

UNIVERZITET U BEOGRADU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET

Nikola M. Grčić

**GENETIČKA ANALIZA NASLEĐIVANJA
KVANTITATIVNIH OSOBINA KUKURUZA
PRIMENOM METODA DIALELA I
GENERACIJSKIH PROSEKA**

Doktorska Disertacija

Beograd, 2016.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF AGRICULTURE

Nikola M. Grčić

**GENETIC ANALYSIS OF INHERITANCE
OF MAIZE QUANTITATIVE TRAITS USING
DIALLEL AND GENERATION MEAN
METHODS**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2016.

POLJOPRIVREDNI FAKULTET, ZEMUN

MENTOR:

dr Gordana Šurlan Momirović, redovni profesor u penziji, Poljoprivredni fakultet u Beogradu (uža naučna oblast: genetika)

ČLANOVI KOMISIJE:

dr Slaven Prodanović, redovni profesor , Poljoprivredni fakultet u Beogradu (uža naučna oblast: oplemenjivanje biljaka)

dr Nenad Delić, viši naučni saradnik Institut za kukuruz "Zemun Polje" (uža naučna oblast: oplemenjivanje biljaka)

dr Mile Sečanski, naučni saradnik Institut za kukuruz "Zemun Polje (uža naučna oblast: oplemenjivanje biljaka)

dr Jovan Pavlov, naučni saradnik Institut za kukuruz "Zemun Polje (uža naučna oblast: oplemenjivanje biljaka)

ZAHVALNICA

Zahvaljujem se **Institutu za kukuruz „Zemun Polje“** na ukazanom poverenju i mogućnosti da se ova disertacija realizuje.

Hvala mentoru **prof. dr Gordani Šurlan-Momirović**, na uputstvima, podršci i savetima tokom izrade teze. Takođe, veliku zahvalnost dugujem mentoru iz Instituta za kukuruz **dr Nenadu Deliću** na pruženim korisnim sugestijama i uputstvima.

Zahvaljujem se koleginicama iz **Grupe za Biotehnologiju**, Instituta za kukuruz, koje su mi pomogle u delu teze vezanom za primenu molekularnih markera.

Zahvaljujem se saradnicima iz radne grupe na **Odeljenju za selekciju ranih hibrida kukuruza** na pomoći u realizaciji eksperimentalnog dela teze.

Posebno bih se zahvalio mojim mladim kolegama: **dr Jovanu Pavlovu, dr Milanu Stevanoviću, dr Zoranu Čamdžiji, Milošu Crevaru, dr Sofiji Božinović i dr Vesni Kandić** na nesebičnoj pomoći i podršci tokom izvođenja eksperimentalnog dela teze.

Najveću zahvalnost upućujem **porodici** na velikoj podršci i strpljenju.

GENETIČKA ANALIZA NASLEĐIVANJA KVANTITATIVNIH OSOBINA KUKURUZA
PRIMENOM METODA DIALELA I GENERACIJSKIH PROSEKA

Nikola Grčić

Rezime

U ovom istraživanju ispitivana je genetička osnova nasleđivanja važnih agronomskih osobina kukuruza upotrebom različitih biometrijskih metoda. Poljski ogledi su postavljeni tokom 2011. i 2012. godine na tri lokacije: Zemun Polje, Pančevo i Bečej.

Šest inbred linija koje su ukrštene međusobno bez recipročnih kombinacija dajući 15 hibrida su upotrebljene kao materijal za primenu dialelne analize. Većina linija su male visoko značajne vrednosti OKS i PKS za ispitivane osobine što je omogućilo da se identifikuju linije kao izvori poželjnih alela za dalji rad. Linija ZPL6 se istakla kao dobar kombinator za većinu ispitivanih osobina. Odnos OKS/PKS je ukazao na veću važnost gena sa dominantnim efektom na nasleđivanje prinosa zrna, visine biljke i klipa, dok je za dužinu klipa, broj redova zrna i broj listova veći značaj imali geni sa aditivnim delovanjem.

Analiza genetičke varijanse je ukazala na veći značaj dominantnih komponenti H_1 i H_2 u odnosu na aditivnu (D) osim za broj redova zrna u obe i broj listova iznad klipa u 2012. godini.

Za analizu proseka generacija izabrano je 3 hibrida iz dialelne analize koji su delili jednog zajedničkog roditelja (ZPL6). Stvoreno je šest različitih generacija svakog hibrida P_1 , P_2 , BC_1 , BC_2 , F_2 i F_1 čime je omogućeno ispitivanje dvogenske epistaze u nasleđivanju ispitivanih osobina. Visoko značajne vrednosti epistaze su utvrđene za najveći broj osobina što se može objasniti time što je ispitivani materijal elitnog porekla i nastao kroz nekoliko ciklusa selekcije. Za broj redova zrna u 2011. godini nije pronađena epistaza. Za veći broj osobina (prinos zrna, visina biljke, visina klipa..)

su utvrđene značajne vrednosti epistaze između dominantnih gena duplikatnog tipa koja je redukovala osnovne genske efekte.

Vrednosti dominacije (h) ali i epistatičnih interakcija između aditivnih gena (i) komplementarnog tipa razlog su većeg prinosa zrna hibrida H1 u odnosu na druga dva ispitivana hibrida.

Primenom SSR markera izvršena je molekularna karakterizacija ispitivanih linija i formiran dendogram. Očekivano, najveće vrednosti heterozisa i najbolje performanse su utvrđene kod hibrida dobijenih ukrštanjem genetički najudaljenijih linija.

Ključne reči: dialel, kombinacione sposobnosti, genetička varijansa, epistaza, prosek generacija, genetička distanca

Naučna oblast: BIOTEHNIČKE NAUKE

Uža naučna oblast: RATARSTVO I POVRTARSTVO

UDK broj: 633.15:631.527(043.3)

GENETIC ANALYSIS OF INHERITANCE OF MAIZE QUANTITATIVE TRAITS USING DIALLEL AND GENERATION MEAN METHODS

Nikola Grčić

Abstract

In this study the genetic basis of inheritance of important agronomic traits of maize was examined using different biometric methods. Field trials were conducted during two years 2011 and 2012 on three locations: Zemun Polje, Pančevo and Bečej.

Six inbred lines were crossed with each other without reciprocal combination giving 15 hybrids that were used as material for the application of diallel analysis. Most of the lines exhibited highly significant GCA and SCA values for the examined traits which made it possible to identify the lines that could be used as sources of desirable alleles. Inbred line ZPL6 showed to be a good combiner for most of the studied traits. The GCA / SCA ratio pointed at the greater importance of genes with dominant and epistatic effect on the inheritance of grain yield, plant and ear height, while for the ear length, kernel row number and leaf number, genes with additive effects were of greater importance.

The analysis of genetic variance indicated a greater importance of the dominant components H1 and H2 compared to the additive (D) for most traits except for the number of kernel rows in both years, and the leaf number above the ear in year 2012.

For the generation mean analysis three hybrids from the diallel crosses sharing a common parent (ZPL6) were selected. Six different generations of each hybrid was created: P₁, P₂, BC₁, BC₂, F₂ i F₁ enabling testing the existence of two-gene epistasis in the inheritance of the traits investigated. Highly significant values of epistasis were found for most of the traits which could be explained by the fact that the investigated material is of elite origin and was created through several cycles of selection. For the number of kernel rows in 2011 no epistasis was found. For a number of traits (grain

yield, plant height, ear height ...) significant value of epistasis determined between dominant genes (l) was of duplicate type and reduced the basic genetic effects.

