

ALICJA SOBKOWIAK ¹
JAROSŁAW SZCZEPANIK ²
PAWEŁ SOWIŃSKI ^{1,2}

¹ Zakład Biochemii i Fizjologii Roślin, IHAR — PIB, Radzików

² Zakład Ekofizjologii Molekularnej Roślin, Uniwersytet Warszawski, Warszawa

Molekularne podstawy adaptacji kukurydzy do różnych warunków klimatycznych

Molecular framework of maize adaptation to various climatic factors

Znaczenie kukurydzy wzrasta w ostatnich latach, o czym decyduje głównie łatwość jej uprawy, wysokie plonowanie oraz wszechstronność zastosowań tego gatunku. Wiąże się to ze wzrostem areału upraw tej rośliny. Ze względu na pochodzenie, uprawa kukurydzy w strefie klimatu umiarkowanego wiąże się z uzyskaniem materiałów hodowlanych przystosowanych do szeregu czynników abiotycznych, takich jak odmienny fotoperiod, okresowe susze i niska temperatura. Molekularne podłoże adaptacji kukurydzy do omawianych czynników jest słabo poznane. Wypełnienie tej luki jest warunkiem dalszego postępu hodowlanego, szczególnie w obliczu przewidywanych zmian klimatu

Słowa kluczowe: adaptacja, chłód, dobór sztuczny, kukurydza, susza, zmiany klimatu

Maize becomes more and more important crop during the last decades, mainly due to high yield and economic versatility, and its crop acreage is growing continuously, expanding more to the north and south from its centre of domestication in the tropics. This results in the need for the cultivars adapted to several abiotic factors, such as different photoperiod, periodic droughts and low temperature. Molecular mechanisms of maize adaptation to those factors remain unknown. Filling this gap is essential for future breeding advance, which becomes important especially in the context of predicted climate change.

Key words: adaptation, artificial selection, chilling, climate change, drought, maize

WSTĘP

Współczesny areał upraw kukurydzy jest imponujący w porównaniu z powierzchnią centrum udomowienia tego gatunku. Co więcej, kukurydza trafiła ze strefy międzywrotnikowej o klimacie monsunowym daleko na północ i południe od równika, jak dotąd nie jest ona uprawiana jedynie na obszarach podbiegunowych. Gdy gatunek ten zaczęto uprawiać poza Ameryką Środkową, pojawiło się zapotrzebowanie na odmiany

zaadoptowane do klimatu umiarkowanego. Kluczowe znaczenie miały tu takie czynniki jak fotoperiod, susza oraz niskie temperatury. Wydaje się, iż przełamanie wrażliwości na te czynniki odbywało się stopniowo i miało najczęściej charakter unikania stresu, poprzez wyhodowanie odmian wczesnych, o okresie rozwoju dostosowanym do długości sezonu wegetacyjnego (Sowiński, 2000 a, b).

Jak dotąd molekularne podstawy adaptacji do wymienionych czynników klimatycznych rozpoznano jedynie częściowo. Spośród genów podlegających selekcji w procesie adaptacji do klimatu umiarkowanego zidentyfikowano jedynie te odpowiedzialne za adaptację do długiego dnia (Coles i in., 2010). Geny związane ze zwiększoną tolerancją na suszę i niską temperaturę pozostają jak dotąd nieznanne. Odporność na niską temperaturę, w przeciwieństwie do odporności na suszę, nie była jak do tej pory celem programów hodowlanych. Uzyskanie genotypów o zróżnicowanej wrażliwości na ten czynnik jest raczej efektem ubocznym selekcji pod kątem innych cech (Sobkowiak, 2012). Wydaje się, iż otrzymywanie materiałów hodowlanych zaadoptowanych do klimatu umiarkowanego tradycyjnymi metodami stosowanymi przez hodowców wiąże się z jednoczesną selekcją wielu genów. Stąd poznanie genów kontrolujących odpowiedź rośliny na takie czynniki jak susza czy niska temperatura może ułatwić dalsze postępy w tej dziedzinie.

