

GENETIČKA OSNOVA NASLEĐIVANJA VISINE BILJKE KUKURUZA

**Slavko N. Radanović¹, Tomislav B. Živanović^{2*}, Mile D. Sečanski³,
Snežana V. Jovanović³, Slaven A. Prodanović² i
Gordana G. Šurlan Momirović²**

¹Poljoprivredni institut, Banja Luka, Knjaza Miloša 17, Banja Luka,
Republika Srpska, Bosna i Hercegovina

²Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet,
Nemanjina 6, Beograd - Zemun, Srbija

³Institut za kukuruz „Zemun Polje“, Slobodana Bajića 1,
Zemun Polje, Beograd - Zemun, Srbija

Rezime: Cilj ovog istraživanja je bio da se na osnovu direktnog i recipročnog dialelnog ukrštanja pet inbred linija kukuruza utvrde: varijabilnost, heterozis, kombinacione sposobnosti i genetička osnova nasleđivanja visine biljke. Ogled je postavljen po metodu slučajnog blok sistema u četiri ponavljanja u toku dve godine. Analiza varijanse kombinacionih sposobnosti za visinu biljke ukazuje na značajnost i opštih i posebnih kombinacionih sposobnosti. Odnos OKS/PKS pokazuje da u nasleđivanju ove osobine značajniju ulogu imaju neaditivni geni. Razlike između direktnog i recipročnog ukrštanja za ovu osobinu bile su visoko značajne kod svih kombinacija, osim kombinacije ZPL-11/6 x NS-1445, a najveći efekat reciprociteta ustanovljen je kod kombinacije ZPL-11/6 x BL-47 u obe godine ispitivanja. Ovo nam ukazuje da u nasleđivanju visine biljke, osim nuklearnih učestvuju i plazma geni. Visoko značajne pozitivne vrednosti PKS imalo je osam od ukupno deset hibridnih kombinacija. Visoke vrednosti PKS za ovu osobinu imale su hibridne kombinacije F-7R i linije koje su bile loši opšti kombinatori (ZPL-11/6 i BL-47; hibridne kombinacije gde je jedan roditelj sa visokom OKS, a drugi sa niskom OKS), što je verovatno posledica interakcije između gena roditelja.

Ključne reči: heritabilnost, kombinacione sposobnosti, komponente genetičke varijanse.

Uvod

Visina biljke je veoma važna osobina, kako za opisivanje novih genotipova kukuruza tako i za produkciju sveže i suve materije, pa čak i za prinos zrna.

* Autor za kontakt: e-mail: tomislav@agrif.bg.ac.rs

Značajne su i pozitivne korelacije, koje su utvrdili mnogi autori, između visine biljke i prinosa suve materije i visine biljke i prinosa zrna. Različiti ekološki uslovi i agronomski faktori (gustina biljaka, đubrenje, štetočine i bolesti) utiču na ekspresiju ove osobine. Ekspresija visine biljke je pod kontrolom većeg broja gena, interakcije između ovih gena, faktora spoljašnje sredine i interakcije genetičkih i ekoloških činilaca. Heritabilnost ove osobine je relativno visoka i pokazuje značajnu genotipsku varijabilnost i pozitivan heterozis, kako je navedeno u mnogim istraživačkim publikacijama.

Kvantitativne osobine, od značaja za proizvodnju i selekciju, su rezultat akcije velikog broja jedarnih gena, ali i jednog broja plazma gena različitog načina delovanja, čiji se efekti ne mogu zasebno meriti i menjati na eksperimentalnom materijalu, a u interakciji su sa faktorima spoljašnje sredine. Način delovanja tih gena otkriva se putem različitih biometričkih metoda. Jedna od najviše korišćenih je analiza podataka dialelnog ukrštanja pomoću koje se mogu odrediti kombinacione sposobnosti, heterozis, način nasleđivanja i efekat gena.

