

SISTEMI MUŠKE STERILNOSTI KOD SIRKA [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]

Sikora, V., Berenji, J.*

IZVOD

Po obimu proizvodnje sirak je u svetskim razmerama posle pšenice, pirinča, kukuruza i ječma peta najznačajnija žitarica. Otkrićem heterozisa kod sirka sredinom prošlog veka ukazala se mogućnost povećanja prinosa gajenjem hibrida. Tehnologija proizvodnje hibridnog semena u komercijalnim razmerama je savladana zahvaljujući pronalasku muške sterilnosti. Tokom poslednjih pola veka identifikovano je nekoliko sistema muške sterilnosti koji se u većoj ili manjoj meri primenjuju pri proizvodnji hibridnog semena sirka.

Dat je pregled i karakteristike sistema muške sterilnosti kod sirka i opisani su do sada identifikovani geni sterilnosti i sterilne citoplazme.

Ključne reči: sirak (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.), geni sterilnosti, muška sterilnost, sterilna citoplazma

UVOD

Sterilnost predstavlja nemogućnost ili smanjenu sposobnost biljaka da u određenim uslovima daju potomstvo polnim putem. Javlja se i kod muškog i kod ženskog pola i obuhvata neplodnost koja je rezultat nepravilnosti u seksualnom reproduktivnom sistemu biljaka. Sterilnost koja se javlja usled nesposobnosti biljaka da proizvedu funkcionalne antere, polen ili gamete naziva se muška sterilnost. U slučaju nefunkcionalnosti muškog pola ženski pol je po pravilu normalan i funkcionalan.

U prirodnim uslovima muška sterilnost se javlja spontano ili je indukovana delovanjem ekoloških, fizioloških ili hemijskih faktora. S obzirom na njenu manifestaciju može biti fenotipska, koja se javlja kada u reproduktivnom sistemu dolazi do određenih fenotipskih anomalija, odnosno genotipska, koja je povezana sa genetičkom konstitucijom biljaka. U zavisnosti od nuklearne i citoplazmatske konstitucije genoma razlikuje se nekoliko tipova genotipske muške sterilnosti, a svaki od ovih tipova može imati bilo koji vid fenotipske manifestacije.

Genetska muška sterilnost je kontrolisana nuklearnim genima čije delovanje nije pod uticajem citoplazme. Nasleđivanje ovog tipa muške sterilnosti u potpunosti prati Mendelove principe. U ekspresiji ovog tipa sterilnosti se javlja minimum recipročnih razlika i u većini slučajeva ona je uslovljena recesivnim genima.

* Dr Vladimir Sikora, prof. dr Janoš Berenji, Institut za ratarstvo i povrtarstvo Novi Sad

Citoplazmatska muška sterilnost je, za razliku od genetske, kontrolisana specifičnom citoplazmom označavanom kao sterilna citoplazma (S). To znači da u biljnim vrstama u kojima se javlja ovaj tip muške sterilnosti postoje dve vrste citoplazme: normalna (N) i sterilna (S). Bez obzira na nuklearni genotip, biljke koje imaju sterilnu citoplazmu (S) su muško sterilne, a one koje imaju normalnu citoplazmu (N) su muško fertile. Uticaj nuklearnog genotipa na sterilnu citoplazmu je neznatan i sterilnost se nasleđuje po majčinskoj liniji. U slučaju pojave ovog tipa muške sterilnosti u F_1 generaciji javljaju se recipročne razlike u odnosima muška sterilnost – fertilitet.

Citoplazmatsko–genetska muška sterilnost je rezultat zajedničkog delovanja određenih nuklearnih gena označvanih kao *fr* geni i specifične sterilne citoplazme (S). To znači da biljke koje ispoljavaju ovaj vid sterilnosti sadrže *Fr* (muško fertile) i *fr* (muško sterilne) nuklearne gene kao i normalnu (N) i sterilnu (S) citoplazmu. Specifični *fr* geni nemaju efekta u normalnoj citoplazmi (N) ali u kombinaciji sa sterilnom citoplazmom (S) daju mušku sterilnost. Sterilna citoplazma (S) sadrži specifične gene označavane kao *c* geni koji u asocijaciji sa *fr* genima daju mušku sterilnost. Kombinacije poput N_{FrFr} , N_{Frfr} , N_{frfr} ili S_{FrFr} i S_{Frfr} su muško fertile, dok je jedino kombinacija S_{frfr} muško sterilna. Pošto *Fr* geni u interakciji sa S citoplazmom obnavljaju fertilitet, oni se nazivaju restauratori fertiliteta ili restorer geni (Kaul, 1988).

Otkriće citoplazmatsko–genetske muške sterilnosti i njena primena pri stvaranju hibridnih sorti je u znatnoj meri uticala na unapređenje proizvodnje sirkova. Iako se evaluacija i primena sistema muške sterilnosti odnosi uglavnom na sirak za zrno, u pogledu iskorišćavanja heterozisa je značajni napredak postignut i kod sirka metlaša (Berenji, 1990; Sikora i Berenji, 2001/2002; Berenji i Sikora, 2002a, b; Sikora, 1999, 2000; 2005, 2008).

Cilj rada je da se da pregled i karakteristike sistema muške sterilnosti kod sirka, te da se opišu do sada identifikovani geni sterilnosti i sterilne citoplazme.