POWIĘKSZANIE SIĘ AREAŁU UPRAW KUKURYDZY

Ekspansja kukurydzy w Amerykach osiągnęła imponujące rozmiary już w czasach prekolumbijskich. Rozprzestrzenianie się uprawy kukurydzy miało miejsce przede wszystkim wzdłuż wybrzeży i pasm górskich: około 7500 lat (7,5 ka) temu trafiła na obszar dzisiejszej Kolumbii i Wenezueli, około 4 ka temu była uprawiana na obszarze całego Meksyku, na wschodnim wybrzeżu Ameryki Południowej oraz w Andach (Tenaillon i Charcosset, 2011). Nieco później, dopiero około 2 ka temu kukurydza rozprzestrzeniła się w Ameryce Północnej, docierając do rejonu Wielkich Jezior oraz w dolinę rzeki Św. Wawrzyńca, zaś najpóźniej — około roku 500 — zaczęto uprawiać ją na Karaibach (Troyer, 2004). Rośliny tej nie uprawiano w okresie prekolumbijskim w interiorze kontynentu północnoamerykańskiego (obecny Amerykański Pas Uprawy Kukurydzy), gdzie pojawiła się dopiero w XIX wieku (Tenaillon i Charcosset, 2011). Do Europy *Zea mays* dotarła w XV i XVI wieku z trzech różnych regionów Ameryki, w tym z południowej Kanady, jednak przez kilka następnych stuleci nie miała większego znaczenia gospodarczego (Tenaillon i Charcosset, 2011). Na obszarze Polski pojawiła się w XVII wieku, zapewne poprzez Węgry (słowo „kukurydza” jest pochodzenia węgierskiego), jednak do XIX wieku nie podejmowano poważniejszych prób uprawy tego gatunku.

Problem adaptacji kukurydzy do różnych czynników abiotycznych związanych z klimatem umiarkowanym pojawił się już w momencie, kiedy uprawa tego zboża dotarła na obszar dzisiejszych Stanów Zjednoczonych (Troyer, 2004). *Zea mays* ssp. *mays* jest ciepłolubną rośliną krótkiego dnia z klimatu monsunowego, wobec czego niezwykle istotne z punktu widzenia adaptacji tej rośliny do klimatu umiarkowanego było wyselekcjonowanie odmian lokalnych charakteryzujących się brakiem wrażliwości na

długość dnia oraz posiadających skrócony cykl życiowy. Opóźnienie wschodów lub/i przyspieszenie czasu kwitnienia było o tyle istotne, iż umożliwiało unikanie niekorzystnych dla rośliny okresów sezonu wegetacyjnego, zwłaszcza niskiej temperatury w okresie wschodów oraz suszy (Stamp, 1984). Podobny mechanizm obserwowano dla innych ciepłolubnych roślin uprawnych, takich jak pomidor, ogórek, czy fasola (Wasilewski, 2005). Niemalże sukcesy na tym polu osiągnięto już w czasach prekolumbijskich, jednak największy postęp w tym zakresie miał miejsce w ciągu ostatnich 150 lat (Tenaillon i Charcosset, 2011).

ADAPTACJA KUKURYDZY DO DŁUGIEGO DNIA

Fotoperiod ma kluczowe znaczenie w trakcie przechodzenia kukurydzy z fazy wegetatywnej w generatywną. Niezwykle istotna jest u tych odmian długość dnia podczas tworzenia kwiatostanów męskich — długi dzień hamuje ich rozwój, co w dalszej perspektywie uniemożliwia zapłodnienie i plonowanie (Wang i in., 2008). Oczywiście wydaje się stwierdzenie, że przełamanie tej cechy było warunkiem koniecznym dla uprawy *Zea mays* w strefie klimatu umiarkowanego. Rozwój współczesnych odmian hodowanych na tym obszarze jest niezależny od długości dnia (Wang i in., 2008). Analiza QTL wykazała, iż przełamanie zależności kwitnienia od fotoperiodu wiązało się z selekcją kilkudziesięciu *loci* (Coles i in., 2010), przy czym znaczna ich część zlokalizowana jest we fragmencie chromosomu 10, noszącym ślady intensywnego doboru sztucznego (Wang i in., 2008; Tian i in., 2009).

Selekcjonowana najprawdopodobniej równolegle długość cyklu życiowego waha się u współczesnych odmian pomiędzy 36 a 180 dniami (Tian i in., 2009). Uzyskanie genotypów o różnym czasie kwitnienia wiązało się z selekcją około sześćdziesięciu *loci*, przy czym wydaje się, iż każdy *locus* miał niewielki wpływ na selekcjonowaną cechę (Buckler i in., 2009; Salvi i in., 2009). Najważniejszym *locus* odpowiadającym za zmienność omawianej cechy jest *Vgt1* (*Vegetative to generative transition 1*), który kontroluje ekspresję czynnika transkrypcyjnego *Ap2-like*, kontrolującego rozwój generatywny u kukurydzy (Salvi i in., 2007). Wyróżnia się dwie grupy haplotypów w obrębie omawianego *locus*, różniące się obecnością transpozonu typu MITE (Miniature Inverted repeat Transposable Element) — jego brak powoduje wczesne kwitnienie, zaś obecność opóźnia ten proces (Ducrocq i in., 2008). Zmutowany wariant omawianego genu występuje u większości linii uprawianych powyżej 25° szerokości geograficznej oraz na wysokości powyżej 2000 m. n.p.m. (Tenaillon i Charcosset, 2011). Szacuje się, iż pomimo swego znaczenia *Vgt1* odpowiada za przyspieszenie okresu kwitnienia jedynie o około 2 dni, co pokazuje jak wiele różnych *loci* musiało być selekcjonowane razem z nim (Tian i in., 2009).

