


Wpływ cytoplazm męskosterylnych na plonowanie i cechy agronomiczne odmian mieszańcowych kukurydzy

The influence of male-sterile cytoplasm on yields and agronomic traits of maize hybrids

Monika Żurek 

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin - Państwowy Instytut Badawczy

✉ m.zurek@ihar.edu.pl

Z uwagi na swą wysoką przydatność w produkcji nasiennej odmian mieszańcowych, cytoplazmatyczno-genowa męska sterylność jest obecnie zjawiskiem powszechnie wykorzystywanym w programach hodowlanych wielu gatunków roślin uprawnych. Jednym z najlepiej poznanych przykładów cytoplazmatyczno-genowej męskiej sterylności u roślin jest system wykorzystywany w nasiennictwie odmian heterozyjnych kukurydzy, bazujący na interakcji genów jądrowych z cytoplazmą męskosterylną. Oprócz aspektów związanych z obniżeniem kosztów i pracochłonności produkcji nasiennej, w wykorzystaniu tego systemu upatruje się możliwości poprawy plonowania oraz cech agronomicznych odmian mieszańcowych kukurydzy. Niniejsza praca podsumowuje najważniejsze osiągnięcia w badaniach nad wpływem cytoplazm męskosterylnych na plonowanie i cechy agronomiczne odmian mieszańcowych kukurydzy, konfrontując je również z wynikami dotyczącymi innych gatunków.

Słowa kluczowe: cechy agronomiczne, cytoplazmatyczno-genowa męska sterylność, kukurydza (*Zea mays* L.), plonowanie

Due to its high usefulness in seed production of hybrid varieties, cytoplasmic-genic male sterility is a phenomenon commonly used in breeding programs of many species of crop plants. One of the best known examples of cytoplasmic-gene male sterility in plants is the system used in the seed production of heterosis maize varieties, based on the interaction of nuclear genes with male sterile cytoplasm. In addition to the aspects related to the reduction of the cost and labor intensity of seed production, the use of this system is seen as an opportunity to improve the yield and agronomic traits of maize hybrid varieties. This paper summarizes the most important achievements in research on the influence of male sterile cytoplasm on the yielding and agronomic features of maize hybrid varieties, also comparing them with the results of other species.

Key words: agronomic traits, cytoplasmic-genic male sterility, maize (*Zea mays* L.), yields

Wstęp

Hodowla odmian heterozyjnych kukurydzy konsekwentnie dąży do wykorzystania potencjału bujności mieszańców, skrócenia procesu hodowlanego (np. poprzez wykorzystanie linii podwojonych haploidów) oraz usprawnienia i ograniczenia kosztocłonności produkcji nasiennej (Wan i in., 2019). W przypadku produkcji nasiennej odmian mieszańcowych kukurydzy, zaimplementowanie systemu opartego na zjawisku cytoplazmatyczno-genowej męskiej sterylności (CGMS), stwarza możliwość eliminacji procesu ręcznego lub mechanicznego ogławiania form matecznych, pozwalając na znaczną redukcję kosztów związanych z prowadzeniem plantacji nasiennych oraz zwiększenie czystości genetycznej wytwarzanych nasion pokolenia F_1 (Abidi i in., 2018a; 2018b). Brak konieczności ogławiania form matecznych eliminuje również straty związane z uszkodzeniami roślin (Wise i in., 1999; Czepak i in., 2019). Ponadto, liczne dane literaturowe sugerują istnienie wielu „wartości dodanych” identyfikowanych w odmianach heterozyjnych kukurydzy wyprodu-

kowanych z wykorzystaniem tego systemu (Sangoi i Salvador, 1996; Stamp i in., 2000; Kae-ser i in., 2003; Stevanovic i in., 2016; Jovanovic i in., 2018a i 2018b). Kompleksowe zrozumienie mechanizmów działania systemu CGMS oraz przywracania płodności przyczynia się do zwiększenia wykorzystania potencjału heterozji (bujności mieszańców), koniecznego dla sprostania wyzwaniu zwiększenia plonów roślin uprawnych (Kim i Zhang, 2017; Bohra i in., 2016; Abidi i in., 2018a).

Typy cytoplazm męskosterylnych w kukurydzy

Źródła męskiej sterylności są w przypadku kukurydzy bardzo dobrze scharakteryzowane. Można je podzielić na grupy/cytotypy pod względem reakcji na określone geny przywracające płodność, na grupy cms-C, cms-S i cms-T. Odrębny genom mitochondrialny reprezentujący każdy z cytotypów CMS został zsekwencjonowany (Allen i in., 2007), dzięki czemu męską sterylnością połączono z genem *urf13-T* w cms-T (Dewey i in., 1987), *atp6-C* w cms-C (Dewey i in., 1991)

oraz z kotransformowanym *orf355 / orf77* w cms-S (Zabala i in., 1997). W cytoplazmie T oraz C występuje męska sterylność typu sporofitycznego – w wyniku załamania się komórek tapetum, uniemożliwione bądź zaburzone jest uwalnianie pyłku. W tym typie sterylności to genotyp rośliny (sporofit) odgrywa decydującą rolę w produkcji normalnego, żywotnego pyłku. Cytoplazma S charakteryzuje się gametofitycznym typem sterylności – produkowany pyłek jest nieżywotny. W tym przypadku, genotyp pyłku decyduje o produkcji pyłku żywotnego bądź nie żywotnego (Gabay-Laughnan i Laughnan, 1994; Hanson i Bentolia, 2004). Z tego względu jeśli roślina z cytoplazmą S jest heterozygotą *Rf3rf3*, produkowany przez nią pyłek jest w połowie żywotny, a w połowie – abortowany (Gabay-Laughnan i Laughnan, 1994).