MUŠKA STERILNOST KOD SIRKA

Genetska muška sterilnost. Postojanje cvetova bez antera (strukturalna genetska muška sterilnost) je kod sirka (Ayyangar, 1942) i sudanske trave (Karper i Stephens, 1936) uzrokovano delovanjem jednog recesivnog gena, koji nema uticaj na fertilitet ženskih cvetova. Prema jednim autorima (Ayyangar i Ponnaiya, 1939; Townsend, 1960a, b) jedan par, a prema drugim (Jaisani i Drolsom, 1971, 1972) dva para recesivnih gena u homozigotnom stanju uslovljavaju ovaj tip muške sterilnosti, a njihova ekspresija je pod izrazitim uticajem gena modifikatora i uslova spoljne sredine.

Najraniji izveštaji o pojavi spontane sporogene genetske muške sterilnosti kod sirka datiraju iz 1937. godine kada su je istovremeno identifikovali Ayyangar i Ponnaiya (1937) u jednoj indijskoj a Stephens (1937) u američkoj sorti (Texas Blackhill Kafir). U oba slučaja antere su bez polena a muška sterilnost je uzrokovana delovanjem recesivnih gena označenih sa ms_1 odnosno ms_2 . Dok su kod ms_1 antere normalno razvijene, kod ms_2 one ne dostižu ni 1/2 veličine normalnih. Pošto kod sterilnih biljaka nisu pronađene majčinske ćelije polena u oba slučaja je donet zaključak da je došlo do premejske degeneracije arhesporijalnog tkiva. Dok su u prisustvu ms_1 gena biljke u potpunosti žensko fertile, u slučaju ms_2 gena one su fertile samo delimično, proizvodeći seme u 10–15% cvetova.

Stephens i Quinby (1945) navode da se u ekspresiji ms_2 gena javlja značajna varijabilnost, tako da se u pojedinim populacijama razvijaju i pojedinačne biljke sa normalno razvijenim

fertilnim anterama. Ovakve biljke mogu biti identifikovane po visoko postavljanim metlicama i povećanoj lateralnoj razgranatosti.

Karper et al. (1938) su iz dva različita izvora identifikovali gene koje su označili sa *ms₃* i *ms₄*. Pošto se jedna muško sterilna biljka spontano pojavila u sorti Day, ovaj tip sterilnosti je nazvan Day muška sterilnost. Pošto se u potomstvu pojavljuju kako delimično ili potpuno muško sterilne tako i normalne biljke, Stephens et al. (1952) nisu u potpunosti isključili uticaj citoplazme na ekspresiju ovog tipa sterilnosti.

Webster i Singh (1964) navode primer pojave funkcionalne genetske muške sterilnosti. F₁ potomstvo iz ukrštanja dve linije sirka 9E x Leoti Sorgo razvija normalne ali nepucajuće antere sa varijabilnim brojem normalno razvijenih vitalnih polenovih zrna. Ukrštanjem i povratnim ukrštanjem ovih biljaka tokom šest generacija sa sortama Kafir-60, Redbine-60 i Martin dobijaju se samo potomstva sa nepucajućim anterama. Dok neki F₁ hibridi nakon ukrštanja BC₆ sterila sa drugim sortama sirka imaju samo nepucajuće antere, drugi sadrže biljke sa velikim brojem pucajućih antera. Iako je ponašanje nepucajućih antera osobina skoro identična sa Milo tipom sterilnosti, ona nije tako stabilna i ne koristi se u proizvodnji hibridnog semena.

Pojavu indukovane genetske muške sterilnosti kod sirka je prvi zabeležio Barabás (1962). On je dobio tri fenotipski različita muško sterilna mutanta nakon tretiranja sorte Rancher sa X-zracima i kolhicinom. Potomstvo nastalo posle tretiranja sa X-zracima je bilo niskog rasta sa osušenim neraspuknutim anterama i abortiranim mikrosporama.

Jedan deo muško sterilnih mutanata dobijenih nakon tretmana kolhicinom je imao bujan vegetativni rast i smanjene antere sa oskudnom količinom polena. Drugi deo je imao cvetove sa 10-12 tučkova a poneka biljka u potomstvu je razvijala organe nalik anterama. Anomalije su kontrolisane sa tri nealelna recesivna *ms* gena. Kod mutanata indukovanih kolhicinom muška sterilnost se javljala u uslovima kratkog dana, dok u uslovima dugog dana biljke proizvode normalan polen.

Sledeći indukovani muško sterilni mutanti su opisani od strane Andrewsa i Webstera (1971) u M3 generaciji dobijenoj posle zračenja semena. Ove muško sterilne biljke se razlikuju od normalnih po široko otvorenim cvetovima i smanjenim beličastim anterama. Muška sterilnost je kompletna i ne dolazi do proizvodnje polena, pri čemu je ženska fertilnost normalna. Gen je od strane autora označen kao *ms₇* a način njegovog delovanja tokom mikrosporogeneze nije definisan. Testovi su pokazali da ovaj gen nije alelni sa *ms₁* i *ms₂*.

Citoplazmatsko-genetska muška sterilnost. Ovaj tip muške sterilnosti je kod sirka prvi put detektovan od strane Stephensa i Hollanda (1954), koji su otkrili da je u ukrštanjima sorte Blackhull Kafir sa Double Dwarf Yellow Sooner Milo F₁ potomstvo fertilno ali se u F₂ generaciji pojavljuju pojedinačne parcijalno sterilne biljke i to samo u kombinaciji u kojoj je Milo majčinska komponenta. U povratnim ukrštanjima (BC₂) Milo x Kafir muška sterilnost je kompletna, ali kada se kao oprašivač za F₁ ili F₂ koristi Milo dolazi do restauracije muške fertilnosti.