ZWIĘKSZENIE TOLERANCJI NA SUSZĘ

Susza była i jest jednym z głównych czynników wpływających na plonowanie kukurydzy w różnych rejonach świata (Guo i in., 2008). Przełamanie wrażliwości na suszę

u tego gatunku odbywało się stopniowo i najprawdopodobniej było ściśle powiązane z adaptacją do długiego dnia. Stopniowe skracanie cyklu wegetacyjnego kukurydzy pozwalało na wzrost i plonowanie poza niekorzystnym okresem suszy. Pojawienie się kukurydzy na obszarze dzisiejszych Stanów Zjednoczonych około 2 ka temu wiąże się najprawdopodobniej z uzyskaniem odmian zdolnych przynajmniej częściowo do unikania stresu suszy (Tenaillon i Charcosset, 2011). Nieporównywalnie większy postęp w zakresie adaptacji do suszy miał miejsce począwszy od XIX wieku, kiedy to zaczęto uprawiać ten gatunek w amerykańskim interiorze (Troyer, 2004). Amerykański Pas Uprawy Kukurydzy jest do dziś źródłem materiałów hodowlanych przeznaczonych do uprawy w klimacie umiarkowanym (Goodman, 2005).

Jak dotąd nie udało się zidentyfikować genów odpowiedzialnych za zwiększenie tolerancji *Zea mays* na suszę. Analizy *loci* cech ilościowych prowadzone przez kilka różnych zespołów badawczych wykazały, że za wrażliwość na suszę odpowiada kilka do kilkunastu *loci*, przy czym *loci* wytypowane w poszczególnych projektach nie zawsze pokrywały się (Tuberosa i in., 2002; Guo i in., 2008; Liu i in., 2011). Różni autorzy sugerują, iż wśród wytypowanych *loci* znajdować się mogą geny kodujące dehydryny (Tuberosa i in., 2002), białka DREB (dehydration responsive element binding), będące czynnikami transkrypcyjnymi związanymi z wieloma stresami bio- i abiotycznymi (Agarwal i in., 2006), gen *ERECTA*, który u *Arabidopsis thaliana* reguluje wydajność transpiracji (Masle i in., 2005), czy geny związane z produkcją i dystrybucją kwasu abscysynowego do ksylemu (Tuberosa i in., 2002). Jednocześnie wydaje się, że odpowiedź kukurydzy na suszę jest na tyle złożona, iż powoduje zmiany ekspresji wielu grup genów (Guo i in., 2008).

PRZYSTOSOWANIE DO NISKIEJ TEMPERATURY

Wydaje się, iż przystosowanie *Zea mays* do niskiej temperatury oraz suszy ma przede wszystkim charakter unikania stresu. Niskie temperatury w okresie wiosennym są jednym z głównych czynników ryzyka upraw w klimacie umiarkowanym, powodując nierówne wschody, spowolnienie rozwoju czy nawet wypadanie siewek (Stamp, 1984). Wydaje się, że populacje zaadoptowane przynajmniej częściowo do niskich temperatur istniały już w okresie prekolumbijskim. W pierwszej połowie XVI wieku kukurydza była hodowana i plonowana w herbariach na obszarze całych współczesnych Niemiec (Finan, 1948), przy czym najprawdopodobniej były to odmiany pochodzące z południowej Kanady (Tenaillon i Charcosset, 2012). Należy pamiętać, iż średnie roczne temperatury w Europie musiały być niższe co najmniej o 1°C (Mayewski i in., 2004).

Znaczny postęp w adaptacji kukurydzy do niskich temperatur nastąpił w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat. W Polsce, do niedawna stanowiącej północną granicę zasięgu upraw kukurydzy w Europie (Kenny i Harrison, 1992), w ciągu 40 lat obszar upraw na ziarno przesunął się o 200 km na północ, zaś hodowla kukurydzy na pasze, kiszonki i biopaliwa możliwa jest w zasadzie na terenie całego kraju. Postęp w hodowli kukurydzy w Polsce był związany z uzyskaniem linii wczesnych, o bujnym wczesnym wigorze, a jednocześnie gwarantujących wysoki plon i dużą zdolność kombinacyjną. Niektóre współczesne