Wykorzystanie cytoplazmatyczno-genowej męskiej sterylności w hodowli roślin

W celu wytworzenia kompletnego systemu produkcji nasiennej odmian mieszańcowych, opartego na cytoplazmatyczno-genowej męskiej sterylności, konieczne jest uzyskanie następujących komponentów (Saxena i Hingane, 2015; Kim i Zhang, 2017):

- Linia mateczna „A” posiadająca cytoplazmę sterylną oraz recesywne allele jądrowych genów restorujących (*rf1rf*);
- Linia „B” dopełniająca sterylność linii „A” (tzw. dopełniacz) - linia ta posiada cytoplazmę normalną oraz recesywne allele jądrowych genów restorujących (*rf1rf*); potomstwo otrzymane ze skrzyżowania linii A × B będzie męskosterylne. Dopełniacz służy do rozmnażania linii męsko sterylnej;
- Linia ojcowska „R” posiadająca normalną cytoplazmę oraz dominujące allele jądrowych genów restorujących (*RfRf*); potomstwo otrzymane ze skrzyżowania linii matecznej „A” z linią ojcowską „R” będzie męsko płodne.

Zjawisko heterozji odgrywa kluczową rolę w wielu programach hodowli roślin. Potomstwo F_1 uzyskane w wyniku krzyżowania między dwiema (zwykle wsobnymi) liniami wykazuje lepsze plonowanie, wyższą odporność na choroby i niekorzystne oddziaływanie środowiska. Zjawisko nasilenia cech pozytywnych w pokoleniu F_1 określane jest mianem wigoru (bujności) mieszańców. W celu wytworzenia pokolenia F_1 , pyłek z linii ojcowskiej musi zostać użyty do zapłodnienia linii matecznej. Aby uniknąć samozapylenia linii matecznej, należy pozbawić ją możliwości produkcji pyłku poprzez usunięcie męskiego kwiatu (kastacja), lub zakłócając rozwój tych struktur. W przypadku kukurydzy, wiechy z linii matecznej można usuwać ręcznie lub mechanicznie. Jednakże procedury te mogą skutkować obniżeniem plonu nasion F_1 , związanym z uszkodzeniem rośliny

(Hunter i in., 1972; Wise i in., 1999). W badaniach przeprowadzonych przez Czepak z zespołem (2019) dowiedziono, że usunięcie liści, które często ma miejsce podczas mechanicznej kastracji roślin kukurydzy, negatywnie wpływa na liczbę ziaren w rzędzie, liczbę ziaren w kolbie oraz masę tyśiąca ziarniaków. Z uwagi na kluczowe znaczenie odmian heterozyjnych dla postępu biologicznego, we współczesnej hodowli roślin uprawnych, możliwość wyeliminowania mechanicznej kastracji linii matecznych, jaką daje wykorzystanie systemu CMS sprawiła, iż system ten stał się bardzo użytecznym narzędziem hodowlanym. Linie męsko-sterylne wykorzystywane są jako komponenty odmian mieszańcowych. Niezdolność do wytwarzania funkcjonalnego pyłku eliminuje konieczność przeprowadzenia ręcznej bądź mechanicznej kastracji, jak również jest gwarancją tego, iż otrzymane w wyniku krzyżowania nasiona, nie pochodzą z samozapylenia (Majewska-Sawka i Sadoch; 2003). Pierwszym udanym przykładem wykorzystania zjawiska CMS w hodowli odmian mieszańcowych była odmiana cebuli „Calred (California Hybrid Red no. 1)” wyhodowana w 1947 roku na Uniwersytecie w Kalifornii, w oparciu o źródło sterylności zidentyfikowane w odmianie „Italian Red 13-53” przez Jonesa i Emsweller’a w 1937 roku (Yen 1959; Duvick, 1959). Obecnie produkcja nasiennej odmian F_1 w oparciu o system CMS jest prowadzona w przypadku cebuli, buraków (cukrowego, jadalnego i pastewnego), słonecznika, rzepaku, sorgo, ryżu, żyta, tytoniu (Duvick, 1959; Budar i Pelletier 2001; Stojałowski i Łapiński, 2001; Horn i in., 2019). Intensywne prace badawczo-hodowlane prowadzone są również nad wykorzystaniem cytoplazmatyczno-genowej męskiej sterylności opartej o cytoplazmę *Triticum timopheevi* w hodowli odmian mieszańcowych pszenżyta, jednakże sporym ograniczeniem w zastosowaniu systemu CMS w hodowli tego gatunku jest niska frekwencja genotypów dopełniających sterylność (Warzecha i Salak-Warzecha, 2006; Góral i in., 2009). Badania nad praktycznym wykorzystaniem systemu CMS, opartego o cytoplazmę sterylną Pampa, w produkcji nasiennej odmian mieszańcowych żyta ozimego prowadzone są od wielu lat w IHAR-PIB (Kolasińska, 2001, 2019).