Autori su sugerisali da do pojave muške sterilnosti dolazi zahvaljujući interakciji Milo citoplazme i Kafir nuklearnih gena. Pretpostavili su umešanost više od dva para *fr* gena u asocijaciji sa sterilnom Milo citoplazmom pri indukciji muške sterilnosti. Genetska kontrola muške sterilnosti nije u potpunosti objašnjena jer su segregirajuće populacije uništene delovanjem suše i visokih temperatura, koje su redukovale ekspresiju muške sterilnosti i povećale fertilnost polena muško sterilnih biljaka.

GENSKA OSNOVA CITOPLAZMATSKO-GENETSKE STERILNOSTI SIRKA

Citoplazmatsko-genetska muška sterilnost je kod sirka uslovljena parom recesivnih *fr* gena u interakciji sa Milo tipom citoplazme (Maunder i Pickett, 1959). Fertilitnost se restaurira delovanjem jednog dominantnog *Fr₁* gena. Prema istraživanjima Kidd (1961) jedan dominantni *Fr* gen i jedan ili više gena modifikatora sa aditivnim efektom koordinira restauraciju fertilitnosti. Tri dominantna gena modifikatora mogu inducirati fertilitnost u odsustvu dominantnog restorer gena. Geni modifikatori ili slabi restoreri redukuju normalnu restauraciju i u njihovom prisustvu se javljaju biljke sa različitim stepenom sterilnosti (Maunder i Pickett, 1959; Hadley i Singh, 1961).

Prema navodima drugih autora (Pi i Wu, 1963) muška sterilnost je kontrolisana sa dva para recesivnih *fr* gena, a fertilitnost se restaurira delovanjem jednog ili oba dominantna *Fr* gena. Tezu da restauraciju fertilitnosti uslovljavaju dva dominantna gena u saradnji sa genima modifikatorima zastupaju Erichsen i Ross (1963) i Appandurai i Ponnaiya (1967). Za potpunu restauraciju fertilitnosti su neophodna dva nezavisna dominantna major gena, dok prisustvo samo jednog gena uslovljava parcijalnu sterilnost (Miller i Pickett, 1964). Po njima je restauracija fertilitnosti pod jakim uticajem intra i interalelnih interakcija.

Tri para recesivnih gena uslovljavaju mušku sterilnost dok do pojave parcijalne sterilnosti dolazi usled delovanja jednog ili više dominantnih *Fr* gena uz prisustvo gena modifikatora. Kompletna restauracija fertilitnosti je kod sirka za zrno pod kontrolom više gena (Craigmiles, 1961; Patil i Rane, 1968). Do sličnih rezultata su kod sudanske trave došli Alam i Sandal (1967).

Koristeći majčinsku liniju sa Milo citoplazmom i tropske genotipove sirka Tripathi et al. (1980) predlažu model restauracije fertilitnosti sa četiri gena.

Shambhulingappa i Magoon (1963) i Appandurai i Ponnaiya (1968) sugerišu značajan uticaj diverziteta germplazme sirka i mnogo *fr* gena koji indukuju mušku sterilnost. Intra i interalelne interakcije i komplementarnost u znatnoj meri utiču na restauraciju fertilitnosti. Brooks i Brooks (1967) takođe podržavaju mišljenje da je u različitim genotipovima sirka muška sterilnost kontrolisana na drugačiji način.

U navedenim slučajevima kontrola muške sterilnosti je sporofitna a pošto u genetskoj kontroli sterilnosti i njenom restauriranju, kao i u tipovima sterilne citoplazme, postoji značajan diverzitet, Brooks et al. (1966) ne isključuju postojanje i gametofitne kontrole muške sterilnosti kod sirka.

Navedene različite osnove i interpretacije genetske kontrole muške sterilnosti i restauracije fertilitnosti je objedinio Duvick (1966). On polazi od pretpostavke da jedan dominantan gen *Msc1* (*Fr₁*) restaurira fertilitnost, ali u nekim uslovima sredine su za induciranje kompletne fertilitnosti potrebni geni modifikatori. U određenoj kombinaciji genetskih faktora i uslova sredine gen modifikator ima jednak efekat kao restorer gen. U takvim slučajevima su u restauraciju uključena dva dominantna gena. U drugačijoj genetskoj pozadini i drugačijim uslovima sredine homozigotne *msc₁* (*fr₁ fr₁*) biljke obrazuju različite količine normalnog polena. Dvostruki dominantni restorer geni modifikuju ekspresiju *fr₁* gena, ali nije poznato da li su to isti geni koji takođe modifikuju ekspresiju *Fr* gena. Ova pretpostavka je u skladu sa rezultatima Alam i Sandal (1967) koji su mišljenja da u sudanskoj travi tri para recesivnih *fr₁* uslovljavaju mušku sterilnost. Ona se javlja u biljkama homozigotnim za tri para recesivnih gena *fr₁*, *fr₂* i *fr₃*, kao i u biljkama heterozigotnim za jedan genski lokus *Fr₁ fr₁*, *fr₂ fr₂*, *fr₃ fr₃* ili *fr₁ fr₁*, *Fr₂ fr₂*, *fr₃ fr₃*.

Sterilnost ovih genotipova može biti restaurirana sa linijama koje nose dominantne *Fr1* ili *Fr2* gene u homozigotnom stanju.