materiały hodowlane kukurydzy są już w stanie przetrwać wiosenne okresy chłodu, a nawet krótkotrwałe przymrozki (J. Adamczyk, kom. ustny). Dzięki temu okres siewu kukurydzy w Polsce południowo-zachodniej jest już możliwy nawet w pierwszej połowie kwietnia. Należy zauważyć, iż kukurydza jest jednym z niewielu gatunków wywodzących się ze strefy międzyzwrotnikowej, u którego doszło do wykształcenia się adaptacji do chłodnego klimatu. Sezon wegetacyjny dla wszystkich innych roślin pochodzenia tropikalnego rozpoczyna się w drugiej połowie maja. Dotyczy to nawet prosa, które jest uprawiane w Polsce od setek lat.

Jak dotąd nieznanne są geny, które ulegały selekcji w związku z przełamaniem chłodowrażliwości, czy podatności na suszę u kukurydzy. Jednak na podstawie dotychczas przeprowadzonych badań wydaje się, iż dobór sztuczny przebiegał tu podobnie jak w przypadku selekcji odmian o różnej długości cyklu życiowego: najprawdopodobniej selekcjonowano jednocześnie wiele *loci*, a zmiany w pojedynczych genach dawały niewielkie efekty fenotypowe (Fracheboud i in., 2004; Guo i in., 2008). Trzeba jednak zaznaczyć, że dopiero ostatnio na większą skalę rozpoczęto badania molekularnego podłoża mechanizmu tolerancji chłodu przez kukurydzę. Było to m.in. możliwe dzięki uzyskaniu przez hodowców linii kukurydzy bardzo dobrze zaadaptowanych do warunków chłodnej wiosny, a także wprowadzeniu nowych technik biologii molekularnej: mikromacierzy, ilościowego RT PCR oraz proteomiki. Pierwsze wyniki są obiecujące, gdyż wytypowano kilkanaście genów i białek potencjalnie odpowiedzialnych za chłodotolerancję *Zea mays* (Sobkowiak, 2012). Należy jednocześnie pamiętać o tym, że odpowiedź rośliny na stres to zjawisko złożone, polegające na współdziałaniu wielu procesów fizjologicznych, stąd też nie należy się spodziewać prostych zależności na poziomie molekularnym. Wydaje się, że najkrótszą drogą do polepszenia adaptacji kukurydzy do klimatu umiarkowanego jest uzyskiwanie nowych linii w oparciu o naturalnie występującą zmienność. Niemniej jednak zastosowanie metod molekularnych do oceny potencjalnej przydatności nowych materiałów hodowanych może znacznie zwiększyć wydajność selekcji. Takie podejście może być i jest z powodzeniem stosowane także w odniesieniu do innych cech pożądanых przez hodowców.

PERSPEKTYWY UPRAWY KUKURYDZY W OBLICZU PRZEWIDYWANYCH ZMIAN KLIMATU

Z uwagi na globalne znaczenie kukurydzy, jako rośliny uprawnej, problem zmiany polityki rolnej dla tego gatunku w różnych strefach klimatycznych jest niezwykle ważny. Zmiany klimatu w ciągu ostatnich kilku dekad obejmują przede wszystkim wzrost średniej temperatury na wszystkich szerokościach geograficznych, wzrost stężenia dwutlenku węgla w atmosferze oraz zmiany rozkładu intensywności opadów w ciągu sezonu wegetacyjnego na dużych obszarach globu (Petit i in., 1999; Lisiecki i Raymo, 2005). Wszystkie te czynniki nie pozostają bez wpływu na możliwości uprawy kukurydzy.

Wydaje się, iż kukurydza, jako roślina C4 powinna osiągać największą wydajność fotosyntezy w warunkach niskiego stężenia CO₂ i podwyższonej temperatury oraz łatwiej znosić suszę, niż zboża C3 takie jak pszenica (Ehleringer i in., 1997; Sage i Kubien, 2003).

Problem odpowiedzi roślin (zarówno C3, jak i C4) na wzrost zawartości dwutlenku węgla w atmosferze jest złożony, a zdania badaczy na ten temat podzielone. Krótkoterminowy wzrost kukurydzy w warunkach zwiększonego stężenia CO₂ (700 ppm) wykazał, że podwyższenie stężenia tego gazu wpływa pozytywnie na rośliny, powodując 20–30% przyrost biomasy w stosunku do osobników rosnących przy dwukrotnie niższym stężeniu CO₂ (Driscoll i in., 2006), co jest procesem obserwowanym także u gatunków C3 (Koski, 1996). Z drugiej strony, wzrost stężenia dwutlenku węgla powinien dać większe korzyści gatunkom C3, poprzez redukcję utraty węgla w procesie fotooddychania. Z kolei badania długoterminowe i materiał kopalny sugerują, iż w dłuższej perspektywie wzrost zawartości CO₂ w atmosferze nie przekłada się na większy przyrost biomasy, ale prowadzi do przebudowy epidermy (zmniejszenie liczby aparatów szparkowych na powierzchni liści i zwiększenie rozmiarów pojedynczych aparatów), co pozwala na wydajniejszą gospodarkę wodną (Franks i Beerling, 2009).