The high values of dominance (h) but also epistatic interaction among additive genes (i) of complementary type are the reason of the greater grain yield of hybrid H1 compared to the other two investigated hybrids.

Molecular characterization of the tested lines was performed using SSR markers and dendrogram was formed showing genetic distance between investigated inbred lines. As expected, greatest heterosis values and performance were exhibited by hybrids obtained by crossing genetically most distant lines.

Key words: diallel, combining ability, genetic variance, epistasis, generation mean, genetic distance

Scientific field: BIOTECHNICAL SCIENCES

Specific scientific field: FIELD AND VEGETABLE CROPS

UDK number: 633.15:631.527(043.3)

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. PREGLED LITERATURE	5
3. RADNA HIPOTEZA.....	27
4. MATERIJAL I METOD RADA	28
5. REZULTATI I DISKUSIJA.....	47
5.1. DIALELNA ANALIZA KUKURUZA	47
5.1.1. Srednje vrednosti prinosa zrna hibrida i linija kukuruza	47
5.1.2. Srednje vrednosti visine biljke hibrida i linija kukuruza	50
5.1.3. Srednje vrednosti visine gornjeg klipa hibrida i linija kukuruza	52
5.1.4. Srednje vrednosti ukupnog broja listova hibrida i linija kukuruza	54
5.1.5. Srednje vrednosti broja listova iznad gornjeg klipa hibrida i linija kukuruza	56
5.1.6. Srednje vrednosti dužine klipa hibrida i linija kukuruza	58
5.1.7. Srednje vrednosti broja redova zrna hibrida i linija kukuruza	60
5.1.8. Srednje vrednosti broja zrna u redu hibrida i linija kukuruza	62
5.2. KOMBINACIONE SPOSOBNOSTI SAMOOPLODNIH LINIJA KUKURUZA.....	65
5.2.1. Analiza varijanse kombinacionih sposobnosti samooplodnih linija kukuruza	65
5.2.2. Ocena opštih kombinacionih sposobnosti (OKS) samooplodnih linija kukuruza	68

5.2.3. Ocena posebnih kombinacionih sposobnosti (PKS) kombinacija dialelnih ukrštanja kukuruza	73
5.3. ANALIZA GENETIČKE VARIJANSE KUKURUZA	78
5.4. ANALIZA PROSEKA GENERACIJA KUKURUZA	84
5.4.1. Prinos zrna kukuruza	84
5.4.2. Visina biljke kukuruza.....	87
5.4.3. Visina gornjeg klipa kukuruza.....	91
5.4.4. Ukupan broj listova kukuruza	93
5.4.5. Broj listova iznad gornjeg klipa kukuruza	96
5.4.6. Dužina klipa kukuruza	99
5.4.7. Broj redova zrna kukuruza	102
5.4.8. Broj zrna u redu kukuruza	105
5.5. GENETIČKA DIVERGENTNOST SAMOOPLODNIH LINIJA KUKURUZA	109
6. ZAKLJUČAK.....	114
7. LITERATURA.....	117

1. UVOD

Retko koja kultura je prelazila toliko brz put od prvobitne introdukcije na neko područje do svrstavanja u ekonomski najznačajnije i najrasprostranjenije poljoprivredne kulture na obradivim površinama tog područja. Zahvaljujući visokoj adaptibilnosti, potencijalu rodosti i raznovrsnoj primeni kukuruz ne samo da je prihvaćen već je u mnogim zemljama zauzeo primat u odnosu na ostale kulture.

Vekovima su proizvođači od samih početaka gajenja vršili neki vid masovne selekcije i poboljšanja sorti koje su gajili, odabiranjem najboljih biljaka, klipova za setvu naredne godine, ili negativnom selekcijom, odbacivanjem najslabijih biljaka sa najnepovoljnijim osobinama. Na taj način su stvorene sorte kukuruza prilagođene za gajenje na određenom području.

Do pravog pomaka na polju dolazi sa „otkrićem“ fenomena hibridne bujonsti-heterozisa i, pre svega, sa stvaranjem sistema za njegovu praktičnu primenu u prvoj polovini 20. veka kada počinju da se gaje prvi komercijalni hibridi kukuruza.

Osnovna ideja stvaranja hibrida kukuruza je vrlo jednostavna: samooplodnjom odabranih biljaka iz izvorne heterogene populacije kroz nekoliko generacija nastale bi homozigotne inbred linije, čijim ukrštanjem bi se dobilo hibridno seme namenjeno setvi merkantilnog kukuruza visoke rodosti. Tokom svih generacija samooplodnje linija vršila bi se intezivna selekcija, tj. odabir samo genotipova sa superiornim osobinama za setvu u narednoj generaciji. Ovako zamišljen sistem je u praksi ipak pokazao određena ograničenja i neočekivane ishode: - Da odabir roditeljskih komponenti sa superiornim osobinama ne rezultuje uvek dobijanjem isto takvog superiornog potomstva. Da se željene osobine ne prenose u potomstvu u očekivanom odnosu ili jačini ekspresije. Da potomstvo može imati neke osobine koje se nisu prisutne kod roditelja kao i da različite osobine pokazuju različite mehanizme u nasleđivanju.

Pri tom treba dodati i činjenicu da su sve te osobine od značaja pod uticajem poligena, sa malim doprinosom pojedinačnih gena i da je veliki uticaj ekoloških uslova na fenotipsku ekspresiju tih osobina.

Sve ove otežavajuće okolnosti su stvorile nedoumice na koji način bi trebalo koncipirati programe oplemijavanje kukuruza. Da bi se programi selekcije kukuruza što bolje i efikasnije postavili i usmerili u cilju dobijanja najpogodnijih genotipova kukuruza neophodno je poznavati i prirodu nasleđivanja vežnih osobina, pre svega prinosa i komponenti prinosa kukuruza. Zbog toga je razvijen čitav niz genetičkih i statističkih metoda kojima je moguće objasniti genetičku osnovu tih osobina i načine njihovog nasleđivanja.

Koncept opštih i posebnih kombinacionih sposobnosti daje dobar uvid u mogućí doprinos nekog roditelja u nasleđivanju određene osobine. Opšta kombinaciona sposobnost predstavlja prosečnu vrednost pojedinačnog roditelja u ukrštanju sa ostalim, dok se posebna kombinaciona sposobnost odnosi na određenu roditeljsku kombinaciju i odstupanju tog potomstva za neku osobinu od vrednosti koja bi se očekivala poznavajući opšte vrednosti svakog roditelja. Po ovome vidimo da su visoke vrednosti OKS za važne osobine od suštinskog značaja u izboru roditeljskog materijala u programima oplemijavanja jer su one rezultat aditivne varijanse poznate još i kao oplemijivačka vrednost roditelja.

Za razliku od aditivne, neaditivna komponenta genetičke varijanse se odlikuje visokom nepredvidivošću. Ona je pod kontrolom gena koji ispljavaju efekte dominacije i epistaze. Analizom genetičke varijanse izračunavaju se parametri koji ilustruju vrednost i odnose komponenti varijanse.

Metod proseka generacija (Generation mean method) pruža mogućnost da se prvashodno, testiranjem aditivno-dominatnog modela dokaže postojanje epistaze, a zatim i da kvantifikuje njen doprinos u nasleđivanja određene osobine.