Procena nasleđivanja osobina može se izvršiti samo na osnovu analize genetičke varijabilnosti i heritabilnosti. Istraživanja Hayman-a, 1954. godine i Jinks-a, 1954. godine, se bave genetičkom analizom roditelja u dialelnim ukrštanjima ili analizom početnih populacija iz kojih su nastale roditeljske linije. Primenom metode po Hayman-u (1954), genetička varijansa se razdvaja na komponente i daje se grafikon V_r/W_r regresije. Mnogi autori ističu da se heritabilnost (h^2) može razmotriti u užem i širem smislu (Sečanski et al., 2007). Poznavanje heritabilnosti u užem smislu je od izuzetnog značaja u oplemenjivačkim programima (Lynch i Walsh, 1998).

Pravilna ocena kombinacionih sposobnosti genotipova može se dobiti na osnovu međusobnog ukrštanja. Heterozis, kao hibridna bujnost F_1 generacije u odnosu na roditelje, se maksimalno koristi u oplemenjivanju kukuruza. Heterozis zavisi od ravnoteže aditivne, dominantne komponente i interakcije između homozigotno/homozigotne i homozogotno/heterozigotne komponente generacijskog proseka, od distribucije gena između roditeljskih linija (Lynch i Walsh, 1998), rezultata komplementarne interakcije gena i interalelne interakcije (Hallauer et al., 2010). Tumačeći uzroke nastanka fenomena heterozisa neki autori daju prednost dominantnom, a drugi superdominantnom, kao i epistatičnom delovanju gena (Hallauer et al., 2010). Stoga je važno poznavati kombinacione sposobnosti roditelja pre nego što se pristupi njihovom ukrštanju u cilju stvaranja hibrida. Razlikujemo opštu kombinacionu sposobnost (OKS) i posebnu kombinacionu sposobnost (PKS). Griffing (1956a, 1956b), Borojević (1992) i Lynch i Walsh (1998) ističu da je OKS rezultat aditivne genetičke, a PKS neaditivne varijanse (dominacije i epistaze). Postoji više načina procene kombinacionih sposobnosti iz dialelnog ukrštanja: procena po metodu Hayman-a

(1954), koju su modifikovali Mather i Jinks (1971) i analize po Griffing-u (1956a) sa četiri eksperimentalna metoda i dva matematička modela.

Cilj ovog istraživanja je da se na osnovu dialelnog ukrštanja odrede: (i) heterozis u odnosu na boljeg roditelja; (ii) kombinacione sposobnosti; (iii) i genetička osnova nasleđivanja visine biljke putem regresione analize.

Materijal i metode

Ispitivano je pet inbred linija kukuruza (ZPL-11/6 i NS-1445 (Srbija), F-7R i W-37A (SAD), BL-47 (Republika Srpska) i njihovi hibridi dobijeni direktnim i recipročnim dialelnim ukrštanjem. Svi genotipovi su bili FAO 300-400 u tipu zubana, standardnog kvaliteta zrna. Uporedni poljski ogled linija i hibrida postavljen je po metodu slučajnog blok sistema u četiri ponavljanja tokom dve godine (2010. i 2011. godine) na oglednom polju Poljoprivrednog instituta Banja Luka. Svaki genotip je sejan u po jedan red po ponavljanju, pri čemu je dužina redova bila 6m, razmak između redova 0,7m, a rastojanje između biljaka u redu 0,24m. Površina elementarne parcele je bila 4,2m². Analizirana je visina biljke do vrha metlice. Ova osobina je merena na deset biljaka po ponavljanju. Izračunati su sledeći parametri: srednje vrednosti, standardna devijacija, koeficijent varijacije. Analiza komponenti genetičke varijanse i heritabilnost u užem i širem smislu i regresiona W_{ri}/V_{ri} analiza su urađeni po modelu Hayman-a (1954), Jinks-a (1954) i Mather-a i Jinks-a (1971). Analiza OKS i PKS, kao i efekta reciprociteta rađena je na osnovu matematičkog modela I i metoda 1 po Griffing-u (1956a; 1956b), koji uključuju roditelje, F₁ generaciju i recipročna ukrštanja sa modifikacijama od strane Burow i Coors (1994).