Wpływ typu cytoplazmy na cechy użytkowe odmian mieszańcowych

Poznanie oddziaływania typu cytoplazmy na plonowanie i cechy agronomiczne może mieć duży wpływ na poprawę wydajności upraw, ponieważ cytoplazma jest dziedziczona przez potomstwo. Z uwagi na strategiczne znaczenie roślin zbożowych w zapewnieniu bezpieczeństwa żywnościowego, wykorzystanie zjawiska CGMS oraz związanych z nim „wartości dodanych” jest kluczowe dla zaspokojenia rosnącego popytu na żyw-

ność. W głównych gatunkach roślin zbożowych tj. kukurydzy, pszenicy, ryżu, sorgo oraz prosie przeprowadzono badania dotyczące wpływu cytoplazmy na różne cechy agronomiczne oraz plonowanie (Dhillon i in., 2008; Patel, 2013). Badania Hoffmanna i Rooneya (2013), wykazały że typ cytoplazmy nie ma istotnego wpływu na plonowanie i cechy jakościowe sorgo. Prace przeprowadzone przez Stojalowskiego i Łapińskiego (2001) nad wpływem różnych rodzajów cytoplazm sterylizujących na plonowanie oraz najważniejsze właściwości rolnicze mieszańców żyta, nie wykazały istotnych różnic pomiędzy cytoplazmami. W badaniach przeprowadzonych przez Góral (2001) wynika, że niektóre formy mieszańcowe pszenżyta ozimego uzyskane z wykorzystaniem systemu cms, bazującego na cytoplazmie *T. timotheevi*, wykazały wzrost plonu ziarna w zakresie 10-20%.

Gospodarka azotowa

Azot jako składnik wielu enzymów, aminokwasów, hormonów oraz chlorofilu, jest najważniejszym pierwiastkiem plonotwórczym (Martins i in., 2008). We wczesnych fazach rozwojowych organów generatywnych kukurydzy, rozwijająca się wiecha (męski organ generatywny) rywalizuje o składniki odżywcze z kolbą (organ żeński). Rozwój wiechy może dominować nad rozwojem kolby, wpływając negatywnie na plon ziarna, na trzy sposoby: cieniuąc górne liście, konkurując o zasoby oraz modyfikując dostarczanie regulatorów wzrostu (głównie auksyn) (Seyedin i in., 1980). Stopień współzawodnictwa o zasoby pomiędzy rozwojem wiechy i kolby jest uwarunkowany zasobnością środowiska w którym znajduje się roślina. W warunkach optymalnego zaopatrzenia w zasoby (woda, światło, składniki odżywcze) konkurencja ta nie jest wyraźna. W przypadku wystąpienia warunków stresowych (większe zagęszczenie roślin, stres suszy) wzrasta dominacja wierzchołkowa, kosztem rozwoju kolby. Stąd, wykorzystanie zjawiska męskiej sterility może pozwolić na wyeliminowanie konkurencyjności wiechy względem kolby w warunkach stresowych (Sangoi i Salvador, 1996). Pojedyncza roślina kukurydzy w czasie pylenia wyrzuca około 14 do 50 milionów ziaren pyłku, co odpowiada minimum 100 000 ziaren pyłku na zapłodnione ziarno. Nadprodukcja pyłku jest procesem wyczerpującym dla rośliny, gdyż wymaga od niej dużych nakładów energii i składników odżywczych przekazywanych do męskich organów generatywnych. Rośliny męskosterylne z uwagi na brak ubytków w zasobach związanych z wytwarzaniem pyłku mogą spożytkować, zaoszczędzone w ten sposób, energię i zasoby na żeńskie organy generatywne. W roślinach męskosterylnych wyczerpujący proces produkcji pyłku zostaje przerwany na wczesnym etapie, co znajduje odzwierciedlenie w pozytywnym wpływie na plon ziarna (Fox i in., 2017). Zapotrzebowanie na azot jest w roślinach

męskosterylnych niższe o 10-30 kg ha⁻¹ niż w przypadku roślin męskopłodnych. Pozwala to na bardziej efektywne wykorzystanie tego składnika przez rozwijającą się kolbę, co skutkuje lepszym zawiązywaniem i wypełnianiem ziaren, a także pozytywnie wpływa na ich ilość w kolbie (Jovanović i in., 2018a). Badania przeprowadzone przez Jovanović z zespołem (2018b) wykazały, że wyższa liczba ziaren w rzędzie obserwowana była w liniach wsobnych z cytoplazmą C, niż w ich odpowiednikach z cytoplazmą S. Zwiększone przekazywanie azotu do kolby oraz lepsze jego wykorzystanie w warunkach niedoboru, zostało zaobserwowane również w badaniach nad mutantem kukurydzy *Ms44*, charakteryzującym się genowym typem sterility (Fox i in., 2017).