Osim kvantitativne genetike i statistike kao tradicionalnih disciplina, i molekularna biologija se uključila danas u traženju odgovora i saznanja koja bi se primenili u

oplemenjivanju kukuruza i ostalih gajenih biljaka i to kroz primenu molekularnih metoda.

Različiti molekularni markeri se danas koriste u proučavanju nasleđivanja različitih osobina i ispitivanju genetičke divergentnosti materijala koji se ispituje. Poseban kvalitet upotrebe molekularnih markera u odnosu na konvencionalne njivske metode se ogleda u tome što rezultati ispitivanja ne zavise od uticaja faktora spoljašnje sredine. Svakim danom se sve više proširuje polje primene i doprinosa koje mogu dati konvencionalnim poljskim metodima.

Danas je opšte prihvaćeno mišljenje da jedino naučno potkovan i multidisciplinarni pristup može dati željeni rezultat u proizvodnji superiornih genotipova kukuruza.

Ciljevi istraživanju u ovoj disertaciji su:

-Određivanje opštih kombinacionih sposobnosti ispitivanih inbred linija i posebnih kombinacionih sposobnosti njihovog F1 potomstva

-Analiza komponenata genetičke varijanse i utvrđivanje načina nasleđivanja važnih agronomskih osobina kukuruza

-U analizi proseka generacija cilj je primeniti aditivno-dominantni model i potom testirati njegovu adekvatnost za dati slučaj kako bi se utvrdilo prisustvo epistatičnog efekta u nasleđivanju određenih osobina kukuruza.

-Utvrđivanje genetičke varijabilnosti ispitivanih inbred linija primenom molekularnih metoda i poređenje tako dobijenih rezultata sa rezultatima dobijenih primenom poljskih metoda

2. PREGLED LITERATURE

Kukuruz (*Zea mays* L.) uz pšenicu i pirinač predstavlja najvažniji usev u savremenoj svetskoj poljoprivrednoj proizvodnji. Po zasejanim površinama nalazi se na trećem, a po proizvodnji na drugom mestu (Glamočlija, 2004). Prema podacima FAO za 2013. godinu ukupna proizvodnja kukuruza u svetu je prekoračila prag od milijardu tona zrna i iznosi 1,016,4531,00 tona (<http://www.fao.org>). Najveći svetski proizvođač kukuruza već tradicionalno su SAD, koje drže oko 30 posto svetske proizvodnje, zatim slede Kina, Brazil i Argentina. Naša zemlja se svrstava u veće proizvođače kukuruza i zauzima dvadeseto mesto na spisku svetske proizvodnje. Površine zasejane ovom kulturom već duži niz godina variraju u opsegu od 1,2 do 1,3 miliona hektara uz ostvarenu proizvodnju između 5 i 7 miliona tona.

Tabela 1. Najveći svetski proizvođači kukuruza u 2013. godini

Pozicija	Država	Proizvodnja (t)
1	SAD	353,699,441
2	Kina	217,730,000
3	Brazil	80,516,571
4	Argentina	32,119,211
5	Ukrajina	30,949,550
6	Indija	23,290,000
7	Meksiko	22,663,953
8	Indonezija	18,511,853
9	Francuska	15,053,100
10	Južna Afrika	12,365,000
20	Srbija	12,365,001
	Svet	1,016,431,783

Izuzetna raznovrsnost primene kukuruza je jedan od najvažnijih razloga njegove rasprostranjenosti na obradivim površinama širom sveta. Osim njegove osnovne namene u neposrednoj ishrani životinja i čoveka, kukuruz je važna industrijska sirovina za čitav niz manje ili više složenih proizvoda u različitim granama industrije kao što su hemijska, prehrambena, farmaceutska, tekstilna... Poslednjih godina, kukuruz se sve više pominje u kontekstu proizvodnje biogoriva: bioetanola, kao jednog alternativnog rešenja upotrebi fosilnih goriva čije su rezerve ograničene. Proizvodnja bioetanola ima rastući trend u svetu, što za sobom povlači i povećanje potražnje za kukuruzom, samim tim i njegove proizvodnje i obradivih površina pod ovom kulturom. Naročiti rast potražnje i proizvodnje kukuruza treba očekivati u rastućim ekonomija sveta, zemljama srednjeg i dalekog istoka (Kina, Indija..), a u nešto daljoj budućnosti i na afričkom kontinentu.

Centar geografskog porekla kukuruza je u Srednjoj Americi, preciznije, područje centralnog Meksika. Nepostojanje očigledne analogne divlje forme kukuruza je stvaralo nedoumice među naučnicima o stvarnom pretku današnjeg gajenog kukuruza. Danas postoji saglasnost da je današnja vrsta gajenog kukuruz nastao kao rezultat dugotrajne veštačke selekcije divlje trave *Teosinta sp.* od strane domorodačkog stanovništva. Ovu teoriju u današnje vreme potvrđuju i rezultati istraživanja genetičke srodnosti kukuruza i teozinte upotrebom različitih molekularnih markera (Matsuoka et al.,2002; Doebley 2004). Sam početak domestikacije teozinte je najverovatnije počeo oko petog milenijuma pre nove ere (Benz 2001), a zatim se sa područja centralnog Meksika kukuruz širio prema severu i jugu američkog kontinenta, zauzimajući nove areale gajenja od tropskih područja Kariba do planinskih obronaka Anda što je rezultovalo nastajanjem brojnih različitih formi i varijeteta kukuruza prilagođenih za gajenje u najrazličitijim uslovima. Visoka adaptibilnost jeste jedan od najvažnijih razloga

Kukuruz je na evropski kontinent došao u nekoliko talasa introdukcije pocev od prvog 1493. godine kada su preneseni prvi varijeti sa tropskog područja Kariba, preko kasnijih introdukcija u 16. veku kada su preneseni varijeteti sa visoravanskih i

brdskih područja kraćeg perioda vegetacije koji su se pokazali prilagođenijim za gajenje i širenje po evropskom kontinentu. Prema Radiću (1872), kukuruz je u Srbiju stigao 1576. godine preko Dalmacije gde je stigao pomorskim putem iz Italije. Treći talas introdukcije je vezan za 18. vek kad su introdukovani varijeteti sa područja Severne Amerike prilagođeni za gajenje u hladnijim područjima, dok su krajem 19. veka introdukovani zubani američkog kukuruznog pojasa, što čini četvrti značajniji talas introdukcije kukuruza u Evropu (Babić i sar., 2012). Introdukovani zubani bivaju ukrštani sa postojećim gajenim tvrduncima kraćeg perioda vegetacija i kao rezultat masovne selekcije iz tih međusortnih hibrida su nastale naše najpoznatije sorte kukuruza: Rumski zlatni zuban, Vukovarski zuban, Šidski zuban (Trifunović, 1986). Ove sorte su decenijama činile okosnicu proizvodnje kukuruza u najproduktivnijim, ravničarskim područjima dok su u brdskim područjima gajene lokalne populacije tvrdunaca, kraćeg perioda vegetacije. Sorte su metodima masovne selekcije vremenom poboljšavane ali su zbog svoje genetske konpozicije ipak imale ograničen potencijal rodnosti dok su ostvareni prinosi u najvećoj meri zavisile od primenjenih agrotehničkih mera i godišnjih klimatskih uslova. Prosečni prinosi kukuruza u SAD-u su stagnerali u prve tri decenije 20. veka (USDANASS, 2004)

Početak 20. veka genetika kukuruza postaje predmet istraživanja većeg broja naučnika što će rezultovati važnim saznanjima koja će vrlo biti primenjena i dovesti do prave revolucije u gajenju kukuruza. Otkriće hibridne bujnosti- heterozisa i otkriće načina nasleđivanja kvantitativnih osobina kukuruza.