Rezultati i diskusija

Na varijabilnost visine biljke do vrha metlice statistički veoma značajno su uticali godina, genotip i interakcija ova dva faktora (tabela 1).

Tabela 1. ANOVA za visinu biljke.

Table 1. ANOVA for plant height.

Izvori varijacija <i>Sources of variance</i>	df	Mean Square (MS)
Ponavljanje (<i>Repetition</i>) (R)	3	9,45
Godina (<i>Year</i>) (Y)	1	2541,84**
Genotip (<i>Genotype</i>) (G)	24	6264,66**
G x Y (<i>Genotype</i> × <i>Year</i>)	24	39,46**
Greška (<i>Error</i>)	147	9,58

** p<0,01

Hibridne kombinacije su ostvarile znatno veće srednje vrednosti za visinu biljke do vrha metlice nego roditeljske inbred linije, što ukazuje na veoma izražen heterozis za ovo svojstvo. Među roditeljskim linijama najveću prosečnu visinu biljke imao je genotip F-7R, a najnižu genotip ZPL-11/6 u obe godine ispitivanja (tabela 2). Od hibrida, najveću srednju vrednost za ispitivano svojstvo pokazala je kombinacija F-7R x NS-1445 (271,87 cm u 2010. godini i 282,75 cm u 2011. godini), a najmanju srednju vrednost imala je kombinacija W-37A x ZPL-11/6 (210,37 cm u 2010. godini i 220,62 cm u 2011. godini).

Tabela 2. Srednje vrednosti (\bar{x}), standardne devijacije (σ), koeficijenti varijacije (CV) i heterozis.

Tabla 2. Mean values (\bar{x}), standard deviations (σ), coefficients of variation (CV) and heterosis.

Hibridi Hybrids	2010.			2011.			
	$\bar{X} \pm SE$	σ^2	Heterozis Heterosis BP(%)	$\bar{X} \pm SE$	σ^2	Heterozis Heterosis BP(%)	
ZPL-11/6	167,75±3,20	6,39	3,81	174,75±1,78	3,56	2,04	
F-7R	200,37±1,22	2,44	1,22	211,00±1,91	3,82	1,81	
W-37A	197,12±0,87	1,73	0,88	201,00±0,95	1,91	0,95	
NS-1445	197,25±2,06	4,12	2,09	190,12±1,79	3,57	1,88	
BL-47	173,50±2,56	5,12	2,95	177,75±2,71	5,42	3,05	
ZPL-11/6x F-7R	258,00±2,82	31,92	2,19	263,00±2,38	22,66	4,76	24,64**
ZPL-11/6x W-37A	227,50±2,09	17,56	1,84	232,25±1,44	8,29	2,88	15,55**
ZPL-11/6x NS-1445	239,00±1,58	9,92	1,32	254,75±0,48	0,94	0,97	33,99**
ZPL-11/6x BL-47	242,00±3,19	40,82	2,46	251,62±3,30	43,43	6,59	41,56**
F-7Rx ZPL-11/6	241,12±2,78	31,02	2,31	252,37±2,99	35,76	5,98	19,61**
F-7Rx W-37A	259,62±1,36	7,45	1,05	268,25±2,47	24,40	4,94	27,13**
F-7Rx NS-1445	271,87±0,43	0,76	0,32	282,75±2,43	23,04	4,86	34,00**
F-7Rx BL-47	259,62±0,58	1,37	0,45	262,75±1,02	4,20	2,05	24,53**
W-37Ax ZPL-11/6	210,37±1,91	14,67	1,82	220,62±1,02	4,20	2,05	9,76**
W-37Ax F-7R	251,00±1,64	10,82	1,31	258,87±2,30	21,25	4,61	22,69**
W-37Ax NS-1445	245,00±2,95	34,81	2,41	253,37±3,09	38,19	6,18	26,05**
W-37Ax BL-47	229,25±2,30	21,25	2,01	235,00±2,56	26,21	5,12	16,91**
NS-1445x ZPL-11/6	242,75±1,01	4,04	0,83	252,50±1,31	6,92	2,63	32,81**
NS-1445x F-7R	268,75±2,39	22,85	1,78	275,25±1,90	14,44	3,80	30,45**
NS-1445x W-37A	232,00±1,11	4,97	0,96	240,37±1,99	15,92	3,99	19,59**
NS-1445x BL-47	232,37±1,68	11,36	1,45	245,00±1,27	6,50	2,55	28,87**
BL-47x ZPL-11/6	218,50±1,68	11,29	1,54	224,00±1,93	14,82	3,85	26,02**
BL-47x F-7R	237,50±1,28	6,55	1,08	240,37±1,13	5,11	2,26	13,92**
BL-47x W-37A	218,50±0,74	2,19	0,68	228,37±1,36	7,408	2,72	13,62**
BL-47x NS-1445	243,00±3,90	60,84	3,21	245,87±2,77	6,40	2,53	29,32**