Akumulacja suchej masy/wpływ na plonowanie

Z uwagi na szerokie zastosowanie cytoplazmy typu T w hodowli kukurydzy w latach 60. i 70. ubiegłego wieku, istnieje wiele doniesień literaturowych z tamtego okresu, dotyczących badań nad wpływem tego typu cytoplazmy na plon ziarna kukurydzy. Wyniki tych badań są bardzo niejednoznaczne bądź sprzeczne w odniesieniu do wpływu cytoplazmy na plonowanie kukurydzy. Podsumowanie wczesnych badań nad wpływem cytoplazmy sterylnej na plon przedstawiono w tabeli 1.

Badania przeprowadzone przez Kaeser i in. (2003) wykazały pozytywny wpływ cytoplazmy sterylnej na plonowanie mieszańców, zwłaszcza flint × dent. Sangoi i Salvador (1996) nie zaobserwowali istotnych różnic pomiędzy odmianą sterylną (cytoplazma S) zapyloną płodnym analogiem, a jej płodnym analogiem, w plonie ziarna i cechach morfologicznych roślin. W badaniach Feil i in. (2003) odmiana sterylna (Silpro) zapyłona swoim płodnym analogiem (zapylenie izogeniczne) uzyskała o 7,6% wyższy plon ziarna niż jej płodna wersja. Ta sama odmiana, zapyłona pyłkiem odmian niespokrewnionych plonowała 12-21% wyżej niż jej płodny analog. Jednakże odmiana sterylna zapyłona płodnym analogiem wytwarzała nasiona o większej masie. W badaniach przeprowadzonych przez Stevanovic z zespołem (2016) zaobserwowano wzrost plonu w obiektach z cytoplazmą C i S, w porównaniu do ich analogów z cytoplazmą normalną. Porównując obiekty z cytoplazmą C i S, wyższy pozytywny efekt zaobserwowano w przypadku obiektów z cytoplazmą C. Sangoi i Salvador (1998) zaobserwowali nieznaczny, nieistotny statystycznie, wzrost plonów obiektów z cytoplazmą S w porównaniu do ich analogów z cytoplazmą normalną. W badaniach nad różnymi cytoliniami, przeprowadzonych przez Calugar z zespołem (2018), potwierdzono wpływ cytoplazmy na masę kolby, oraz liczbę ziaren w rzędzie. Pozytywny efekt wpływu cytoplazmy, uzależniony był w dużym stopniu od źródła cytoplazmy.

Tabela 1
Table 1

Zbiornicze zestawienie wyników historycznych badań nad wpływem cytoplazmy sterylnej na plonowanie odmian mieszańcowych kukurydzy
Summary of the results of historical studies on the influence of sterile cytoplasm on the yielding of maize hybrid varieties

Wpływ cytoplazmy sterylnej na plon Effect of sterile cytoplasm on yield	Uwagi Comments	Autor Author
Pozytywny Positive	badania prowadzone w warunkach zwiększonej obsady roślin studies conducted in conditions of increased plant density	Chinwuba i in., 1961
	badania dotyczyły odmiany mieszańcowej typu single-cross z cytoplazmą T; standardowe warunki uprawy studies concerned a single-cross hybrid variety with T cytoplasm; standard growing conditions	Sanford i in., 1965
	badania prowadzone w warunkach niedoboru wody i azotu tests conducted in conditions of water and nitrogen deficiency	Bruce i in., 1966
Negatywny Negative	męskosterylna odmiana mieszańcowa z cytoplazmą T plonowała gorzej od analogicznej odmiany o przywróconej płodności male sterile hybrid variety with T cytoplasm yielded worse than the analogous variety with restored fertility	Stringfield, 1958
	męskosterylna odmiana mieszańcowa z cytoplazmą T plonowała gorzej od analogicznej odmiany z cytoplazmą normalną male sterile hybrid cultivar with T cytoplasm yielded worse than the same cultivar with normal cytoplasm	Noble i Russell, 1963
Brak efektu No effect	badania dotyczyły odmiany typu single-cross the study concerned a single-cross variety	Rogers i Edwardson, 1952
	badania dotyczyły odmian mieszańcowych z cms-T oraz cms-S the research concerned hybrid varieties with cms-T and cms-S	Duvick 1958
	badania dotyczyły odmian typu double-cross i three-way cross z cms-T the tests concerned double-cross and three-way cross variants with cms-T	Everett, 1960

Analizując wpływ typu cytoplazmy na plonowanie odmian mieszańcowych kukurydzy, należy wziąć pod uwagę również warunki termiczne oraz dostępność wody w sezonie wegetacyjnym. Badania przeprowadzone przez Miku i Partas (1990) wykazały, że w latach „suchych” odmiany mieszańcowa z cytoplazmą C plonowały o 6% wyżej niż ich odpowiedniki z normalną cytoplazmą. W latach ze sprzyjającymi warunkami pogodowymi, różnica w plonowaniu wyniosła 1,5%, ale była ona nieistotna statystycznie.

