Conference, American Seed Trade Association, Washington, DC, 8-9 December 1981, 18–30.

Rosenow, D.T. Dahlberg, J.A., Peterson, G.C., Clark, L.E., Miller, F.R., Sotomayor-Rios, A., Hamburger, A.J., Madera-Torres, P., Quiles-Belen, A., Woodfin, C.A. (1997a): Registration of fifty converted sorghums from the sorghum conversion program. *Crop Science* 37, 1397-1398.

Rosenow, D.T., Dahlberg, J.A., Stephens, J.C., Miller, F.R., Barnes, D.K., Peterson, G.C., Johnson, J.W., Schertz, K.F. (1997b): Registration of 63 converted sorghum germplasm lines from the sorghum conversion program. *Crop Science* 37, 1399-1400.

Rosenow, D.T., Ejeta, G., Clark, L.E., Gilbert, M.L., Henzell, R.G., Borell, A.K., Muchow, R.C. (1997c): Breeding for pre- and post-flowering drought stress resistance in sorghum. Proceedings of the International Conference on Genetic Improvement of Sorghum and Pearl Millet. INTROSMIL, Linkoln, NE, 22-27 September 1997, 400-411.

Santamaria, J.M., Ludlow, M.M., Fukai, S. (1990): Contribution of osmotic adjustment to grain-yield in *Sorghum bicolor* (L) Moench under water-limited conditions. 1. Water-stress before anthesis. Aus. J. Agric. Res. 41, 51-65.

Sikora V, Berenji J (2011): Sirak za zrno i sirak metlaš kao alternativne kulture.

XXXXV Savetovanje agronoma Srbije, Zlatibor, 30. januar-05. februar 2011, 171-180.

Sikora, V., Berenji, J., Latković, D. (2011): Interakcija genotipa i spoljne sredine i stabilnost randmana metlice sirka metlaša. Bilten za alternativne biljne vrste 43, 84, 25-34.

Sikora, V., Berenji, J., Latković, D. (2013): The impact of environmental factors on the quality of broomcorn panicles. Genetika 45, 3: in press.

Smith, R.L., Hoveland, C.S., Hanna, W.W. (1989): Water stress and temperature in relation to seed germination of pearl millet and sorghum. Agronomy Journal 81, 303-305.

Smith, C.W., Frederiksen, R.A. (2001): History of cultivar development in the United States: from Memories of AB Maunder – Sorghum Breeder. In Smith, C.W., Frederiksen, R.A. (eds) Sorghum: Origin, History, Technology and Production. Wiley, New York, 191-224.

Soman, P. (1990): Development of a technique to study seedling emergence in response to moisture deficit in the field: the seed bed environment. Ann. Appl. Biol. 116, 357-364.

Tangpremsri, T., Fukai, S., Fisher, K.S., Henzell, R.G. (1991a): Genotypic variation in osmotic adjustment in grain sorghum. I. Development of variation in osmotic adjustment under moisture-limited conditions. Aust. J. Agric. Res. 42, 745-757.

Tangpremsri, T., Fisher, K.S., Fukai, S., Henzell, R.G. (1991b): Genotypic variation in osmotic adjustment under moisture-limited conditions. Correlation with some growth attributes. Aust. J. Agric. Res. 42, 759-767.

Tenkouano, A., Miller, F.R., Frederiksen, R.A., Rosenow, D.T. (1994): Genetics of nonsenescence and charcoal rot in sorghum. Theor. Appl. Genet. 85, 644-648.

Tuinstra, M.R., Grote, E., Goldsbrough, P.B., Ejeta, G. (1996): Identification of quantitative trait loci associated with pre-flowering drought tolerance in sorghum. Crop Science 36, 1337-1344.

Tuinstra, M.R., Grote, E.M., Goldsbrough, P.B., Ejeta, G. (1997): Genetic analysis of post-flowering drought tolerance and components of grain development in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Mol. Breed. 3, 439-448.

Van Oosterom, E.J., Jayachandran, R., Bidinger, F.R. (1996): Diallel analysis of the stay green trait and its components in sorghum. Crop Science 36:549-555.

Walulu, R.S., Rosenow, D.T., Wester, D.B., Nguyen, H.T. (1994): Inheritance of the stay green trait in sorghum. Crop Science 34,790-972.

Wanous, M.K., Miller, F.R., Rosenow, D.T. (1991): Evaluation of visual rating scales for green leaf retention in sorghum. Crop Science 39, 1691-1694.