Analizując odpowiedź rośliny C4 takiej jak kukurydza na wzrost zawartości CO₂ w atmosferze nie można rozpatrywać tego czynnika w oderwaniu innych parametrów klimatu: temperatury i wilgotności, które również podlegają znaczącym wahaniom. Obecnie wiadomo, iż wyższe wymagania termiczne większości roślin C4 są spuścizną po ich międzyzwrotnikowym pochodzeniu (Edwards i Still, 2008). Wyższa wydajność zużycia wody i odporność na suszę roślin C4 jest z kolei zagadnieniem złożonym, zależnym w dużej mierze od przynależności systematycznej danego gatunku (Sage i in., 2011): u traw z plemienia palczatkowych, do których należy kukurydza, istotnym czynnikiem jest odpowiedni rozkład opadów w trakcie sezonu wegetacyjnego (Knapp i in., 2002; Ureta i in., 2012).

Wydaje się, iż wzrost stężenia dwutlenku węgla w atmosferze w połączeniu z ocieplaniem się klimatu oraz bardziej uciążliwymi okresami suszy generalnie będzie sprzyjać rozszerzaniu zasięgu występowania przez gatunki C4 (Ghannoum i in., 2000; Leakey i in., 2009). Prognozy dotyczące zmian obszaru występowania różnych odmian kukurydzy oraz jej najbliższych dziko żyjących krewnych (teosinte, *Tripsacum sp.*) na terenie Meksyku zakładają zmniejszenie ich areалу o 10–40% w ciągu najbliższych trzydziestu lat, przy czym w największym redukcji ulegnie zasięg teosinte (Ureta i in., 2012). Autorzy modelu zaznaczają, iż w skali lokalnej zmiany zasięgów są zróżnicowane dla poszczególnych odmian oraz linii kukurydzy i odpowiednie gospodarowanie materiałami hodowlanymi może zapobiec negatywnym efektom zmian klimatu. Należy jednocześnie pamiętać, iż zmiany klimatu będą miały odmienny wpływ na uprawę kukurydzy w poszczególnych strefach klimatycznych: ocieplenie się klimatu pozwoli z jednej strony na dalsze rozszerzenie areálu uprawy tego gatunku w Eurazji i Ameryce Północnej, z drugiej zaś strony poważnym problemem mogą się tam okazać zbyt krótki sezon wegetacyjny oraz wiosenne przymrozki (Koski, 1996). Z kolei najpoważniejszym wyzwaniem dla hodowli kukurydzy w strefie międzyzwrotnikowej mogą okazać się susze mające miejsce w okresie krytycznym dla wzrostu i rozwoju roślin (Ureta i in., 2012).

O ile w strefie umiarkowanej kukurydza ma głównie znaczenie przemysłowe (pasze, biopaliwa), w wielu krajach rozwijających się jest ona podstawą diety (Blackie, 1994). W ostatnich dziesięcioleciach kukurydza staje się popularnym zbożem w Afryce, głównie

za sprawą nowych odmian o podwyższonej zawartości białka (Prasanna i in., 2001). Wysoka produktywność oraz łatwość obróbki plonów w stosunku do innych zbóż sprawiają, iż uprawa kukurydzy na terenie Afryki wydaje się obiecująca (Chapman, 1996).

Poważną przeszkodą na drodze do upowszechnienia uprawy tego gatunku w Afryce jest fakt, iż większość dostępnych na rynku materiałów hodowlanych pochodzi z Amerykańskiego Pasa Uprawy Kukurydzy (Goodman, 2005). Są to linie i odmiany przeznaczone do uprawy poza strefą międzyzwrotnikową, do tego uprawy intensywnej z wykorzystaniem nawozów sztucznych oraz chemicznych środków ochrony roślin. Rolnictwo w Afryce to przede wszystkim drobne gospodarstwa, zaś poszczególnych hodowców nie stać na nawozy sztuczne. Także zestaw chwastów i szkodników upraw jest w Afryce inny niż w klimacie umiarkowanym. Kolejnymi czynnikami nie sprzyjającymi uprawie kukurydzy w wielu regionach Afryki są częste susze oraz szybkie jałowienie gleb (Blackie, 1994). Odpowiedni dobór materiałów hodowlanych na rynek afrykański wydaje się być niezwykle istotny, jak dotąd, dużo lepiej sprawdzają się w krajach rozwijających się odmiany z Ameryki Środkowej (Prasanna, 2012). Dodatkowo niezbędne są odgórne działania ułatwiające zrzeszanie rolników, co ma na celu ułatwić rozpowszechnianie wiedzy na temat uprawy kukurydzy oraz uczynić zakup odpowiednich technologii niezbędnych do hodowli tańszymi (Blackie, 1994). Inicjatywy tego typu przeprowadzone w wielu krajach afrykańskich dały pozytywne skutki (Bratton, 1986).