Iz gore navedenog je očigledno da je genetska kontrola citoplazmatsko genetske muške sterilnosti kod sirka veoma kompleksna. Jedni autori navode da mušku sterlnost uzrokuje jedan par recesivnih gena, po drugima je za to neophodno dva, tri ili više *fr* gena. Isto tako je kompleksna i restauracija fertilitnosti koja je određena sa jednim, dva ili više dominantnih *Fr* gena pojedinačno ili u kombinaciji. Takođe, izražen je i uticaj spoljne sredine na sistem muške sterilnosti i njene restauracije.

CITOPLAZMATSKA OSNOVA CITOPLAZMATSKO-GENETSKE STERILNOSTI SIRKA

Posle otkrića citoplazmatsko genetske muške sterilnosti u biljkama sa Milo citoplazmom i Kafir nuklearnim genima, otpočela su intenzivna istraživanja na pronalaženju drugih izvora sterilne citoplazme.

Citoplazma iz Indije. U Indiji je po prvi put pojava muške sterilnosti u sirku zabeležena u liniji IC 2360 od strane Mittal et al. (1958). Rao (1962) navodi identifikaciju muško sterilnih biljaka u devet drugih linija (W.E.1, Bilichigan, Red Jona, Indore local, GJ.103, B.D.8, Burma black, Norghum i C.10-2). Sledeće linije u kojima su bile identifikovane muško sterilne biljke su PJ 22 K i sorta belog zrna iz Warangala (Hussaini i Rao, 1964). Appathurai (1964) je sterilnu citoplazmu koju je izolovao iz linije G.1 označio sa G.2-S. Nagur (1971) i Nagur i Menon (1974) su opisali četiri različite sterilne citoplazme i označili ih sa S1 (CK 60 A), S2 (G-1-G i M-35-1-G), S3 (VZM-1-V i VZM-2-V) i S4 (M-31-2-R). Tripathi (1979) i Tripathi et al. (1980) su analizirali i opisali šest muško sterilnih linija sirka koje se razlikuju u citoplazmi. Prema njihovim analizama CK 60 A je identična sa Nagpur A, M-35-1 je identična sa M-31-2A, a VZM-2A sa G1A. Citoplazma indijskih linija se razlikuje od Milo S citopolazme što je potvrđeno razlikama u osobinama rastvorljivih proteina zrna, izoenzima alkohol dehidrogenaze, glutamat dehidrogenaze i esteraze zrna (Tripathi et al., 1981, 1982). U poređenju sa Milo-Kafir sistemom restauracija fertilitnosti je u ovim linijama znatno komplikovanija i teža.

9E citoplazma. Sterilnu citoplazmu u selekciji 9E iz Gane su otkrili Webster i Singh (1964). U ukrštanjima sa sortom Leoti su kod ove linije zabeležene recipročne razlike, 9E x Leoti je sterilno a Leoti x 9E fertilno. Antere muško sterilnih biljaka su velike i žute a u uslovima izolacije dolazi do formiranja male količine semena. Kao održivači ovog tipa sterilnosti se javljaju Kafir i Milo. Razliku ove sterilnosti od Milo potvrđuju studije mitohondrijalne i DNK protoplasta (Pring et al., 1982) kao i studija polipeptida (Dixon i Leaver, 1982).

Citoplazma iz Teksasa. U Teksasu je identifikovana sterilna citoplazma (A2) u liniji IS 12662 C (Schertz, 1977; Schertz i Ritchey, 1978; Schertz i Dalton, 1980). Jedan deo linija iz njihove kolekcije je za A1 citoplazmu restaurator fertilitnosti, dok je za A2 citoplazmu održivač, što nagoveštava da obe citoplazme imaju isti sistem za indukciju sterilnosti, ali geni modifikatori otežavaju restauraciju fertilitnosti u A2. Kontrola restauracije fertilitnosti kod A1 citoplazme je pod uticajem jednog (Maunder i Pickett, 1959), dva (Appadurai i Ponnaiya, 1967) ili tri para gena (Patil i Rane, 1968). Murty i Gangadhar (1990) i Lonkar i Borikar (1994) navode sistem restauracije fertilitnosti kod A2 citoplazme od tri para gena. Pri izboru linija treba obratiti pažnju na to da su neke linije sa A2 citoplazmom kompletno muško sterilne sa malim anterama i stabilne u različitim uslovima sredine, dok su druge parcijalno fertile i nestabilne

(Worstel et al., 1984). Citoplazma iz linije IS 1112 C (A3) (Quinby, 1980; Schertz, 1983) je u pogledu indukcije sterilnosti još ekstremnija u odnosu na A2 citoplazmu. Korišćenje ove citoplazme je otežano zbog toga što su kod nje antere žute i sterilne biljke se teško razlikuju od fertilnih. Iako se javlja mala frekvencija normalnog polena u uslovima izolacije ne dolazi do formiranja zrna. Worstel et al. (1984) su identifikovali sterilnu citoplazmu u liniji IS 7920 C. Ona nosi oznaku A4 i razlikuje se od svih ostalih po prisustvu velikih žutih antera sa nešto normalnog polena. Zbog izuzetne nestabilne sterilnosti ova citoplazma nije perspektivna sa aspekta komercijalne proizvodnje hibridnog semena.