Hibridi duguju svoju superiornost biološkom fenomenu hibridne bujnosti- heterozisa. Iako je pojava heterozisa bila uočena i ranije (Darvin, 1876), prve definicije i istraživanja u cilju pronalaska metoda za praktičnu primenu ovog fenomena su se dogodile početkom XX veka u Sjedinjenim Američkim Državama. Shull (1908) i East (1908) su pokazali da se do tada gajene slobodnooprašujuće sorte sastojale od niza više ili manje različitih genotipova i da se njihovom samoplodnjom mogu dobiti homozigotne i fenotipski ujednačene (homogene) linije- samoplodne, odnosno inbred

linije. Oni su dalje izneli opažanje da uprkos uočljivoj pojavi depresije osobina kod inbred linija kukuruza nastalih samooplodnjom, njihovo hibridno potomstvo ispoljava superiornije osobine i od proseka populacija iz kojih su te inbred linije dobijene. Ubrzo zatim u novom radu iz 1909. godine Shull nudi i konkretne procedure kako se heterozis može primeniti u praksi. Metodologija koju je definisao Shull je pokrenula nagli razvoj i napredak u savremenoj proizvodnji kukuruza (Crow,1998).

Novi hibridi su u odnosu na do tada gajene sorte pokazali bolji i brži porast, značajno veći potencijal rodosti, bolji odgovor na stresne faktore, kao i ujednačenost useva koja je naročito dobila na značaju sa uvođenjem intezivnije mehanizovanosti u proizvodnji kukuruza. Prvi komercijalni hibridi kukuruza su razvijeni tokom 1920-ih godina u kukuruznom području SAD-a, a masovnije počeli da se gaje već od 1930-ih godina (Jenkins, 1978; Rusell, 1993). Prve inbred linije su dobijane procesom samooplodnje do tada korišćenih populacija, ali su takve linije imale malu frekvenciju poželjnih alela i loše agronomske osobine (Baker, 1984). Loš prinos *per se* prvih inbred linija kukuruza koji se nametnuo kao ograničavajući faktor u proizvodnji hibridnog semena, prevaziđen je upotrebom četverolinijskih hibrida (double cross) prema predlogu Jones-a iz 1918. godine. Iako su dvolinijski (single cross) hibridi dobijeni ukrštanjem dve roditeljske komponente po pravilu imali najizraženiji heterozis, superiorinije osobine i potpunu fenotipsku ujednačenost, njihova semenska proizvodnja je bila ekonomski neisplativa i rizična. Međutim konstantan rad na poboljšavanju i reselekciji inbred linija narednih decenija će dovesti do stvaranja inbred linija koje su *per se* ispunile neophodne predulove za uspešnu komercijalnu proizvodnju semena. Rekurentna pedigree selekcija inbred linija se pokazala kao najefikasniji model za dobijanje inbred linija za komercijalnu proizvodnju dvolinijskih hibrida (Richey, 1945, 1950) tako da od 1960-ih godina ovi hibridi rapidno zamenjuju do tada gajene double i triple cross hibride. Prvi hibridi kukuruza na prostorima bivše Jugoslavije uvode se u proizvodnju 1953. godine, od kada lokalne

slobodnooprašujuće sorte postepeno gube na značaju (Babić i sar., 2012), dok su prvi dvolinijski hibridi u Srbiji su registrovani 1968. godine.

Iako su sve ove dramatične promene koje su u relativno kratkom vremenskom periodu oblikovale savremenu proizvodnju i oplemenjivanje kukuruza direktna posledica otkrića i primene heterozisa u praksi, genetska osnova tog biološkog fenomena ni do danas nije sa sigurnošću razjašnjena. (Duvick, 2001, Troyer, 2006; Hallauer, 2007; Garcia i sar., 2008; Lariepe i sar., 2012).

Ipak postoje osnovne teorije koje pokušavaju da objasne genetsku osnovu heterozisa:

1. Teorija dominacije prema kojoj heterozis nastaje kao rezultat interakcije između lokusa sa poželjnim alelima koji ispoljavaju delimičnu ili potpunu dominaciju (Bruce 1910; Jones, 1917).

2. Teorija superdominacije, koja ovim tipom genskog efekta, kada potomstvo ima jaču ekspresiju i od ekspresivnijeg roditelja, objašnjava nastanak heterozisa (Hull, 1945; Crow, 1948).

3. Teorija epistaze, koja pojavu superiornosti hibridnog potomstva pripisuje efektima interakcije između nealelnih gena (Richey, 1942; Schnell i Cockerham, 1992).

Osim pomenutih genetičkih, pojedini autori su predložili i fiziološke i molekularne hipoteze kojima se objašnjava pojava heterozisa:

1. hipoteza metilacije DNK molekula (Tsaftaris i Polidoros, 2002)
2. hipoteza uticaja fitohormona (Rood, 1988)
3. Hipoteza metaboličkog balansa (Hageman i sar., 1967)

U oplemenjivačkoj praksi se pokazalo da je odabirom roditeljskih parova na osnovu fenotipskih opažanja, veoma teško predvideti intezitet heterozisa u potomstvu,

kao i verovatnoću nasleđivanje željenih osobina. Sprague i Tatum (1942) su u tom cilju definisali pojam kombinacionih sposobnosti koje mogu biti: opšte kombinacione sposobnosti OKS (General combining abilities, GCA) ili posebne kombinacione sposobnosti PKS (Specific combining abilities, SSC).

Opšte kombinacione sposobnosti (OKS) opisuju performanse linije u ukrštanjima sa drugim linijama, dok se posebne kombinacione sposobnosti (PKS) odnose na slučajeve kad neka hibridna kombinacija ima manje ili veće performanse od očekivanih na osnovu roditeljskih linija uključenih u tu kombinaciju. Smatra se da su OKS definisane aditivnim delovanjem gena i da njena varijansa ukazuju na udeo aditivne u ukupnoj genetičkoj varijansi, dok su PKS rezultat neaditivnog (dominantnog i epistatičnog) delovanja gena, a njena varijansa pruža informaciju o udelu neaditivne u ukupnoj genetičkoj varijansi (Sprague i Tatum, 1942; Falconer i Mackay, 1996). Na taj način se pomoću ovih genetičkih pokazatelja može izvršiti i procena o načinu delovanja gena što je dragocena informacija u primeni oplemenjivačkih programa. Značaj OKS, odnosno aditivne genetičke varijanse je veći kod ispitivanja linija dobijenih iz neselekcionisanog materijala (slobodnooprašujuće sorte, lokalne populacije) dok je suprotno tome utvrđena veća vrednost neaditivnog dela ukupne genetičke varijanse i PKS pri ispitivanju linija dobijenih iz prethodno selekcionisanog materijala: hibrida i sintetičkih populacija (Sprague i Tatum, 1942; Hallaur i Miranda, 1988; Vasal i sar., 1992; Gama i sar., 1995; Nass i sar., 2000). U praksi, linije sa visokim vrednostima OKS za željene osobine se smatraju podesnim za stvaranje novih sintetičkih populacija, dok su za odabir konkretnih roditeljskih parova u cilju dobijanja potomstva visokih performansi, linije sa visokim vrednostima PKS od većeg značaja.