PODSUMOWANIE

Znaczenie kukurydzy, jako rośliny uprawnej wzrasta w ostatnich latach. Mimo, iż gatunek ten charakteryzuje się olbrzymią zmiennością genetyczną, pojawiają się obawy, czy będzie ona wystarczająca do wyselekcjonowania odmian i linii o cechach zbieżnych z oczekiwaniami różnych gałęzi gospodarki. Szczególnym wyzwaniem jest uzyskanie materiałów hodowlanych zdolnych do wzrostu i plonowania w różnych strefach klimatycznych. Niskie temperatury w początkowych fazach wzrostu oraz okresowe susze wydają się być czynnikami, które obecnie ograniczają uprawę kukurydzy w największym stopniu. Jak dotąd wrażliwość tego zboża na obydwa typy stresów została przełamana jedynie częściowo.

Nie wiadomo dokładnie jak przewidywane zmiany klimatu wpłyną na możliwości uprawy kukurydzy w różnych częściach globu. Wydaje się, iż ocieplanie się klimatu pozwoli na rozszerzenie areалу upraw na jeszcze bardziej na północ i południe od Równika. Jeśli tak się stanie, na znaczeniu zyskają projekty hodowlane mające na celu uodpornienie kukurydzy na niskie temperatury. Z kolei zmiany klimatu w strefie międzyzwrotnikowej będą się najprawdopodobniej wiązały z nasileniem stresu suszy w ciągu sezonu wegetacyjnego, co również może dać bodziec do dalszych badań nad uzyskaniem materiałów hodowlanych odpornych na ten czynnik. Może być to możliwe na drodze modyfikacji genomu lub też poprzez uzyskanie nowych linii tradycyjnymi metodami hodowlanymi.

Programy hodowlane wydają się być najlepszą metodą otrzymywanie nowych odmian i linii, gdyż wiele cech ilościowych, takich jak skład chemiczny ziarniaków uzyskanie

pożądanych zmian fenotypowych na drodze mutagenyzy wydaje się niezwykle trudne (Tracy i in., 2004). Zmienność genetyczna kukurydzy pozostaje wciąż duża i pozwala na uzyskanie imponujących wyników (Moose i in., 2004). Co ciekawe, większość współczesnych programów hodowlanych bazuje na liniach z Amerykańskiego Pasa Uprawy Kukurydzy, które wywodzą się od odmian o stosunkowo wąskim zakresie zmienności fenotypowej (Labate i in., 2003; Goodman, 2005). Wydaje się, że linie pochodzące z Ameryki Środkowej posiadają znacznie większą zmienność fenotypową: lokalne odmiany z tej części świata (Wellhausen-Anderson Maize Genetic Resources Center w El Batan w Meksyku posiada w swojej kolekcji 27000 różnych materiałów hodowlanych, w większości rodzimych; Ortiz i in., 2010) wykazują ogromną rozpiętość cech związanych z morfologią i adaptacją do rozmaitych czynników abiotycznych (Prasanna, 2012). Posiadają one duży potencjał, możliwy do wykorzystania w programach hodowlanych, który ujawnił się chociażby podczas selekcji Quality Protein Maize (Prasanna i in., 2001). Rozpoznanie i odpowiednie gospodarowanie materiałami hodowlanymi z różnych stron świata może być kluczem do utrzymania lub nawet dalszego powiększenia areału uprawy kukurydzy w obliczu przewidywanych zmian klimatu.