KS citoplazme. Linije sirka sa KS tipom sterilnosti je razvio Ross (Ross, 1965; Ross i Hackerott, 1972) unevši u sirak za zrno citoplazmu travnih sirkova *S. arundinaceum*, *S. verticilliflorum*, *S. niloticum*, *S. conspicuum* i *S. sudanense*. Primenom povratnih ukrštanja su stvorene izonuklearne linije koje su se razlikovale jedino u citoplazmi. Iako svaka od ovih citoplazmi u izvesnoj meri indukuje sterilnost prvi testovi nisu pokazali značajne razlike u odnosu na Milo citoplazmu. Testovi sa različitim oprašivačima (Conde et al., 1982), elektroforetska analiza mitohondrijalne i DNK hloroplasta (Pring et al., 1982) kao i razlike u polipeptidima (Dixon i Leaver, 1982) su pokazale da su citoplazme KS34, KS38 i KS39 identične sa Milo dok se KS35, KS36 i KS37 razlikuju.

Prisustvo sterilne citoplazme u različitim vrstama sirka indicira visok stepen diverziteta citoplazme u rodu *Sorghum*. Glavni uzrok ovog diverziteta su citoplazmatske mutacije. Iz potomstva mutiranih biljaka dobijenih nakon tretiranja sejanaca sirka linije Experimental 3 kolhicinom, Erichsen i Ross (1963) su izolovali četiri sterilne linije. Ukrštanjem ovih sterilnih linija sa sortama koje održavaju Milo tip sterilnosti, potomstvo je bilo muško sterilno. To znači da su održivači za Milo identični sa održivačima ovih linija. Ukrštanja ovih sterilnih linija sa sortama koje restauriraju fertilnost u Milo tipu sterilnosti daju fertilno potomstvo. To znači da su restoreri za Milo identični sa restorerima ovih linija. Ovakve sterilne linije su takođe dobijene povratnim ukrštanjem Experimental 3 sa F₁ iz ukrštanja sterilni mutant x Experimental 3.

Genetičke odnose između egzotične i indijske sterilne citoplazme na osnovu restauracije fertilnosti kod F₁ hibrida ispitali su Kishan i Borikar (1989). Prema njihovim rezultatima stepen sterilnosti raste u pravcu:

A1 → A2 → A4 → M31–2A i M35–1A → A3 i VZM–2A → G1A.

U istom pravcu se kreće i restauracija fertilnosti. Na osnovu toga je predložena podelu sterilne citoplazme u pet grupa: A1 – Milo, A2 – egzotična citoplazma poreklom iz IS 12662 C, A3 – egzotična citoplazma poreklom iz IS 1112 C i VZM–2A, A4 – egzotična citoplazma poreklom iz IS 7920 C, M31–2A i M35–1A i A5 – G1A.

Izogene linije A1, A2 i A3 cvetaju dva dana ranije od održivača i drugih tipova sterilnosti, dok A4 cvetaju jedan dan nakon održivača (Sharma et al., 2004). Razlike u visini biljaka između pojedinih tipova muške sterilnosti su nesignifikantne (Williams–Alanis i Rodriguez–Herrera, 1994).

Prema istraživanjima Quinby–ja (1970) sterilna citoplazma produžava cvetanje za pola dana i visinu biljke za 3 cm. Stepem bokorenje i širina najvećeg lista se u sterilnim linijama ne razlikuje od fertilnih analoga.

Upoređenje normalne i sterilne citoplazme u hibridima ukazuje na veći sadržaj proteina u sterilnoj citoplazmi, dok uticaj citoplazme na aminokiselinski sastav nije značajan. Rf aleli utiču jedino na fertilnost polena dok je njihov uticaj na ostala svojstva mali. Hibridi sa normalnom citoplazmom se u pogledu prinosa zrna, mase 100 zrna, broja zrna po metlici, broja metlica po

biljci, vremena do klasanja, visine biljke i površine trećeg lista ne razlikuju od hibrida sa sterilnom citoplazmom (Atkins i Kern, 1972).

Kishan i Borikar (1989) i Wang et al. (1990) navode da su hibridi na bazi Maldandi (A4 M) citoplazme prinrodniji od hibrida na bazi Milo citoplazme. Muško sterilne linije su osetljivije prema insektima u odnosu na linije održivače sterilnosti. Rezistentnost prema insektima je uzrokovana aditivnim delovanjem gena, i da bi se dobio rezistentan hibrid neophodno je da se ona nalazi u oba roditelja. (Sharma et al., 2004).

Hibridi sa A2 citoplazmom su u poređenju sa A1 citoplazmom superiorniji u pogledu veličine i prinosa zrna (Kishan i Borikar, 1988). Sa druge strane Maves i Atkins, (1988) navode da su hibridi na bazi A2 manje prinodni u odnosu na A1 hibride, zbog smanjene fertlnosti i manjeg broju zrna po metlici. Hibridi sa A1 i A2 citoplazmom daju sličan prinos ali se značajno razlikuju od A3, kod koje je prinos manji za 5%. Citoplazma nema uticaja na dužinu vegetacije i visinu biljke (Moran i Rooney, 2003).

Citoplazma koja indukuje mušku sterilnost (A1 i A2) ima u određenoj nuklearnoj pozadini signifikantan uticaj na agronomske osobine sirka. Upoređenjem ukrštanja AxR sa BxR Reddy et al. (2005) su došli do zaključka da je potomstvo ukrštanja AxR ranije, veće visine i ima veće zrno u poređenju sa potomstvom ukrštanja BxR. Veći potencijal za prinos AxR u odnosu na BxR se objašnjava plejotropskim efektom faktora koji indukuju mušku sterilnost ili blisko povezanim lokusima za prinos zrna.