Dialelna ukrštanja su najpodesniji eksperimentalni metod koji se koristi za određivanje vrednosti kombinacionih sposobnosti. Reč je o takvom tipu ukrštanja gde se unutar odbranog seta linija ukršta svaka sa svakom kako bi se dobili sve moguće kombinacije u potomstvu. Statistička analiza dobijenih rezultata se označava kao

dialelna analiza. Teoriju dialela su razvili Jinks i Hayman (1953), Jinks (1954, 1956), Hayman (1954) i Griffing (1956), pri čemu je Griffingov model našao najširu primenu.

Griffing je definisao četiri eksperimentalna modela i dva matematička modela dialelne analize:

Metod 1 : Uključuje roditelje, F1 potomstvo i recipročna ukrštanja

Metod 2 : Uključuje roditelje, F1 potomstvo bez recipročnih ukrštanja

Metod 3 : Uključuje F1 potomstvo i recipročna ukrštanja

Metod 4 : Uključuje F1 potomstvo bez recipročnih ukrštanja

Matematički modeli ove analize su:

Model 1: Fiksni model koji pretpostavlja da roditelji koji se ispituju nisu slučajan uzorak iz neke populacije

Model 2: Slučajni model u kome se roditelji posmatraju kao slučajan uzorak iz neke populacije

Opšta kombinaciona sposobnost (OKS) se može objasniti kao rezultat delovanja aditivnih, a posebna kombinaciona sposobnost (PKS) kao rezultat delovanja gena sa dominantnim efektom (Sprague i Tatum, 1942; Falconer i Mackay, 1996)). Sama dialelna analiza je jednostavna za realizaciju kod kukuruza i omogućava da se dobiju važni biometrijski parametri ispitivanih populacija (Vacaro i sar.2002).

Srdić (2005) je primenila dialelnu analizu na set od deset samooplodnih linija kukuruza. Rezultati istraživanja su ukazali na visoko značajne vrednosti kako OKS i PKS za prino zrna i najvažnije agronomske osobine. Aditivno delovanja gena je imalo najveći značaj za broj redova zrna i dužinu klipa, dok je neaditivno delovanje bilo presudno za prinos zrna i broj zrn au redu.

Vančetović i Drinić (1993) su ispitivali kombinacione sposobnosti za komponente prinosa: dužina klipa, broj redova zrna, broj zrna u redu i masu 100 zrna na primeru osam populacija kukuruza. Autori su utvrdili da aditivni efekti gena imaju najveći uticaj na nasleđivanje osobina koje su istraživali.

Silva i Moro (2004) su primenili dialelnu analizu na set od devet inbred linija i njihovih 36 hibrida. Dobijeni rezultati su ukazali na veći značaj OKS i aditivnog delovanja gena pri ispitivanju seta od devet linija na otpornost na *Phaeosphaeria maydis*.

Pavlov (2013) je primenio metod dialelne analize na dva seta samooplodnih linija kukuruza različite grupe zrenja. U oba seta linija je identifikovao linije sa poželjnim i statistički značajnim vrednostima opštih kombinacionih sposobnosti (OKS) za najvažnije agronomske osobine. Rane linije nasleđivanje broja listova, broja listova iznad gornjeg klipa, dužine klipa, broja redova zrna i broja zrna u redu. Na osnovu analize varijanse kombinacionih sposobnosti u okviru linija srednje kasne grupe zrenja utvrdio je da geni sa aditivnim efektom imaju najveći uticaj na nasleđivanje: ukupnog broja listova, broja listova iznad gornjeg klipa i broja redova zrna. S druge strane geni sa neaditivnim delovanjem imali su izraženiji uticaj na nasleđivanje prinosa zrna, visine biljke, visine do gornjeg klipa, dužine klipa i broja zrna u redu

Čamdžija (2014) je ukrstio 15 samooplodnih linija sa 3 testera i dobio 45 hibrida za ocenu kombinacionih sposobnosti roditelja. Na osnovu dobijenih rezultata izdvojio je superiorne genotipove koji su se pokazali kao odlični kombinatori za najvažnije agronomske osobine (prinos zrna i komponente prinosa). Analiza načina nasleđivanja na osnovu odnosa OKS/PKS, pokazala je veći značaj neaditivne varijanse za prinos zrna i komponente prinosa.

Henry i sar. (2015) su izabrali petnaest inbred linija kukuruza kao roditelje u odgovarajućim kobinacijama dialelnih ukrštanja. Rezultati koje se dobili su ukazali na značaj OKS i aditivnih efekta gena na ukupan prinos i visinu biljke.

Većina osobina kukuruza od značaja su pod kontrolom većeg broja gena sa malim pojedinačnim uticajem. Najveći efekat pojedinačnog gena objašnjava najviše 5 procenata ukupne geneske varijanse, dok je ukupna genetska varijansa kvantitativnih osobina pod kontrolom nekoliko desetina gena (Laurie et al., 2004; Buckler et al., 2009; Kump et al., 2011; Tian et al., 2011; Cook et al., 2012). Nasleđivanje i ekspresija zavisi kako od ekspresije pojedinačnih gena tako i od moguće interakcije alela istog lokusa, ali i alela na različitim lokusima.

Fisher (1918) i Wright (1922) su autori prvih radova koji su objasnili način nasleđivanja kvantitativnih osobina kukuruza „razbijajući“ ukupnu genetsku varijansu (σ^2_G) na njene osnovne komponente koje nastaju kao rezultat efekata gena. Najosnovnija podela genetičku varijansu za neku osobinu deli na njen aditivni i neaditivni deo.

Aditivna komponenta genetičke varijanse (σ^2_A) nastaje kao rezultat aditivnog delovanja gena. Ona je time vezana za prosečne efekte gena. U slučaju potpune aditivnosti za neku osobinu, vrednost F_1 potomstva za tu osobinu će biti jednaka srednjoj vrednosti roditelja P_1 i P_2 što znači da je nasleđivanje intermedijarnog tipa. Aditivna varijansa se fiksira u potomstvu i označava se kao oplemenjivačka vrednost genotipa za posmatranu osobinu. Falconer (1960) oplemenjivačku vrednost definiše kao „vrednost individue ocenjenom srednjim vrednostima njenog potomstva“.

Neaditivnu komponentu genetičke varijanse je moguće podeliti na deo koji nastaje pod uticajem dominantnog efekta gena i deo varijanse usled epistatičnog efekta.

Dominantna komponenta genetičke varijanse (σ^2_D) nastaje usled dominantnog efekta gena i rezultat je intraalelne interakcije, kada jedan alel na istom lokusu ispoljava snažnije dejstvo na fenotip u odnosu na drugi. Kao rezultat superiornosti jednog alela, fenotip potomstva je bliži vrednosti jednog roditelja. Ukoliko je vrednost F_1 potomstva za ispitivanu osobinu jednaka vrednosti dominantnog roditelja, reč je o potpunoj dominaciji.

Epistatična komponenta genetičke varijanse (σ^2_I) je rezultat interakcije izmedju gena na razlicitim lokusima. Radi se o nealelnoj interakciji koja dovodi do pojave epistaze. Epistaza zauzima relativno mali udeo u ukupnoj genetičkoj varijansi u odnosu na aditivnu i dominantnu komponentu (Sprague et al., 1962).