LITERATURA

- Agarwal P. K., Agarwal P., Reddy M. K., Sopory S. K. 2006. Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Plant Cell Rep.* 25: 1263 — 1274.
- Blackie M J. 1994. Maize productivity for the 21st century: the African challenge. *Outlook Agric.* 23: 189 — 195.
- Bratton M. 1986. Farmer organizations and food production in Zimbabwe. *World Develop.* 14: 367 — 384.
- Buckler E. S., Holland J. B., Bradbury P. J., Acharya C., Brown P. J., Browne C., Erso E, Flint-Garcia S., Garcia A., Glaubitz J., Goodman M., Harjes C., Guilll K., Kroon D.E, Larsson S., Lepak N.K., Li H., Mitchel S., Pressoir G., Peiffer J., Rosas O., Rocheford T. R., Romay C. M., Romero S., Salvo S., Villeda S., da Silva H. S., Sun Q., Tian F., Upadyayula N., Ware D., Yates H., Yu J., Zhang Z., Kresovich S., McMullen M. D. 2009. The genetic architecture of maize flowering time. *Science* 325: 714 — 718.
- Chapman G. P. 1996. *The biology of grasses.* CAB International, Sydney.
- Coles N. D., McMullen M. D., Balint — Kurti P. J., Pratt R. C , Holland J. B. 2010. Genetic control of photoperiod sensitivity in maize revealed by joint multiple population analysis. *Genetics* 184: 799 — 812.
- Driscoll SE, Prins A, Olmos E, Kunert KJ, Foyer CH. 2006. Specification of adaxial and abaxial stomata, epidermal structure and photosynthesis to CO₂ enrichment in maize leaves. *J. Exp. Bot.* 51: 381 — 390.
- Ducrocq S., Madur D., Veyrieras J-B. , Camus-Kulandaivelu L., Kloiber-Maitz M., Presterl T., Ouzunova M., Manicacci D., Charcosset A. 2008. Key impact of Vgt1 on flowering time adaptation in maize: evidence from association mapping and ecogeographical information. *Genetics* 18: 2433 — 243.
- Edwards E. J., Still E. J. 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C4 grasses. *Ecol. Let.* 11: 266 — 276.
- Ehleringer J. R., Cerling, T. E., Helliker B. R. 1997. C4 photosynthesis, atmospheric CO₂ and climate. *Oecologia* 112: 285 — 299.
- Finan J. J. 1948. Maize in the great herbals. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 35: 149 — 165.
- Fracheboud Y., Jompuk C., Ribaud M. J., Stamp P, Leipner J. 2004. Genetic analysis of cold — tolerance of photosynthesis in maize. *Plant Mol. Biol.* 56: 241 — 253.
- Franks P.J., Beerling D. J. 2009. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *PNAS* 106: 10343 — 10347.
- Ghannoum O. von Caemmerer S. Ziska L. H. Conroy J. P. 2000. The growth response of C4 plants to rising atmospheric CO₂ partial pressure: a reassessment. *Plant, Cell Environ.* Vol. 23: 931 — 942.