***, p<0,05; p<0,01

Koeficijenti varijacije za visinu biljke do vrha metlice bili su generalno niski, i nešto viši kod linija nego hibrida (tabela 2). Najniži koeficijent varijacije iznosio je 0,32% kod hibrida F-7R x NS-1445, a najviši 3,81% kod linije ZPL-11/6 u 2010. godini, a u 2011. godini najniži je bio kod hibrida ZPL-11/6 x NS-1445 (0,38%), a najviši kod linije BL-47 (3,05%) (tabela 2), što je u saglasnosti sa istraživanjima Gyenes-Hegyí et al. (2002). Upravo zbog stabilnosti visine biljke u različitim sredinama ova osobina je preporučena od strane eksperata za grupisanje varijeteta u DUS testiranjima i nalazi se u grupi morfoloških karakteristika na osnovu kojih se vrši DUS testiranje u procesu zaštite prava oplemenjivača, UPOV TG/2/7 (2009).

Sve hibridne kombinacije su ispoljile visoko značajne vrednosti heterozisa u obe godine ispitivanja, osim kombinacije W-37A x ZPL-11/6 koja je u 2010. godini ostvarila značajnu vrednost heterozisa za ovu osobinu (tabela 2). Najveći heterozis za ovu osobinu ispoljila je kombinacija ZPL-11/6 x BL-47 (39,48% 2010. godine i 41,56% 2011. godine), a najniži heterozis imala je kombinacija W-37A x ZPL-11/6 (6,72% 2010. godine i 9,76% 2011. godine). Najveću razliku u heterozisu između direktnog i recipročnog ukrštanja pokazala je kombinacija ZPL-11/6 x BL-47 (13,54% u 2010. godini i 15,54% u 2011. godini).

Analizom varijanse kombinacionih sposobnosti utvrđeno je postojanje visoko značajne razlike u OKS, PKS, kao i u efektu recipročnog ukrštanja u obe godine (tabela 3), što znači da je u nasleđivanje svojstva visina biljke do vrha metlice uključeno aditivno i neaditivno delovanje gena, ali i geni iz citoplazme. Međutim, zbog odnosa OKS/PKS koji je u obe godine ispitivanja manji od 1 (tabela 3) vidimo da je neaditivno delovanje gena najznačajnije za nasleđivanje ovog svojstva, što je u saglasnosti sa rezultatima koje su dobili Todorović (1995), Sečanski (1999), Pekić (2001), Sečanski et al. (2007) i Malik (2004).

Visoko značajne pozitivne vrednosti OKS za svojstvo visina biljke do vrha metlice imale su linije F-7R i NS-1445, dok su visoko značajne negativne vrednosti OKS pokazale linije ZPL-11/6 i BL-47 u obe godine ispitivanja. Linija W-37A je imala visoko značajnu negativnu vrednost samo u 2011. godini (tabela 3). Visoko značajne pozitivne vrednosti PKS imalo je osam, od ukupno deset hibridnih kombinacija, dok je kombinacija W-37A x BL-47 ispoljila visoku pozitivnu vrednost PKS jedino u 2011. godini. Kombinacija ZPL-11/6 x W-37A nije imala statistički značajnu vrednost PKS ni u jednoj godini ispitivanja (tabela 3). Razlike između direktnog i recipročnog ukrštanja za ovu osobinu bile su visoko značajne kod svih kombinacija, osim kombinacije ZPL-11/6 x NS-1445 u obe godine, odnosno kombinacije NS-1445 x BL-47 u 2011. godini (tabela 3). Najveći efekat reciprociteta ustanovljen je kod kombinacije ZPL-11/6 x BL-47 u obe godine ispitivanja.