Cockerham (1954) deli epistazu prema broju lokusa koji su u nju uključeni. Pa tako epistaza može biti dvogenska (model sa dva lokusa), trogenska (uključena tri lokusa), itd. Posmatrajući dvogensku epistazu koja uključuje dva lokusa moguća su tri tipa epistaze u zavisnosti od genskih efekata lokusa koji međusobno interaguju. Interakcijom gena sa aditivnim efektom (aditivni x aditivni) u ukupnoj varijansi će biti prisutna i σ^2_{AA} , gena sa dominantnim efektom (dominantni x dominantni) σ^2_{AD} i izmedju gena sa aditivnim i dominantnim efektom (aditivni x dominantni) σ^2_{DD} u ukupnoj varijansi će biti prisutne varijanse pomenutih interakcija, Uključivanjem i trećeg lokusa moguće je imati četiri tipa efekata trogenske epistaze (aditivni x aditivni x aditivni, aditivni x aditivni x dominantni, aditivni x dominantni x dominantni i dominantni x dominantni x dominantni).

Slična kao i aditivni osnovni genski efekat, i epistazu izmedju aditivnih gena je moguće fiksirati u potomstvu tako da i ona doprinosi oplemenjivačkoj vrednosti. Ukoliko izračunata vrednost epistaza ima isti predznak (+ ili -) kao i parametri osnovnih genskih efekata (aditivni i dominantni) radi se o komplementarnoj epistazi, dok je u suprotnom slučaju (različit predznak) reč o duplikatnoj epistazi. Pojedini istraživači sugerišu da je komplementarna epistaza važna u ekspresiji heterozisa kod kukuruza dok je duplikatna štetna (Sofi i sar., 2006). Neka istraživanja epistatičkim

efektima gena objašnjavaju pojavu superdominacije, odnosno takvog načina nasleđivanja kada potomstvo F_1 ima višu vrednost od ekspresivnijeg roditelja, odnosno manju od slabije ekspresivnog.

Termin epistaza je skovan od strane Bateson, 1909. godine da opiše situaciju kada efekat jednog gena utiče na ekspresiju drugog i pored toga što je njeno postojanje rani statistički pristupi u analiziranju kvantitativne genetike su se dugo zasnivali na pretpostavci o odsustvu ili malom značaju epistatičnog efekta. Ovaj tip inter-alelne interakcije je jedan od glavnih faktora kojim bi se mogla objasniti pojava hibridne bujnosti- heterozisa (Robinson, 1996). Značajna je činjenica da je F_1 potomstvo kod koga je utvrđeno postojanje epistaze za većinu osobina superiorno u odnosu na potomstvo kod koga nije utvrđen ovaj tip nealelne interakcije (Jinks i Jones, 1958).

Za određivanje načina delovanja gena u nasleđivanju kvantitativnih osobina kod roditelja u dialelnoj analizi, primenjuje se i regresiona analiza (Hayman, 1954; Mather i Jinks, 1982). Ova analiza podrazumeva regresiju W_r vrednosti (kovarijanse potomaka na roditelje) na V_r vrednost (varijanse svih potomaka svakog roditelja), a grafički se prikazuje u vidu V_r/W_r grafikona. Na osnovu preseka očekivane linije regresije sa W_r ose u odnosu na koordinativni početak, moguće je oceniti stepen dominacije za posmatranu osobinu.

Odsustvo epistaze koja je neophodan preduslov da bi se ovaj model primenio omogućava da se razdvoji osnovna intraalelna dominacija od eventualnih interalelnih interakcija koje mogu u većoj ili manjoj meri maskirati taj osnovni genski efekat (Allard, 1956). Takođe na osnovu rasporeda tačaka dijagrama rasturanja duž očekivane linije regresije, moguće je oceniti distribuciju dominantnih, odnosno recesivnih gena kod roditelja.

Prema rezultatima dobijenim ispitivanjem dialela u kome je učestvovalo šest inbred linija kukuruza, Todorović (1995) ukazuje na preovlađujući uticaj dominantnog

delovanja gena u nasleđivanju prinosa zrna, dužine klipa i broja zrna u redu. S druge strane, autor ističe da je broj redova zrna pod kontrolom gena sa aditivnim delovanjem.

Pekić (2001) u analizi prinosa zrna, dužine klipa, broja redova zrna, broja zrna u redu, mase 1000 zrna i visine biljke u dialnom ukrštanju šest inbred linija kukuruza zrna belog endosperma, ustanovljava značajniji udeo neaditivne komponente genetičke varijanse kod svih ispitivanih osobina. Vr/Wr analizom pokazuje da se u nasleđivanju svih svojstava, izuzev svojstva broj redova zrna za koju je utvrđena parcijalna dominacija, može govoriti o superdominaciji u genetičkom mehanizmu nasleđivanja.

Analizirajući genetičku varijansu koja je uključivala osam roditeljskih linija Irshad-Ul-Haq i sar. (2010) su utvrdili značajniji uticaj neaditivnih komponenti genetičke varijanse za nasleđivanje visine biljke, visine klipa i prinosa zrna. Kod svih osobina su ustanovili asimetričnu distribuciju dominantnih i recesivnih gena, osim kod visine klipa. Regresiona analiza je ukazala na superdominaciju kao način nasleđivanja svih ispitivanih osobina.

Sarac i Nedelea (2013) analizirajući prinos u dialnom ukrštanju sa šest roditelje, odnosno petnaest F1 potomaka utvrđuju veće vrednosti procenjenih dominantnih komponenata genetičke varijanse. Grafički prikaz regresione analize prikazuje tačku preseka linije regresije sa W_r osom ispod koordinatnog početka što ukazuje na superdominaciju kao način nasleđivanja prinosa zrna kod kukuruza. Takođe utvrđuju veću frekvenciju dominantnih alela u odnosu na recesivne.

Razvijani su različiti statistički metodi kvantitativne genetike za utvrđivanje prisustva epistaze u nasleđivanju važnih osobina kod kukuruza (Hallauer i Miranda, 1988):

- Poređenje single, triple i double cross hibrida
- Trostruka test testiranja (Triple test crossings)
- Metod generacijskih proseka (Generation mean analysis)

Jedan od najranijih metoda otkrivanja epistaze jeste poređenje očekivanih i stvarnih vrednosti dvolinijskih (SC) hibrida sa trolinijskim (TC) i četvorolinijskim (DC) hibridima u kojima se SC hibrid koristi kao roditeljska komponenta. Ukoliko poželjni epistatički efekti doprinose pojavi heterozisa kod dvolinijskog hibrida, rekombinacijama u toku gametogeneze se narušavaju inter-alelne veze koje uzrokuju epistazu što se u potomstvu ogleda kroz niže vrednosti posmatranih osobina.

Bauman (1959) je analizirajući očekivane i stvarne vrednosti osobina: prinos zrna, visina klipa i broj redova zrna na klipovima ispitivanih SC, TC i DC hibrida utvrdio značajnu interalelnu interakciju, odnosno epistazu.

Eberhart i Hallauer (1967) su ispitujući stvarne i očekivane prinose SC, TC i DC hibrida kukuruza ustanovili značajne epistatične efekte, međutim takođe i značajnu interakciju genotip x ekološki faktori koja uzrokuje podjednako značajnu grešku kao i vrednosti epistatičnih efekata.