Citoplazmatsko genetska muška sterilnost se kod sirka razvija pod znatnim uticajem uslova sredine. U poljskim uslovima je Kidd (1961) utvrdio da visoke temperature redukuju mušku sterilnost u Milo citoplazmi, dok niske temperature, posebno tokom cvetanja, značajno povećavaju njihovu frekvenciju.

Kongtian i Hongyi (1981) i Zhang i Fu (1982) su restaurirali fertlnost u muško sterilnim biljkama izlažući ih temperaturi od 39 do 40 °C u premejotskom stadijumu. U normalnim populacijama sirka koje nemaju sterilnu citoplazmu, niske noćne temperature tokom cvetanja utiču na pojavu muške sterilnosti.

Downes i Marshall (1971) su u uslovima staklenika demonstrirali da noćne temperature od 13 °C ili manje tokom mejoze indukuju mušku sterilnost kod sirka. Brooking (1976) saopštava da je senzitivnost prema temperaturama ograničena na prezigoteni stadijum.

Pošto se kod sirka javljaju velike genotipske razlike u pogledu senzitivnosti prema uslovima sredine, a naročito prema niskim temperaturama, pri iskorišćavanju muške sterilnosti je neophodno testiranje što većeg broja genotipova (Brooking, 1979).

Uzimajući u obzir da danas više od 97% hibrida vodi poreklo od kombinacije Kafir gena i Milo citoplazme, jedan od glavnih ciljeva rada u ovom pravcu je pronalaženje drugih izvora cms i njihovo uključivanje u masovnu proizvodnju. Time bi se izbegao rizik povezan sa mogućnošću pojave potencijalnih epidemija bolesti vezanih za Kafir–Milo sistem.

LITERATURA

Alam, S., Sandal, P.C. (1967): Inheritance of cytoplasmic male sterility in Sudan grass. *Crop Science* 7, 668–669.

Andrews, D.J., Webster, O.J. (1971): A new factor for genetic male sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Crop Science* 11, 308–309.

Appadurai, R., Ponnaiya, B.W.X. (1967): Inheritance of fertility restoration in sorghum. *The Madras Agricultural Journal* 393–404.

Appadurai, R., Ponnaiya, B.W.X. (1968): Plasma diversity in *Eu-Sorghum*. A barrier to free interbreeding. *Madras Agriculture Journal* 55, 3–14.

Appathurai, R. (1964): Diverse plasmons in male sterile sorghum. *Madras Agricultural Journal* 5, 276–278.

Atkins, R.E., Kern, J.J. (1972): Cytoplasm effects in relation to agronomic performance of grain sorghums. *Crop Science* 12, 777–780.

Ayyangar, G.N.R. (1942): The description of crop plant characters and their ranges of variation. IV. The variability of Indian sorghum. *Indian Journal of Agricultural Science*, 12: 529–530.

Ayyangar, G.N.R., Ponnaiya, B.W.X. (1937): The occurrence and inheritance of earheads with empty anther sacs in sorghum. *Current Science* 5, 390.

Ayyangar, G.N.R., Ponnaiya, B.W.X. (1939): The occurrence and inheritance of tip sterility in sorghum. *Current Science* 8, 116–117.

Barabás, Z. (1962): Observation of sex differentiation in sorghum by use of induced male sterile mutants. *Nature, London*, 195, 257–259.

Berenji, J. (1990): Varijabilnost i međuzavisnost svojstava u raznih genotipova sirka metlaša. *Bilten za hmelj, sirak i lekovito bilje* 22, 62–63, 7–69.

Berenji, J., Sikora, V. (2002a): Trends and achievements in broomcorn breeding. *Cereal Research Communications* 30, 1–2, 81–88.

Berenji, J., Sikora, V. (2002b): Utilization of hybrid vigor in broomcorn (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) *Cereal Research Communications* 30, 12, 89–94.

Brooking, I.R. (1976): Male sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench induced by low temperature I. Timing of the stage of sensitivity. *Australian Journal of Plant Physiology* 3, 589–596.

Brooking, I.R. (1979): Male sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench induced by low temperature II. Genotype differences in sensitivity. *Australian Journal of Plant Physiology* 6, 143–147.

Brooks, J.C., Brooks, M.H. (1967): Pollen abortion in relation to cytoplasmic–genetic male sterility in sorghum. *Crop Science* 7, 47–50.

Brooks, M.M., Brooks, J.S., Chien, L. (1966): The anther tapetum cytoplasmic–genetic male sterile sorghum. *American Journal of Botany* 53, 902–908.

Conde, M.F., Pring, D.R., Schertz, K.F., Ross, W.M. (1982): Correlation of mitochondrial DNA restriction endonuclease patterns with sterility expression in six male sterile sorghum cytoplasms. *Crop Science* 22, 536–539.

Craigsmiles, J.P. (1961): The development, maintenance and utilization of cytoplasmic male–sterility for hybrid sudan grass seed production. *Crop Science* 1, 150–152.

Dixon, L.K., Leaver, C.J. (1982): Mitochondrial gene expression and cytoplasmic male sterility. *Plant Molecular Biology* 1, 89–102.

Downes, R.W., Marshall, D.R. (1971): Low temperature induced male sterility in *Sorghum bicolor*. *Australian Journal of Experimental Agricultural and Animal Husbandary* 11, 352–356.