Kod nasleđivanja visine biljke kukuruza do vrha metlice, a na osnovu komponenata genetičke varijanse, utvrđeno je da presudan značaj imaju

dominantni geni, odnosno njihova varijansa (H_1 i H_2) koja je visoko značajna (tabela 4). Takođe, mnogo veći uticaj dominantnih u odnosu na aditivne gene kod nasleđivanja ovog svojstva dobili su Todorović (1995), Sečanski (1999), Pekić (2001), Glover et al. (2005) i Sečanski et al. (2007).

Tabela 3. ANOVA kombinacionih sposobnosti i efekti GCA i SCA.
Table 3. ANOVA for combining abilities and effects of GCA and SCA.

Godina <i>Year</i>	Izvori varijacija <i>Sources of variations</i>	df	Sredine kvadrata <i>Mean squares</i>	
2010.	GCA	4	1956,54**	
	SCA	10	4724,53**	
	Recipročni efekat (<i>Reciprocity effect</i>)	10	1231,40	
	Greška (<i>Error</i>)	72	592,56	
GCA/SCA=0,414				
2011.	GCA	4	4029,63**	
	SCA	10	5967,23**	
	Recipročni efekat (<i>Reciprocity effect</i>)	10	378,17**	
	Greška (<i>Error</i>)	72	10,85	
GCA/SCA=0,675				
Efekat GCA – <i>Effect of GCA</i>				
Roditelji <i>Parents</i>	2010.		2011.	
	Efekat GCA <i>Effect of GCA</i>	Rang <i>Rank</i>	Efekat GCA <i>Effect of GCA</i>	Rang <i>Rank</i>
ZPL-11/6	-6,65**	5	-7,57**	4
F-7R	10,64**	1	14,93**	1
W-37A	-1,38	3	-3,83**	3
NS-1445	2,74**	2	5,38**	2
BL-47	-5,35**	4	-8,90	5
SE	±0,84		±0,74	
LSD 0,05/0,01	1,68/2,24		1,47/1,95	
Efekat SCA – <i>Effect of SCA</i>				
Hibridi <i>Hybrids</i>	2010.		2011.	
	Efekat SCA <i>Effect of SCA</i>	Efekat reciprociteta <i>Reciprocity effect</i>	Efekat SCA <i>Effect of SCA</i>	Efekat reciprociteta <i>Reciprocity effect</i>
ZPL-11/6 × F-7R	17,44**	8,44**	12,70**	5,31**
ZPL-11/6 × W-37A	-1,16	8,56**	0,21	5,81**
ZPL-11/6 × NS-1445	16,66**	-1,87	18,18**	1,13
ZPL-11/6 × BL-47	14,13**	11,75**	16,65**	13,81**
F-7R × W-37A	17,92**	4,31**	14,83**	4,69**
F-7R × NS-1445	21,47**	3,82**	21,06**	3,75**
F-7R × BL-47	15,14**	11,06**	7,90**	11,19**
W-37A × NS-1445	9,01**	6,50**	7,70**	6,50**
W-37A × BL-47	2,48	5,37**	6,22**	3,87**
NS-1445 × BL-47	12,17**	-5,31**	11,32**	-0,44
SE	±0,43	±1,21	±1,28	±1,16
LSD 0,05/0,01	2,85/3,78	2,41/3,20	2,55/3,38	2,32/3,08

** p<0,01

Broj dominantnih alela bio je veći u odnosu na broj recesivnih, što potvrđuju pozitivne vrednosti koeficijenta F u obe godine, a i njihova frekvencija ($u=0,60$; $v=0,39$ u 2010. godini i $u=0,59$; $v=0,41$ u 2011. godini). Na isti zaključak ukazuje i odnos Kd/Kr koji je u obe godine bio veći od jedan (tabela 4).