Has i sar. (2000) su ukrštajući tri SC hibrida sa 12 ranih i kasnih inbred linija ispitivali razliku između dobijenih i očekivanih prinosa dobijenih TC hibrida. Značajni epistatični efekti su utvrđeni u slučaju TC hibrida dobijenih ukrštanjem SC sa linijama kasnije vegetacije. Sve tri vrste dvogenske epistaze su otkrivene, a u slučaju tri hibrida

i vrlo visoke vrednosti interakcije tipa $d \times d$ koja je bila bliska vrednostima intraalelne dominacije (h).

Kearsey and Jinks (1968) su predložili metod trostrukog test ukrštanja (triple test crossing-TTC) koji se koristi za utvrđivanje prisutnosti epistaze ali i za procenu aditivnih i dominantnih genskih efekata u odsustvu epistaze. Prema ovom modelu odabiraju se pojedinačne biljke iz F_2 generacije koje se kao u svojstvu muškog roditelja ukrštaju sa roditeljskim linijama P_1 i P_2 ali i sa F_1 generacijom dajući time tri seta test ukrštanja čije se vrednosti obeležavaju L_{1i} , L_{2i} , i L_{3i} za i -tog oca iz F_2 generacije. Izrazom $L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i} = D$ se izračunava epistatična devijacija koja mora biti statistički značajna u slučaju prisutnosti epistaze.

Koristeći TTC metod, Wolf i Hallauer (1997) su utvrdili značajne epistatičke efekte ispitivajući potomstvo elitnih linija B73 i Mo17.

Eta-Ndu i Openshaw(1999) su na uzorku od po 52 biljke iz dve F_2 generacije primenili nešto modifikovan i proširen TTC dizajn. Potomstva dobijena test ukrštanjem sa F_2 su naredne godine povratno ukrstili sa P_1 , P_2 odnosno F_1 biljkama. Biometrijskom obradom dobijenih eksperimentalnih podatak su dobili značajne vrednosti za epistazu za prinos zrna.

Hayman (1958) predlaže biometrijski metod za utvrđivanje genskih efekata koji se zasniva na poređenju vrednosti posmatranih osobina različitih generacija nastalih od roditeljskog para inbred linija P_1 i P_2 . Za ispitivanje najjednostavnijeg slučaja, dvogenske epistaze, potrebno je ispitati najmanje šest generacija jednog hibrida: P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_1 i BC_2 . Testiranjem razlike između izračunatih vrednosti genetičkih efekta i očekivanih, teorijskih (po aditivno-dominatnom modelu) utvrđuje se prisustvo epistaze (Mather i Jinks, 1971 i 1982). Bitna karakteristika ovog metoda je što se zasniva na poređenju srednji vrednosti, tj. proseka različitih generacija čime se meri relativni značaj genskih efekata, a ne na poređenju njihovih varijansi za ispitivane osobine.

U poređenju sa biometrijskim modelima koji se zasnivaju na analizi genetičke varijanse Hallauer i Miranda (1981), navode sledeće prenosti metoda analize proseka generacija:

- korišćenjem prosečnih vrednosti (statistika I stepena) smanjuje se greška u odnosu na korišćenje varijanse (statistika II stepena)
- model daje mogućnost za dalju dopunu i transformaciju u kompleksnije modele
- dovoljno precizne procene je moguće dobiti i sa manjim eksperimentima

Kao najveće nedostatke ove metode, isti autori navode:

- nemogućnost dobijanja procene heritabilnosti posmatrane osobine i dobiti od selekcije, pošto nema procene genetičke varijanse
- mogućnost greške pri proceni dominativnih efekata suprotnog predznaka koji se međusobno poništavaju.

Najveća prednost metoda analize generacijskih proseka je mogućnost da se procene vrednosti specifičnih epistatičnih genskih efekata, kao što su nelalne interakcije aditivni x aditivni, aditivni x dominantni i dominantni x dominantni u slučaju dva lokusa (Singh and Singh 1992).

Hallauer i Miranda (1988) ističu veću verovatnoću nalaženja značajne epistaze primenom metoda zasnovanih na analizi proseka generacija u odnosu na metode analiza genetičkih varijansi, dok (Fenster i sar., 1997) navode da metod generacijskih proseka daje i pouzdaniju procenu prisustva epistaze od analize komponenti genetičke varijanse .

Hallauer i Miranda (1988) smatraju da materijal istraživanja može uticati na rezultate ispitivanja genskih efekata, pa su kod slobodnooprašujućih populacija i starih sorata izraženiji aditivni efekti, dok je u elitnim genotipovima- linijama veći značaj neaditivnih komponenti varijanse, pod uticajem dominacije i epistaze.

Populacije koje su prošle kroz više ciklusa selekcije u cilju povećavanja frekvencije poželjnih alela, poput BSSS populacije (Iowa Stif Stalk Synthetic) imaju odnos aditivne i neaditivne genetičke varijanse približan jedinici (Hallauer, 1985).

Melchinger (1987) je ponudio drugačiji pristup ukrštajući ispitivane generacije modela po Haymanu (1958) sa elitnom inbred linijom kao testerom. Biometrijskom analizom tako dobijenog potomstva, moguće je isključiti dominaciju koja ponekad kamuflira dejstvo epistaze.

Ranije studije nisu otkrivale značajniji udeo epistaze u ukupnoj genetskoj varijaciji i za većinu osobina su pripisivali preovlađujući utisak gena sa aditivnim delovanjem (Eberhart et al., 1966; Chi et al., 1969; Silva and Hallauer et al., 1975).

Wolf and Hallauer (1977) su u svojim istraživanjima utvrdili da je epistaza ipak značajna za nasleđivanje važnijih agronomskih osobina kukuruza.

Babić (1993) je primenio model generacijskih proseka na kukuruz šećerac ispitujući postojanje trogenske epistaze. Za većinu osobina je utvrdio prisustvo epistaze, tj. neadekvatnost aditivno-dominatnog modela. Broj redova zrna je osobina kod koje nije utvrdio epistazu ni u jednoj godini ispitivanja. Za nasleđivanje prinosa utvrdio je najveći značaj dominantnih gena ali i epistazu duplikatnog tipa koja je redukovala osnovne genske efekte.

Todorović (1996) je ispitivao genske efekte kod 14 različitih generacija dva hibrida kukuruza. Utvrdio najveći značaj dominantnih gena u nasleđivanju prinosa zrna, broja zrna u redu, dužine klipa i visine biljke do klipa i vrha metlice. Dvogensku epistazu je dokazao za najveći broj osobina, osim visinu biljke do klipa. Trogenske epistatičke efekte je ustanovio u nasleđivanju dužine klipa. Najčešći tip epistaze koju je utvrdio je bila između dominantnih gena i duplikatnog tipa.

Lamkey i saradnici (1995) su ispitivanjem šest generacija dobijenih ukrštanja elitnih linija B73 i B84 kao roditeljskih utvrdili značajne epistatičke efekte za prinos zrna.

Hinze i Lamkey (2003) su koristeći modifikovan metod analize proseka generacija prema Melchinger-u (1987) ispitivali genske efekte koristeći početni materijal od pet linija BSSS porekla i pet linija koje su iskoristili da dobiju odgovarajuće generacije neophodne za sprovođenje ove metode. Značajne epistatičke efekte za prinos zrna su otkrili u pet od ukupno 40 potomstva ukrštenih testerima.

Analizirajući vrednosti šest različitih generacija ($P_1, P_2, BC_1, BC_2, F_2$ i F_1), Sofi i saradnici (2006) su utvrdili statistički značajnu dvogensku epistazu u nasleđivanju različitih agronomskih osobina kukuruz: visinu biljke, dužinu klipa, broj redova zrna i prinos zrna. Interakcija aditivnih alela (i) je za većinu osobina bila značajnija od običnih aditivnih efekta gena (d).