Plus-hybrid system

Badania przeprowadzone przez Weingartnera i in. (2002; 2004) nad wpływem męskiej sterylności i efektu „xenii” (efektu zapylacza w roku zapyłania) na plonowanie i jakość ziarna mieszańców kukurydzy, a także badania przeprowadzone przez Stamp z zespołem (2000), które wykazały pozytywny wpływ cytoplazmy T na plonowanie mieszańców, doprowadziły do stworzenia koncepcji nazwanej „Plus-hybrid system”. W hodowli kukurydzy nieustannie poszukuje się wzrostu zarówno plonu ziarna, jak i poprawy jego jakości. System Plus-hybrid reprezentuje jedną z prób osiągnięcia tych celów. Założenia tego systemu opierają się na dwóch głównych tezach: (I) mieszańce sterylne często plonują wyżej niż ich płodne odpowiedniki, zwłaszcza jeśli zostaną zapyłone pyłkiem pochodzącym od niespokrewnionych zapylaczy, (II) genetycznie odległe źródło pyłku wywiera bezpo-

średni, pozytywny efekt (tzw. efekt xenii) na endosperm ziarniaka skutkujący wzrostem wagi ziarniaka. Efekt xenii tłumaczony jest jako bezpośredni lub natychmiastowy wpływ pyłku na nasiona i owoce. Efekt ten obejmuje różnice w wielkości, kształcie, kolorze, czasie rozwoju i składzie chemicznym nasion i owoców, powstałych w wyniku zapłodnienia genetycznie różnymi ziarnami pyłku (Kahriman i in., 2017). System Plus-hybrid odnosi się do komercyjnej produkcji dwóch mieszańców w mieszaninie, z których jeden jest męskosterylny, a drugi pełni rolę płodnego zapylacza. Potencjalna mieszanka Plus-hybrid składa się z 75-80% sterylnego mieszańca i 20-25% płodnego (Vancetovic i in., 2012; Jovanović i in., 2018a). Badania nad tym systemem rozpoczęły się pod koniec XX wieku, serią mikro-testów i większych prób polowych w kilku lokalizacjach i krajach. Najlepsze kombinacje Plus-hybrid osiągały istotnie wyższą wydajność ziarna, niż ich części składowe, bez obniżenia jego parametrów jakościowych. W systemie Plus-hybrid istotnym czynnikiem jest również wydajność pylenia. Z tego powodu jako płodny komponent mieszaniny, należy wybierać odmianę produkującą dużą ilość pyłku w możliwie jak najdłuższym czasie. Stwierdzono również że im większa odległość genetyczna pomiędzy mieszańcami połączonymi w mieszaninie, tym oczekiwany efekt Plus-hybrid był wyższy. Badania przeprowadzone przez Feil i in. (2003) oraz Bozinović i in. (2010) potwierdziły, że największy wzrost

plonów uzyskano, zapylając wersję sterylną odmiany, odległym genetycznie zapylaczem. Jednakże efekt ten nie jest prostym wynikiem skumulowania skutków indywidualnych CMS oraz xenii. Bozinović (2015) sugeruje wykorzystanie w systemie *Plus-hybrid* genotypów o nieco gorszej wydajności, a nie nowoczesnych hybryd o wyższej wydajności. W badaniach przeprowadzonych przez Vulchinkov z zespołem (2014) zaproponowano zastosowanie 50%-60% odmiany sterylnej w mieszaninie wysiewanej w systemie *Plus-hybrid*. Ponadto podkreślono konieczność prawidłowego doboru odmian pod względem wczesności (liczba FAO) oraz odległości genetycznej. W badaniach przeprowadzonych przez Bulant i in. (2000) wykazano efekt zjawiska xenii, skutkujący 11-13% wzrostem masy ziarniaka pochodzącego z zapylenia obcym pyłkiem w stosunku do ziarniaka pochodzącego z samozapylania (Bulant i in., 2000). Badania przeprowadzone przez Bozinović in. (2012) wykazały wpływ efektu xenii na masę 1000 ziarniaków oraz zawartość tłuszczu i skrobi w ziarniaku. Odmienne wyniki uzyskano w badaniach Sulewskiej z zespołem (2014), prowadzonych na 8 polskich odmianach kukurydzy. W badaniach tych, prowadzonych w celu oceny wpływu efektu xenii na parametry jakościowe ziarna, zastosowano dwa warianty: (I) rośliny badanych odmian zapylane były w sposób kontrolowany (ręczne zapylenia wsobne); (II) rośliny zapylane swobodnie, w sposób niekontrolowany (zapylenia krzyżowe). W ziarnie uzyskanym z obydwu wariantów porównywano masę tysiąca ziarniaków, gęstość ziarna w stanie zsypanym (masę hektolitra) oraz skład chemiczny ziarna. Wykazano, że ziarno

uzyskane z samozapylonych kolb charakteryzowało się wyższą masą tysiąca ziarniaków oraz wyższą masą hektolitra, a także zawierało więcej białka. Autorzy wskazują również na wpływ ogólnej i specyficznej zdolności kombinacyjnej odmian na efekt heterozji.