Da su dominantni i recesivni geni bili nejednako zastupljeni kod roditelja ukazuje i odnos $H_2/4H_1$ koji je u obe godine ispitivanja bio manji od 0,25 (tabela 4). Kako je prosečan stepen dominacije ($\sqrt{H1/D}$) veći od jedan, to se i kod nasleđivanja ovog svojstva ispoljava superdominacija (tabela 4).

Kod nasleđivanja visine biljke do vrha metlice nije utvrđena interalelna interakcija (epistaza) ni u jednoj godini ispitivanja, tako da su svi roditelji uključeni u regresionu analizu i Vr/Wr dijagram. Zbog negativnih vrednosti parametra a ($a=-362,90$ u 2010. godini i $a=-421,29$ u 2011. godini) očekivana linija regresije seče Wr osu ispod koordinatnog početka, što ukazuje na superdominantno nasleđivanje ove osobine. Ovo je u saglasnosti sa prosečnim stepenom dominacije koji je bio veći od jedan u obe godine (tabela 4) a i sa rezultatima koje su u svojim istraživanjima dobili Sečanski (1999), Pekić (2001), Glover et al. (2005), Sečanski et al. (2007) i Srdić et al. (2007).

Tabela 4. Komponente genetičke varijanse i heritabilnost.

Table 4. Components of genetic variability and heritability.

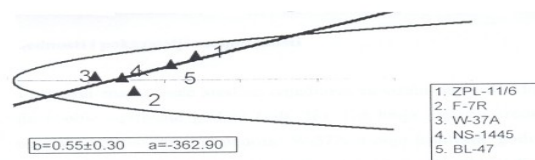
Komponente varijanse <i>Components of variability</i>	2010.	2011.
D	232,35	232,59
H_1	3236,00**	3590,02**
H_2	3089,29**	3476,15**
F	18,65	3,87
E	2,42	2,49
$H_2/4H_1$	0,24	0,24
u	0,60	0,59
v	0,39	0,41
$\sqrt{H1/D}$	3,73	3,93
Kd/Kr	1,02	1,00
Vp	234,77	235,09
$V\bar{r}$	90,34	85,908
$\bar{W}r$	111,99	115,828
$\bar{V}r$	863,88	956,18
$h^2_{n.s.}$	0,189	0,164
$h^2_{b.s.}$	0,997	0,998

** $p<0,01$

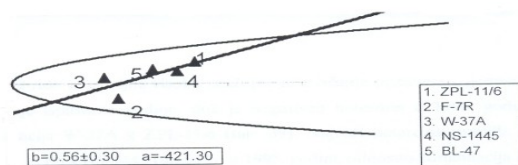
Analizom dijagrama rasturanja inbred linija u odnosu na mesto preseka parabole i očekivane linije regresije, može se reći da su linije W-37A (3) i F-7R (2)

ispoljile najveći broj dominantnih, a linija ZPL-11/6 (1) je ispoljila najveći broj recesivnih gena za ovo svojstvo (slika 1 i slika 2).

Srdić et al. (2007) navode da heritabilnost nije samo karakteristika određenog svojstva, već i populacije, uslova spoljašne sredine kojima su izložene individue, kao i načina merenja fenotipa. Za visinu biljke do vrha metlice utvrđena je veoma visoka heritabilnost u širem smislu u obe godine ($h^2_{bs}=99,7\%$ u 2010. godini, i $h^2_{bs}=99,8\%$ u 2011. godini), ali i relativno niska vrednost heritabilnosti u užem smislu ($h^2_{ns}=18,9\%$ odnosno $h^2_{ns}=16,4\%$) (tabela 5). Slične vrednosti heritabilnosti u širem i užem smislu u svojim istraživanjima dobili su Todorović (1995), Sečanski (1999), Sečanski et al. (2007), Srdić et al. (2007) i Andrade i Filho (2008). Svakako visina biljke ne zavisi samo od genetičke pozadine svojstva, već je takođe pod uticajem mnogih spoljnih faktora i uzgajivačke prakse (gustine setve, tipa zemljišta, prisustva bolesti i štetočina, meteoroloških uslova...).