Duvick, D.N. (1966): Influence of morphology and sterility on breeding methodology. In: Frey K.J. (ed) *Plant Breeding vol 1*. Iowa State University Publications, Ames, 85–138.

Ericksen, A.W., Ross, J.G. (1963): Inheritance of colchicine–induced male sterility in sorghum. *Crop Science* 3, 335–338.

Hadley, H.H., Singh S.P. (1961): Partial male fertility in sorghum hybrids with cytoplasms from male sterile Combine Kafir–60. *Crop Science* 1, 457–458.

Hussaini, S.H., Rao, P.V. (1964): A note on the spontaneous occurrence of cytoplasmic male sterility in Indian sorghum. *Sorghum Newsletter* 7, 27–28.

Jaisani, B.G., Drolsom, P.N. (1971): Random-type sterility in sorghum. *Crop Science* 11, 167–171.

Jaisani, B.G., Drolsom, P.N. (1972): Studies of nonrandom and barren-type sterility in sorghum. *Crop Science* 12, 37–40.

Karper, R.E., Quinby, J.R., Jones, D.L. (1938): Inheritance and improvement in sorghum. *Texas Agricultural Experiment Station Annual Report* 51, 57–59.

Karper, R.E., Stephens, J.C. (1936): Floral abnormalities in Sorghum. *Journal of Heredity* 27, 187–194.

Kaul, M.L.H. (1988): Male sterility in higher plants. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 991.

Kidd, H.J. (1961): The inheritance of restoration of fertility in cytoplasmic male sterile sorghum – a preliminary report. *Sorghum Newsletter* 4, 47–49.

Kishan, A.G., Borikar, S.T. (1988): Line x tester analysis involving diverse cytoplasmic system in sorghum. *Plant Breeding* 102, 153–157.

Kishan, A.G., Borikar, S.T. (1989): Genetic relationship between some cytoplasmic male sterility systems in sorghum. *Euphytica* 42, 259–269.

Kongtian, Z., Hongyi, F. (1981): Effect of high temperature on fertility of the male sterile lines in sorghum. *Annu. Rep. Inst. Genet. Acad. Sin.* 120.

Lonkar, S.G., Borikar, S.T. (1994): Inheritance of A1 and A2 cytoplasmic genetic male sterility in sorghum. *Journal of Maharashtra Agriculture University*, 19, 3, 450.

Maunder, A.B., Pickett, R.C. (1959): The genetic inheritance of cytoplasmic-genetic male sterility in grain sorghum. *Agronomy Journal* 51, 47–49.

Maves, A.J., Atkins, R.E. (1988): Agronomic performance of sorghum hybrids produced by using different male-sterility-inducing cytoplasm. *Journal of Iowa Academy of Science* 95, 43–46.

Miller, D.A., Pickett, R.C. (1964): Inheritance of partial male-fertility in sorghum. *Crop Science* 4, 1–4.

Mittal, S.P., Swarup, V., Joshi, A.B. (1958): Cytoplasmic male sterility in Jowar (*Sorghum vulgare* Pers.). *Curr. Sci. (Bangalore)* 2, 314.

Moran, J.L., Rooney, W.L. (2003): Effect of cytoplasm on the agronomic performance of grain sorghum hybrids. *Crop Science* 43, 777–781.

Murty, U.R., Gangadhar, G. (1990): Milo and non-milo sources of cytoplasm in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. III. Genetics of fertility restoration. *Cereal Research Communications* 18, 111–116.

Nagur, T. (1971): Studies on fertility restoration and combining ability in relation to genetic diversity and cytoplasmic constitution in sorghum. Ph.D.thesis. Tamil Nadu Agricultural University, Coimbatore, India.

Nagur, T., Menon, P.M. (1974): Effect of cytoplasm on expression of certain agronomic traits in sorghum. *Sorghum Newsletter* 17, 19.

Patil, J.A., Rane, M.S. (1968): Inheritance of male sterility in grain jowar (*Sorghum vulgare* Pers.). *Poona agr. Coll. Mag.* 58, 2/3, :89–91.

Pi, C.P., Wu, K.D. (1963): The inheritance of cytoplasmic genetic male sterility in sorghum. *Bot. Bull. Acad.Sin.* 4, 15–22.

Pring, D.R., Conde, M.F., Schertz, K.F. (1982): organelle genome diversity in sorghum: Male-sterile cytoplasm. *Crop Science* 22, 414–421.

Quinby, J.R. (1970): Effects of male-sterile-inducing cytoplasm in sorghum hybrids. *Crop Science* 10, 614.

Quinby, J.R. (1980): Interaction of genes and cytoplasm in male sterility in sorghum. 35th Annual Corn & Sorghum research Conference, 175–184.

Rao, N.G.P. (1962): Occurrence of cytoplasmic-genetic male sterility in some indian sorghums. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 22, 257–259.

Reddy, B.V.S., Ramesh, S., Ortiz, R. (2005): Genetic and cytoplasmic-nuclear male sterility in sorghum. *Plant Breeding Reviews* 25, 139–172.

Ross, W.M. (1965): Cytoplasmic male sterility and fertility restorations of some major sorghum groups. Proceedings of the Fourth Biennial grain Sorghum Producers Association Research Conference, 57–62.

Ross, W.M., Hackerot, H.L. (1972): Registration of seven isocytoplasmic sorghum germplasm lines. *Crop Science* 12, 720–721.