Podsumowanie

Rozwój badań nad wpływem typu cytoplazmy na plonowanie odmian mieszańcowych kukurydzy został przerwany w latach 70-tych ubiegłego wieku, z powodu ujawnienia się podatności cytoplazmy T na Southern Corn Leaf Blight Race-T. Do tematyki tej powrócono dopiero w roku 2000, w kontekście cytoplazmy C i systemu Plus-Hybrid (Stamp i in., 2000). Poznanie oddziaływania typu cytoplazmy na plonowanie i cechy agronomiczne może potencjalnie wpływać na poprawę wydajności upraw, ponieważ cytoplazma jest dziedziczona przez potomstwo (Abidi i in., 2018 b). Z uwagi na brak wydatku energii oraz składników pokarmowych związanych z wyrzutem pylników, rośliny męskosterylne mają możliwość efektywniejszego gospodarowania zasobami, a co się z tym wiąże – lepszego plonowania. Transport składników pokarmowych ukierunkowany jest w ich przypadku na rozwój kolby. Sytuacja ta powinna, przynajmniej teoretycznie, jednoznacznie wiązać wykorzystanie form męskosterylnych w produkcji nasiennej, z wyższym plonowaniem oraz efektywniejszym zawiązywaniem nasion. Jednakże wyniki literaturowe nie potwierdzają jednoznacznie pozytywnego wpływu typu cytoplazmy na plonowanie mieszańców (Duvick, 1958; Noble i Russel, 1963; Sanford i in., 1965).

Literatura

- Abidi, I., Ali, G., Dar, Z., Wani, S. H., Dar, S. A., Gazal, A. (2018a). Genetic studies on CMS/FR system in maize (*Zea mays* L.) for hybrid production under temperate climate conditions. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 7(3):1029-1034
- Abidi, I., Ali, G., Dar, Z., Wani, S. H., Iqbal, A. M., Gazal, A. (2018b). Staining techniques to ascertain CMS/FR system in maize (*Zea mays* L.) for hybrid development. *Journal of AgriSearch* 5(3): 169-174; DOI: <https://doi.org/10.21921/jas.5.3.5>
- Allen, J. O., Fauron, C. M., Minx, P., Roark, L., Oddiraju, S., Lin, G. N., Meyer, L., Sun, H., Kim, K., Wang, C., Du, F., Xu, D., Gibson, M., Cifrese, J., Clifton, S. W., Neton, K. J. (2007). Comparison among two fertile and three male-sterile mitochondrial genomes of maize. *Genetics*, 177(2): 1173-1193, DOI: <https://doi.org/10.1534/genetics.107.073312>
- Bohra, A., Jhara, U. C., Adhimoolam, P., Bisht, D., Singh, N. P. (2016). Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding of field crops. *Plant Cell Rep*, 35: 967-993, DOI: <https://doi.org/10.1007/s00299-016-1949-3>
- Bozinović, S., Prodanović, S., Vancetović, J., Nikolić, A., Ristić, D., Kostadinović, M., Ignjatović, D. (2015). Individual and combined (Plus-hybrid) effect of cytoplasmic male sterility and xenia on maize grain yield. *Chilean Journal of Agricultural Research* 75(2): 160-167
- Bozinović, S., Vancetović, J., Babić, M., Filipović, M., Delić, N. (2010). The Plus-Hybrid effect on the grain yield of two ZP maize hybrids. *Genetika*, 42(3), 475-484
- Bozinović, S., Vancetović, J., Prodanović, S., Camdzija, Z., Stevanović, M., Grcić, N., Crevar, M. (2012). Different xenia effect on sterile and fertile versions of hybrids in maize. Third International Scientific Symposium "Agrosym". Jahornia 2012
- Bruce, R.R., Sanford, J. O., Myhre, D. L. (1966). Soil water and nitrogen influence on growth and fruiting of a cytoplasmic male-sterile corn hybrid and its fertile counterpart. *Aron. J.* 58: 631-634
- Budar, F., Pelletier, G. (2001) Male sterility in plants: occurrence, determinism, significance and use. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences 324: 543-550
- Bulant, C., Gallais, A., Matthys-Rochon, E., Prioul, J. L. (2000). Xenia effects in maize with normal endosperm: II. Kernel growth and enzyme activities during grain filling. *Crop Sci.* 40:182-189
- Calugar, R. E., Has, V. V., Varga, A., Vana, C. D., Copandean, A., Has, I. (2018). The role of cytoplasmic diversification on some productivity traits of maize. *Euphytica* 214:90, DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2171-x>
- Chinwuba, P. M., Grogan, C. O., Zuber, M. S. (1961). Interaction of detasseling, sterility and spacing on yields of maize hybrids. *Crop Sci.* 1: 279-281