Wenzel, W.G. (1991): The inheritance of drought resistance characteristics in grain sorghum seedlings. S. Afr. J. Plant Soil Science 8, 169-171.

Wittwer, S.H. (1980): The shape of things to come. In: Carlson, P.S. (ed.) The Biology of Crop Productivity, Academic Press, New York, 412-459.

Xu, W., Subudhi, P.K., Crasta, O.R., Rosenow, D.T., Mullet, J.E., Nguyen, H.T. (2000): Molecular mapping of QTLs conferring stay green in sorghum. Genome 43, 61-469.

Young, K.J., Long, S.P. (2000): Crop ecosystem responses to climatic change: Maize and sorghum. In: Reddy, K.R., Hodges, H.F. (eds) Climatic change and global crop productivity. CABI Publishing, 107-131.

SORGHUM IN ABIOTIC STRESS CONDITIONS I. DROUGHT STRESS

V. Sikora, J. Berenji, Livija Maksimović, Vera Popović

SUMMARY

Sorghum as a tropical crop has some physiological predispositions for tolerance to unfavourable environmental conditions. Nevertheless, its genetic potential for yield is limited by influence of abiotic stress. The lack of water leads to water stress as one of the most important abiotic stresses, affecting plants at any growth phase. There are a few physiological tolerance factors recorded in sorghum species. Due to molecular marker analysis genomic regions responsible for pre- and post-flowering drought tolerance are identified. Integration of physiology, agronomy and molecular biology is substantial for development of elite drought-tolerant parental lines.

Key words: abiotic stress, sorghum, drought, tolerance

Primljeno - *Received:* 20.10.2013.

Prihvaćeno - *Accepted:* 22.12.2013.

VELIČINA VEGETACIONOG PROSTORA KAO FAKTOR PRINOSA KORENA I NADZEMNOG DELA İDIROTA (*Acorus calamus* L.)

Jevđović, R.¹, Todorović, G.², Marković, Jasmina³

IZVOD

Ogledi su zasnovani u Starčevu i Gorobilju po slučajnom blok sistemu u četiri ponavljanja. Površina osnovne parcele bila je 5 m². Ispitivane su četiri veličine vegetacionog prostora: 50x20 cm, 50x30 cm, 70x20 cm i 70x30 cm. U toku vegetacije vršeno je zalivanje na svakih 10 dana sa zalivnom normom od 20 mm vode. Kosidba nadzemnog dela obavljena je u septembru. Pokošena biomasa osušena je u termičkoj sušari na temperaturi od 45 °C, a zatim je izmeren prinos. Rizomi su izvađeni polovinom oktobra. Na osnovu analize varijanse utvrđeno je da postoje veoma značajne razlike u prinosu korena i nadzemnog dela idiroti u zavisnosti od veličine vegetacionog prostora. Najveći prinos korena idiroti (1646 kg ha⁻¹) ostvaren je u varijanti sadnje 50x30 cm, a najveći prinos nadzemnog dela idiroti (1872 kg ha⁻¹) u varijanti sadnje 70x30 cm.

Ključne reči: idirot, lokalitet, koren, nadzemni deo biljke, prinos, vegetacioni prostor

UVOD

İdirot (*Acorus calamus* L.) je višegodišnja zeljasta biljka iz familije *Araceae*. Primarno stanište mu je u vlažnoj zemlji, u močvarama, u plitkoj vodi, barama i rekama (Polunin, 1969). Kod nas je idirot retko zastupljen u prirodnim staništima. Zbog neodgovornog korišćenja preti mu potpuni nestanak pa je zbog toga stavljen pod zaštitu i njegova eksploatacija je strogo kontrolisana. Potrebe za idirotom su velike, te se pristupilo njegovoj plantažnoj proizvodnji. Postoje tri kariotipa idiroti koji se razlikuju po sadržaju beta-azarona koji može izazvati oštećenje hromozoma i delovati kao mutagen ili kancerogeni agens. Američki i azijski kariotip se manje koriste. Kod nas je zastupljen i jedino se koristi evropski (triploidni) kariotip koji je potpuno neškodljiv.

¹ Dr Radosav Jevđović, Institut za proučavanje lekovitog bilja "Dr Josif Pančić", Tadeuša Koščuška 1, Beograd

² Dr Goran Todorović, Institut za kukuruz "Zemun Polje", Slobodana Bajića 1, Beograd-Zemun

³ Dipl. inž. Jasmina Marković, Dnevnik grup 013, Maksima Gorkog, Pančevo