Schertz, K.F. (1977): Registration of A2 Tx2753 and BTx 2753 sorghum germplasm. *Crop Science* 17, 983.

Schertz, K.F. (1983): Potentials with new cytoplasmic male sterility systems in sorghum. 38th Annual Corn & Sorghum Research Conference, 1–10.

Schertz, K.F., Dalton, L.G. (1980): Sorghum. In: Hybridization of Crop Plants; Copyright: American Society of Agronomy-Crop Science Society of America, 577–589.

Schertz, K.F., Ritchey, J.R. (1978): Cytoplasmic-genic male sterility systems in sorghum. *Crop Science* 18, 890–893.

Shambhulingappa, K.G., Magoon, M.L. (1963): Cytomorphological studies in the male sterile sorghum. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 23, 275–289.

Sharma, H.C., Dhillon, M.K., Naresh, J.S., Singh, R., Pampapathy, G., Reddy, B.V.S. (2004): Influence of cytoplasmic male-sterility on expression of resistance to insect in sorghum. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress: New directions for diverse planet. Brisbane, Australia.

Sikora, V. (1999): Heterozis za agronomske osobine sirka metlaša. Drugi kongres genetičara Srbije, Sokobanja, s. 200.

Sikora, V. (2000) : Mogućnost iskorišćavanja hibridne snage kod sirka metlaša. Bilten za hmelj, sirak i lekovito bilje 31/32, 8–67.

Sikora, V., Berenji, J. (2001/2002): Genetička analiza komponenti prinosa sirka metlaša. Bilten za hmelj, sirak i lekovito bilje 33/34, 74–75, 37–45.

Sikora, V. (2005): Varijabilnost germplazme sirka metlaša (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.). Bilten za hmelj, sirak i lekovito bilje 37, 78, 5–105.

Sikora, V., Berenji, J. (2008): Interspecies hibridizacija u okviru roda Sorghum. Bilten za hmelj, sirak i lekovito bilje 40, 81, 16–21.

Stephens, J.C. (1937): Male sterility in sorghum: its possible utilization in production of hybrid seed. *Journal of American Society of Agronomy* 29, 690–696.

Stephens, J.C., Holland, R.F. (1954): Cytoplasmic male sterility for hybrid sorghum seed production. *Agronomy Journal* 46, 20–23.

Stephens, J.C., Kuykendall, G.H., George, D.W. (1952): Experimental production of hybrid sorghum seed with a three-way cross. *Agronomy Journal* 44, 369–373.

Stephens, J.C., Quinby, J.R. (1945): The Ms₂AV₁₀ linkage group in sorghum. *Journal of Agronomy Research* 70, 209–218.

Townsend, C.E. (1960a): Sterility in sudangrass I. Barren and chimeral partial sterility. *Agronomy Journal* 52, 153–155.

Townsend, C.E. (1960b): Sterility in sudangrass II. Random and non-random partial sterility. *Agronomy Journal* 52, 639–642.

Tripathi, D.B., Dongre, A.B., Mehta, S.L., Rao, N.G.P. (1982): Soluble protein and esterase isoenzyme pattern on isoelectric focussing from seeds and anthers of diverse cytoplasmic genic male sterile sorghums. *Z. Pflanzenzücht.* 88, 69–78.

Tripathi, D.B., Mehta, S.L., Rana, B.S., Rao, N.G.P. (1980): Characterisation of diverse cytoplasmic genetic male steriles in sorghum. *Sorghum Newsletter* 23, 107–108.

Tripathi, D.B., Mehta, S.L., Rao, N.G.P. (1981): Amino acid in anthers of Milo and in cytoplasmic genetic male sterile sorghum of Indian origin. *Theoretical and Applied Genetic* 59, 113–116.

Tripathi, D.P. (1979): Characterization of diverse cytoplasmic genetic male steriles in sorghum. Ph.D.Thesis. Indian Agricultural Research Institute, New Delhi, India.

Wang, F.D., Zhang, S.P., Yang, L.G. (1990): Evaluation of A2 male-sterile lines in sorghum. II. Combining ability analysis for main agronomic characters. *Acta Agronomica Sinica* 16, :245–251.

Webster, O.J., Singh, S.P. (1964): Breeding behaviour and histological structure of a nondehiscent anther character in *Sorghum vulgare* Pers. *Crop Science* 4, 656–658.

Williams-Alanis, H, Rodriguez-Herrera, R (1994): Comparative performance of sorghum in A1 and A2 cytoplasm. II. Yield and agronomic characteristics. *Cereal Research Communications* 23, 301–307.

Worstel, J.V., Kidd, H.J., Schertz, K.F. (1984): Relationships among male sterility inducing cytoplasm of sorghum. *Crop Science* 24, 186–189.

Zhang, K.T., Fu, H.Y. (1982): Effect of high temperature treatment on male sterility in sorghum. *Acta Genetica PR China* 9, 71–77.

MALE STERILITY SYSTEMS IN SORGHUM [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]

Sikora, V., Berenji, J.

SUMMARY

Sorghum is the fifth major cereal crop in the world after wheat, rice, maize and barley. Discovery of heterosis in sorghum in the middle of last century opened possibility for increasing yield by growing hybrids. Technology of hybrid seed production in commercial scale was overcome due to male sterility. During last fifty years was identified several male sterility systems, which are more or less used in hybrid seed production.

The present article is a review of male sterility systems in sorghum and identified sterility genes and sterile cytoplasm.

Key words: sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.), male sterility, sterility genes, sterile cytoplasm