- Czepak, M.P., Kliemann, M., Schmidt, O., Araujo, R.N., de Sousa Oliveira, V., Junior, L. M. B., Zanala, A. G. B., Santos, K. T. H., dos Santos J. S. H., Santos G. P., Schmidt, E. R. (2019). Effect of Artificial Detasseling and Defoliation on Maize Seed Production. *International Journal of Plant & Soil Science*. 28, 4: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.9734/ijps/2019/v28i430114>
- Dewey, R.E., Timothy, D.H., Levings, III C.S. (1987). A mitochondrial protein associated with cytoplasmic male sterility in the T cytoplasm of maize. *Proc. Natl. acad. Sci. USA*, 48, 5374-5378
- Dewey, R. E., Timothy, D. H., Levings, III C. S. (1991). Chimeric mitochondrial genes expressed in the C male-sterile cytoplasm of maize. *Curr. Genet.* 20(6): 475-482
- Dhillon, M. K., Sharma, H. C., Smith, C. M. (2008). Implications of cytoplasmic male-sterility systems for development and deployment of pest resistant hybrids in cereals. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 3(68): 1-16
- Duvick, D. N. (1958). Yields and other agronomic characteristics of cytoplasmically pollen sterile corn hybrids, compared to their normal counterparts. *Agron. J.* 50: 121-125
- Duvick, D.N (1959). The use of cytoplasmic male sterility in hybrid seed production. *Economic Botany* 13(3): 167-195
- Everett, H. L. (1960). Effect of cytoplasm and Rf gene in maize. *Agron. J.* 52: 215-216
- Feil, B., Weingartner, U., Stamp, P. (2003). Controlling the release of pollen from genetically modified maize and increasing its grain yield by growing mixtures of male-sterile and male-fertile plants. *Euphytica* 130: 163-165
- Fox, T., De Bruin, J., Haug Collet, K., Trimmell, M., Clapp, J., Leonard, A., Li, B., Sclaro, E., Collinson, S., Glassman, K., Miller, M., Schussler, J., Dolan, D., Liu, L., Gho, C., Albertsten, M., Loussaert, D., Shen, B. (2017). A single point mutation in *Ms44* results in dominant male sterility and improves nitrogen use efficiency in maize. *Plant Biotechnology Journal* 15: 942-952
- Gabay-Laughnan, S., Laughnan, J. R. (1994). Male sterility and restorer genes in maize. W: Freeling M., Walbot V. (red.) *The maize handbook*, (419-423), Nowy York, Springer-Verlag
- Góral, H. (2001). Mieszance F1 pszenżyta ozimego z cytoplazmą Triticum timopheevi. *Biul IHAR* 220: 81-90
- Góral, H., Pojmaj M. S., Pojmaj R., Burczy M. (2009). Otrzymywanie nasion mieszańcowych pszenżyta ozimego w siewie pasowym linii cms i restorera oraz w mieszaninach tych form. *Biul. IHAR* 252: 163-168
- Hanson, M. R., Bentolia, S. (2004). Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. *Plant Cell* 16: 154-160
- Hofmann, L. Jr., Rooney, W. L. (2013). Cytoplasm has no effect on the yield and quality of biomass sorghum hybrids. *Journal of Sustainable Bioenergy Systems*, 3: 129-134, DOI: <http://dx.doi.org/10.4236/jsbs.2013.32018>
- Horn, R., Radanovic, A., Fuhrmann, L., Sprycha, Y., Hamrit, S., Jockovic, M., Miladinovic, D., Jonsen, C. (2019). Development and validation of markers for the fertility restorer gene *Rf1* in sunflower. *Int J Mol Sci.* 20(6):1260. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20061260>
- Hunter, R. B., Mortimore, C. G., Kannenberg, L. W. (1972). Inbred maize performance following tassel and leaf removal. *Agronomy Journal*, 65(3): 471-472
- Jovanović, S. V., Todorović, G. N., Kresović, B. J., Secanski, M. D., Strabanović, R. T., Stanisavljević, R. S., Postić, D. Z. (2018a). Effects of cytoplasmic male sterility on maize hybrids yield. *Agriculture & Food*, 6: 65-72
- Jovanović, S. V., Todorović, G., Kresović, B., Simić, B., Strbanović, R., Stanisavljević, R., Postić, D. (2018b). Effects of different types of cytoplasm on the number of kernels per row of maize inbred lines. Conference: 53 hrvatski i 13 međunarodni simpozij agronoma, Vodice, 18 -23 luty 2018.
- Kaesar, O., Weingartner, U., Camp, K.-H., Chowchong, S., Stamp, P. (2003). Impact of different cms type on grain yield of dent x flint hybrids of maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 48: 15-20
- Kahriman, F., Serment, M., Haslak, M., Kang, M. S. (2017). Pollen effect (xenia) for evaluation breeding materials in maize. *Genetika*, 49(1): 217-234
- Kim, Y., Zhang, D. (2017). Review: Molecular control of male fertility for crop hybrid breeding. *Trends in Plant Science*, 23(1): 53-63, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.10.001>
- Kolasińska, I. (2001). Przywracanie płodności pyłku u mieszańców żyta CMS-Pampa x restorer. *Biul IHAR*, 218 -219: 341-349
- Kolasińska, I. (2019). Efekty nowego program hodowli restorerów dla CMS-Pampa u żyta ozimego. *Biul IHAR*, 285: 153-154
- Majewska-Sawka, A., Sadoch, Z. (2003). Cytoplazmatyczna męska sterylność roślin- mechanizmy biologiczne i molekularne. *Problemy Nauk Biologicznych*, Tom 52, Nr 4 (261): 413-423
- Martins, A. O., Camprostrini, E., Magalhaes, P. C., Guimaraes, L. J. M., Ozanan, F., Duraes, M., Marriel, I. E., Netto, A. T. (2008). Nitrogen-use efficiency of maize genotypes in contrasting environments. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 8: 291-298
- Miku, V. E., Partas, E. C. (1990). The effect of C male sterile cytoplasm on morphological and agronomic traits of corn hybrids. *Maize Genet Coop. Newslt*, 64:95-96
- Noble, S. W., Russell, W. A. (1963). Effects of male-sterile cytoplasm and pollen fertility restorer genes on performance of hybrid corn. *Crop Sci.* 3: 92-96
- Patel, J. B. (2013). Effect of alien cytoplasm on yield and yield components: A review. *AGRES – An International e-Journal*, 2(4): 413-427
- Rogers, J. S., Edwardson, J. R. (1952). The utilization of cytoplasmic male-sterile inbreds in the production of corn hybrids. *Agron. J.*, 44: 8-13
- Sanford, J. O., Grogan, H. V., Jordan, H. V., Sarvella, P. A. (1965). Influence of male-sterility on nitrogen utilization in corn, *Zea mays* L. *Agron. J.* 57: 580-583
- Sangoi, L., Salvador, R. (1996). Agronomic performance of male-sterile and fertile maize genotypes at two plant populations. *Ciencia Rural*, Santa Maria, vol.26 (3): 377-383
- Sangoi, L., Salvador, R. (1998). Effect of maize plant detasseling on grain yield, tolerance of high plant density and drought stress. *Pesq. Agropec. Bras.* 33(5): 677-684
- Saxena, K. B., Hingane, A. J. (2015). Male sterility systems in major field crops and their potential role in crop improvement. W: Bahadur B. (red), *Plant Biology and Biotechnology: Volume I: Plant Diversity, Organization, Function and Improvement*; Springer India, DOI https://doi.org/10.1007/978-81-322-2286-6_25
- Seyedin, N., Lamotte, C. E., Anderson, I. C. (1980). Auxin levels in tassels of maize cultivars differing in tolerance to high population densities. *Can. J. Plant Sci.*, 60: 1427-1430
- Stamp, P., Chowchong, S., Menzi, M., Weingartner, U., Kaesar, O. (2000). Increase in the yield of cytoplasmic male sterile maize revisited. *Crop Sci*, vol. 40(6): 1586-1587, DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4061586x>