Slika 1. Vr/Wr regresiona analiza (2010. godina).
Figure 1. Vr/Wr regression analysis (2010).



Slika 2. Vr/Wr regresiona analiza (2011. godina).
Figure 2. Vr/Wr regression analysis (2011).

Zaključak

Na osnovu analize dobijene nakon direktnog i recipročnog dialelnog ukrštanja i postavljanjem ogleđa po slučajnom blok sistemu u četiri ponavljanja tokom dve godine, može se zaključiti: na varijabilnost visine biljke utiče genotip, godina i njihova interakcija. Sve hibridne kombinacije su imale visoko značajne vrednosti heterozisa. Dominantna komponenta je bila veća od aditivne i imala je važniju ulogu u nasleđivanju visine biljke kukuruza gde su dominantni geni preovladavali nad recesivnim. Ova osobina se nasleđuje superdominantno, što potvrđuje i prosečan stepen dominacije i Vr/Wr regresiona analiza. Za ovu osobinu dobijene su niske vrednosti heritabilnosti u užem, a visoke u širem smislu. Analiza varijanse kombinacionih sposobnosti za visinu biljke ukazuje na značajnost i opštih i posebnih kombinacionih sposobnosti. Odnos OKS/PKS pokazuje da u nasleđivanju ove osobine značajniju ulogu imaju neaditivni geni. Razlike između direktnog i recipročnog ukrštanja za ovu osobinu bile su statistički visoko značajne kod svih kombinacija, osim kombinacije ZPL-11/6 x NS-1445, a najveći efekat reciprociteta ustanovljen je kod kombinacije ZPL-11/6 x BL-47 u obe godine ispitivanja. Ovo nam ukazuje da u nasleđivanju visine biljke, pored jedarnih učestvuju i geni citoplazme. Visoko značajne pozitivne vrednosti PKS imalo je osam, od ukupno deset, hibridnih kombinacija. Visoke vrednosti PKS za ovu osobinu imale su hibridne kombinacije F-7R i linije koje su bile loši opšti kombinatori (ZPL-11/6 i BL-47; hibridne kombinacije, gde je jedan roditelj sa visokom OKS, a drugi sa niskom OKS), što je verovatno posledica interakcije između gena roditelja. Značajne razlike u PKS između direktnog i recipročnog ukrštanja utvrđene su i kod hibrida ZPL-11/6 x F-7R i F-7R x BL-47, što indirektno ukazuje da je ova osobina pod uticajem gena iz citoplazme. Sa druge strane, ako se prate samo hibridi iz direktnih ukrštanja ili samo hibridi iz recipročnih ukrštanja ili svi zajedno, kroz veći broj sredina i ako se ispoljene vrednosti za posmatrano svojstvo značajno razlikuju, to jest različiti hibridi ispoljavaju različitu visinu u različitim sredinama tako da dolazi do promena ranga, to onda znači da postoji kvalitativna interakcija i da je posmatrana osobina pod jakim uticajem sredine.

Literatura

- Borojević, S. (1992): Principi i metode oplemenjivanja bilja. Naučna knjiga, Beograd.
- Burow, M.D., Coors, J.G., (1994): Diallel. A Microcomputer program for the simulation and analysis of diallel crosses. *Agronomy Journal* 86:154-58.
- Costa Andrade, J.A., Miranda Filho, J.B. (2008): Quantitative variation in the tropical maize population, ESALQ-PB1. *Scientia Agricola* 65(2):174-182.
- Glover, M., Willmot, D., Darrah, L., Hibbard, B., Zhu, X. (2005). Diallel Analysis of agronomic traits using Chinese and U.S. maize germplasm. *Crop Science* 45(3):1096-1102.
- Griffing, B. (1956a): Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science* 9:463-493.