- Goodman M. M. 2005. Broadening the U.S. maize germplasm base. *Maydica* 50: 203 — 214.
- Guo J., Su G., Zhang J., Wang G. 2008. Genetic analysis and QTL mapping of maize yield and associate agronomic traits under semi — arid land condition. *Afr. J. Biotech.* 7: 1829 — 1838.
- Kenny G. J., Harrison P. A. 1992. Thermal and moisture limits of grain maize in Europe: model testing and sensitivity to climate change. *Clim. Res.* 2: 113 — 129.
- Knapp A. K., Fay P.A., Blair J. M., Collins S. L., Smith M. D., Carlisle J. D., Harper C. W., Danner B. T., Lett M. S., McCarron J. K. 2002. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Nature* 298: 2202 — 2205.
- Koski V. 1996. Breeding plants in case of global warming. *Euphytica* 92: 235 — 239.
- Labate J. A., Lamkey K. R., Mitchell S. E., Kresovich S., Sullivan H., Smith J. S. C. 2003. Molecular and historical aspects of Corn Belt dent diversity. *Crop Sci.* 43: 80 — 91.
- Leakey A. D. B., Ainsworth E. A., Bernacchi C. J., Rogers A., Long S. P., Ort D. R. 2009. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *J. Exp. Bot.* 60: 2859 — 2876.
- Lisiecki L. E., Raymo ME. 2005. A Pliocene — Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}O$ records. *Paleoceanography* 20: PA1003.
- Liu Y., Subhash C., Yan J., Song C., Zhao J., Li J. 2011. Maize leaf temperature responses to drought: Thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. *Environ. Exp. Bot.* 71: 158 — 165.
- Masle J., Gilmore SR, Farquhar GD. 2005. The ERECTA gene regulates plant transpiration efficiency in *Arabidopsis*. *Nature* 436: 866 — 870.
- Mayewski P. A., Rohling E. E., Stager J. C., Wibjörn K., Maasch K. A., Meeker L. D., Meyerson E. A., Gasse F., van Kereveld S., Holmgren K., Lee-Thorp J., Rosqvist G., Rack F., Staubwasser M., Schneider R. R., Steig E. J. . 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Res.* 62: 243 — 255.
- Moose S.P, Dudley J. W., Rocheford T. R. 2004. Maize selection passes the century mark: a unique resource for 21st century genomics. *Trends Plant Sci.* 9: 358 — 364.
- Ortiz R., Taba S., Chavez V. H., Mezzalama M., Xu Y., Yan J., Crouch J. H. 2010. Conserving and genetic resources as global public goods— a perspective from CIMMYT. *Crop Sci.* 50: 13 — 28.
- Petit J. R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N. I., Barnola J.-M., Basile I., Bender M., Chappellaz J., Davis M., Delaygue G., Delmotte M., Kotlyakov V.M., Legrand M., Lipenkov V.Y., Lorius C., Pepin L., Ritz C., Saltzman E., Stievenard M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429 — 436.
- Prasanna B. M. 2012. Diversity in global maize germplasm: characterization and utilization. *J. Biosci.* 37: 843 — 855.
- Prasanna B. M., Vasal S. K., Kassahun B., Singh N. N. 2001. Quality protein maize. *Current Science* 81: 1308 — 1319.
- Sage R. F., Christin P. A., Edwards E. J. 2011. The C₄ plant lineages of planet Earth. *J. Exp. Bot.* 62: 3155 — 3169.
- Sage R. F., Kubien D. S. 2003. Quo vadis C₄? An ecophysiological perspective on global change and the future of C₄ plants. *Photosynth. Res.* 77: 209 — 225.
- Salvi S., Castelletti S., Tuberosa R. 2009. An updated consensus map on flowering time QTLs in maize. *Maydica* 54: 501 — 512.
- Salvi S., Sponza G., Morgante M., Tomes D., Niu X., Fengler K. A., Meeley R., Ananiev E. V., Svitashv S., Bruggemann E., Li B., Hainey C. F., Radovic S., Zaina G., Rafalski J. A., Tingey S. V., Miao G.-H., Phillips R. L., Tuberosa R. 2007. Conserved non coding genomic sequences associated with a flowering — time quantitative trait locus in maize PNAS 104: 11376 — 11381.
- Sobkowiak A. 2012. Reakcje kukurydzy na chłód umiarkowany na poziomie transkryptomycznym i proteomicznym. Rozprawa doktorska. IHAR PIB, Radzików.
- Sowiński P. 2000 a. Wrażliwość kukurydzy na chłód. Cz. 1. Wzrost, rozwój, fotosynteza. *Biul. IHAR* 214: 3 — 16.
- Sowiński P. 2000 b. Wrażliwość kukurydzy na chłód. Cz. 2. System korzeniowy, regulacja funkcjonowania rośliny, perspektywy hodowli. *Biul. IHAR.* 214: 17 — 29.

- Stamp P. 1984. Chilling tolerance of young plants demonstrated on the example of maize (*Zea mays* L.). In: Advances in Agronomy and Crop Science no 7, G. Geisler (ed.), Berlin, Parey: 83.
- Tenaillon M. I., Charcosset A. 2011. A European perspective on maize history. C.R. Biologies 334: 221 — 228.
- Tian F., Stevens N. M., Buckler E. S. 2009. Tracking footprints of maize domestication and evidence for a massive selective sweep on chromosome 10. PNAS 106: 9979 — 9986.
- Tracy W. F., Goldman I. L., Tiefenthaler A. E., Schaber M. A. 2004. Trends in productivity of U.S. crops and long-term selection. In: Janick J. (ed.). Plant Breeding Reviews. Long-term selection: Crops, animals, and bacteria. Vol. 24 (2). John Wiley & Sons. Oxford.
- Troyer A. F. 2004. Background of U.S. Hybrid corn: II. Breeding, climate and food. Crop Sci. 44: 370 — 380.
- Tuberosa R., Salvi S., Sanguineti M.C., Landi P., Maccaferri M., Conti S. 2002. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought — stressed maize. Annals Bot. 89: 941 — 963.
- Ureta C., Martinez-Meyer E., Perales H. R., Alvarez-Buylla E. R. 2012. Projecting the effects of climate change on the distribution of maize races and their wild relatives in Mexico Global Change Biol. 18: 1073 — 1082.
- Wang C. L., Cheng F. F., Sun Z. H., Tang J. H., Wu L. C., Ku L. X., Chen Y. H. 2008. Genetic analysis of photoperiod sensitivity in a tropical by temperate maize recombinant inbred population using molecular markers. Theor. Appl. Genet. 117: 1129 — 1139.
- Wasilewski M. 2005. Udomowienie roślin w Nowym Świecie. Wiad. Bot. 49: 19 — 37.