- Stevanovic, M., Camdzija, Z., Pavlov, J., Markovic, K., Vancetovic, J., Mladenovic-Drinic, S., Filipovic, M. (2016). The application of protein markers in conversion of maize inbred lines to the cytoplasmic male sterility basis. *Genetika*, 48(2): 691-698, DOI: <https://doi.org/10.2298/GENSR1602691S>
- Stojałowski, S., Łapiński, M. (2001). Wpływ różnych źródeł cytoplazmy wywołującej męską jałowość na właściwości rolnicze mieszańców żyta (*Secale cereale* L.). *Biul IHAR*, 220: 179-189
- Stringfield, G. H. (1958). Fertility restoration and yields in maize. *Agron. J.*, 50: 215-218
- Sulewska, H., Adamczyk, J., Cygert, H., Rogacki, J., Szymańska, G., Smiatacz, K., Panasiwicz, K., Tomaszuk, K. (2014). A comparison of controlled self-pollination and open pollination results based on maize grain quality. *Spanish Journal of Agricultural research* 12(2): 495-500; DOI: <http://dx.doi.org/10.5424/sjar/2014122-4970>
- Vancetovic, J., Bozinovic, S., Ignjatovic-Micic, D., Markovic, K. (2012). Plus- Hybrid System in maize (*Zea mays* L.) production: a new approach combining the effect of cytoplasmic male sterility and xenia for grain yield increase and nutritional improvement. W: Jimenez-Lopez J. C. (red) Maize: Cultivation, uses and health benefits. Nova Science Publishers, Inc. ISBN: 978-1-62081-514-4, s.: 15-6
- Vulchinkov, S., Valkova, V., Ilchorska D., Vulchinkova, P. (2014). Maize hybrids testing in system „Plus”. *Agricultural Science and Technology*, 6(4): 409 – 412
- Wan, X., Wu, S., Li, Z., Dong, Z., An, X., Ma, B., Tian, Y., Li, J. (2019). Maize genic male-sterility genes and their applications in hybrid breeding: progress and perspectives. *Mol. Plant*. 12: 321-342, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.01.014>
- Warzecha, R., Salak-Warzecha, K. (2006). Progress in CMS development for hybrid triticale. Proceedings of the 6th International Triticale Symposium, Stellenbosch, South Africa, 3-7 September, 2006
- Weingartner, U., Camp, K.-H., Stamp, P. (2004). Impact of male sterility and xenia on grain quality traits of maize. *Europ. J. Agronomy*, 21: 239-247
- Weingartner, U., Prest, T. J., Camp, K.-H., Stamp, P. (2002). The Plus-Hybrid System: a method to increase grain yield by combined cytoplasmic male sterility and xenia. *Maydica* 47: 127-134
- Wise, R. P., Bronson, C. R., Schnable, P. S., Horner, H. T. (1999). The Genetics, pathology, and molecular biology of T-cytoplasm male sterility in maize. *Botany Publication and Papers*, 60.
- Yen, D. E. (1959). Pollen sterility in pukekohe longkeeper onions. *New Zealand Journal of Agriculture research*, 2 (3): 605-612, DOI: <https://doi.org/10.1080/00288233.1959.10418038>
- Zabala, G., Gabay-Laughnan, S., Laughnan, J. R. (1997). The nuclear gene Rf3 affects the expression of the mitochondrial chimeric sequence R implicated in S-type male sterility in maize. *Genetics* 147: 847-860