- Griffing, B. (1956b): A generalised treatment of the use diallel crosses in qualitative inheritance. *Heredity*, 10:31-50.
- Gyenes-Hegyí, Z.-Pók, I.-Kizmus, L.-Zsubori, Z.-Nagy, E.-Marton, L. C. (2002): Plant height and height of the main ear in maize (*Zea mays* L.) at different locations and different plant densities. *Acta Agronomica Hungarica* 50:75-84.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B. (2010): Quantitative genetics in maize breeding. Springer, New York, USA.
- Hayman, B.I. (1954): The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39:789-809.
- Jinks, J.L. (1954): The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39:767-788.
- Lynch, M., Walsh, B. (1998): Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA.
- Malik, I. (2004): General and specific combining ability studies in maize diallel crosses. *International Journal of Agriculture and Biology* 6(5):856-859.
- Mather, K., Jinks, J.L. (1971): Biometrical Genetics. 2nd edition. Chapman and Hall, London, UK.
- Pekić, V. (2001): Nasleđivanje komponenti prinosa zrna kukuruza (*Zea mays* L.) belog endosperma. Magistarska teza, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad.
- Sečanski, M. (1999): Kombinacione sposobnosti inbridovanih linija za prinos suve materije i zrna hibrida kukuruza (*Zea mays* L.). Magistarska teza, Poljoprivredni fakultet, Zemun.
- Sečanski, M., Živanović, T., Vasiljević, S. (2007): Nasleđivanje osobina hibrida silažnog kukuruza. Zbornik radova instituta za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad 44(1):193-207.
- Srdić, J., Pajić, Z., Mladenović-Drinić, S. (2007): Inheritance of maize grain yield components. *Maydica* 52(3):261-264.
- Todorović, G. (1995): Genetički efekti heterozisa dialelnih hibrida kukuruza (*Zea mays* L.) F₁ generacije. Magistarska teza, Poljoprivredni fakultet, Zemun.

Primljeno: 6. juna 2014.
Odobreno: 8. decembra 2014.

THE GENETIC BASIS OF INHERITANCE OF PLANT HEIGHT IN MAIZE

**Slavko N. Radanović¹, Tomislav B. Živanović^{2*}, Mile D. Sečanski³,
Snežana V. Jovanović³, Slaven A. Prodanović² and
Gordana G. Šurlan Momirović²**

¹Institute of Agriculture, Banja Luka, Knjaza Miloša 17,
Banja Luka, Republic of Srpska, Bosnia and Herzegovina

²University of Belgrade, Faculty of Agriculture,
Nemanjina 6, Belgrade - Zemun, Serbia

³Maize Research Institute „Zemun Polje“, Slobodana Bajića 1,
Belgrade - Zemun, Serbia

A b s t r a c t

The aim of this study, on the grounds of direct and reciprocal diallel crossing of five inbred lines of maize, was to determine: variability, heterosis, combining ability and genetic basis of plant height inheritance. The experiment was based on the principle of randomized block design in four repetitions during two years. Analysis of variance of combining abilities for plant height indicates the significance of general and specific combining abilities. The GCA/SCA ratio shows that for the inheritance of these traits non-additive genes are the most important. Variations between direct and reciprocal crossing of this trait were highly significant in all combinations except in combination of ZPL-11/6 x NS-1445, with the largest effect of reciprocity established in combination of ZPL-11/6 x BL-47 in both years. This indicates that regarding the inheritance of plant height, apart from nuclear genes, plasma genes are involved as well. Eight out of ten hybrid combinations had highly significant positive values of SCA. The high value of SCA for this trait was noticed in the case of a hybrid combination of F-7R and lines that were generally bad combiners (ZPL-11/6 and BL-47; hybrid combinations where one parent was with high GCA and the other with low GCA), which was probably due to interactions between parents' genes.

Key words: heritability, combining ability, genetic variance components.

Received: June 6, 2014
Accepted: December 8, 2014

*Corresponding author: e-mail: tomislav@agrif.bg.ac.rs