Iqbal i saradnici (2010) su analizirajući potomstvo četiri roditeljske linije metodom proseka generacija utvrdili veći značaj efekata dominantnih gena u odnosu na aditivne u nasleđivanju visine biljke i lisne površine. Utvrdili su i postojanje epistaze u nasleđivanju te dve osobine, kako komplementarne, tako i duplikatne. Ovi autori pojavu duplikatne epistaze tumače kao vid kontrole visine biljke u potomstvu.

Wannows i saradnici (2015) su ispitivali generacije dobijene iz dva para roditeljskih linija i utvrdili značajne epistatičke efekte za niz kvantitativnih osobina kukuruza. Komplementarnu epistazu su procenili u nasleđivanju prinosa zrna, a za osobine visina biljke i masa 100 zrna su utvrdili i komplementarni i duplikatni tip epistaze u zavisnosti od ispitivanog hibrida. Za najveći broj osobina (visina klipa, broj zrna u redu, broj redova zrna, dužina klipa...) su procenili epistatičke efekte surotnog predznaka od osnovnih genskih efekata, tj. duplikatnog tipa.

Osim biometrijskih metoda moguća je i primena molekularnih metoda u istraživanjima genskih efekata: DNK markeri su korišteni da otkriju prisustvo, intezitet i prirodu epistatičnih efekata u gajenim biljnim kulturama (Li, 1998). Koristeći genetske mape koje sadrže marker lokuse na svaki 20cM u genomu, epistaza između parova lokusa poligena kvantitativnih osobina (QTLs) može biti otkrivena sa različitim uspehom. Edward i saradnici (1987) su otkrili brojne QTL regione za prinos

zrna kod kukuruza, ali nisu uspjeli da dokažu i interakcije između njih. S druge strane, Openshaw i Frascaroli (1997) su otkrili brojne epistatične interakcije, sličnih po intezetu osnovnim efektima QTL-ova za prinos zrna na velikom uzorku ispitivanih biljaka. Značajni epistatični efekti su otkriveni u kukuruzu između QTL-ova odgovornih za biohemijske osobine (Damerval i saradnici,1994), morfologiju cvetova (Doebley i sradnici, 1995), otpornosti prema insektima (Byrne i saradnici, 1996).

Mapiranjem QTL regiona i tumačenjem dobijenih informacija, dobijaju se snažnije potvrde o postojanju epistaze u odnosu na klasične biometrijske metode (Li, 1998). Molekularnim metodima je moguće dobiti informacije o interakcijama između tačno određenih lokusa poligena, dok biometrijske metode daju procenu na nivou celog genoma gde postoji uvek mogućnost da se interakcije pozitivnog i negativnog predznaka međusobno ponište i tako maskiraju genske efekte koji se ispituju.

DNK tehnologija je svoju primenu u istraživanjima kukuruza našla na mnoge različite načine, a jedan od najbitnijih jesu i ispitivanja genetičkih distanci između različitih materijala koji se koriste u oplemenjivačkim programima pre svega u cilju svrstavanja selekcionog materijala u odgovarajuće heterotične grupe. Koncept heterotičnih grupa se uveliko koristi za predikciju potencijala koje neko potomstvo može imati na osnovu srodnosti ili udaljenosti roditeljskog para. Mnoge studije su ispitivale povezanost genetičke distance i heterozisa u kukuruzu (Smith i sar., 1999; Melchinger,1999; Drinić i sar.,2002; Srdić, 2009; Van Inghelandt i sar., 2010; Pavlov, 2013; Čamdžija, 2014).

Za otkrivanja stepena polimorfizma su istorijski korišćeni ili se još koriste različiti markeir: morfološki, proteinski i DNK markeri. Jedino DNK marker otkrivaju polimorfizam na nivou samih gena i nisu zavisni od uticaja spoljne sredine koja može narušiti verodostojnost dobijenih rezultata. To bi moglo dovesti do pogrešne heterotične karakterizacije materijala koji se koristi u oplemenjivačkom program i njegovog neracionalnog korišćenja.

Mikrosateliti, poznati kao SSR (Simple sequence repeat) su kratki ponavljajući segmenti DNK koji se sastoje od 1-6 baznih parova kao, npr di-, tri- ili tetranukleotidni ponovci poput (CA)_n, (AAT)_n i (GATA)_n široko rasprostranjeni u genomu biljaka i životinja. (Tautz and Renz, 1984). Utvrđivanje genetičke distance (GD) između ispitivanih genotipova je glavni način praktične primene SSR markera u oplemenjivanju. Na taj način je moguće klasifikovati ispitivani genetički materijal u heterotične grupe i definisati pravac oplemenjivačkog programa koji će na najbrži i najefikasniji način iskoristi genetički potencijal materijala oplemenjivanja. Prema teoriji, ukrštanjem genetički najudaljenijih linija očekuje se najitezivnije ispoljavanje heterozisa u potomstvu.

Xia i sar. (2004) su primenili 79 SSR markera na uzorku od 155 samooplodnih linija kukuruza iz kolekcije CIMMYT-a. Samooplodne linije su vodile poreklo iz ukupno 60 različitih izvora sa tropskog područja gajenja kukuruza. Prosečno su dobili 7.4 alela po markeru i konstruisali klaster koji je razdvojio ispitivane genotipove u različite grupe. U zaključku istraživanja, autori navode da je SSR karakterizacija korisna za grupisanje ispitivanih genotipova u grupe na osnovu srodnosti, što dalje olakšava izbor odgovarajućih testera za testiranja agronomске vrednosti ispitivanih linija.

Srdić (2009) je izvršila genetičku karakterizaciju šest linija kukuruza šecerca primenom SSR markera. Rezultati genetičke distance i grupisanje linija u odgovarajuće klastere je pokazalo značajnu saglasnost sa rezultatima posebnih kombinacionih sposobnosti i prinosa klipa potomstva ispitivanih linija.

Ispitujući genetičku distancu između osam inbred linija kukuruza i njenu korelaciju sa rezultatima prinosa F₁ potomstva ispitivanih linija i vrednostima ispoljenog heterozisa, Mladenović-Drinić i saradnici (2012) su utvrdili značajnu povezanost GD i performansi potomstva. Genetička distance je imala pozitivnu korelaciju sa prinosaom zrna hinbrida (0,22), al i heterozisom računatim u odnosu na roditeljski prosek i na boljeg roditelja (0,12, odnosno 0,45).

Pavlov (2013) je ispitivao genetičku distancu unutar dve grupe od po šest samooplodnih linija kukuruza, različitog porekla i različite dužine vegetacionog perioda. U svom istraživanju je upotrebio 21 SSR marker, a dobijeni rezultati su pokazali visoku međuzavisnost GD sa vrednostima posebnih kombinacionih sposobnosti i heterozisom u odnosu na boljeg roditelja.

Primenom 21 SSR markera u cilju genetičke karakterizacije seta od 18 inbred linija (15 majki i 3 oca testera) , Čamdžija (2014) je dobio 96 alela sa prosekom od 4,6 alela po markeru. Vrednosti GD su se kretale od 0,04 do 0,55. Grafički prikaz dobijenih rezultata je jasno razdvojio ispitivane majke i očeve u dva različita glavna subklastera što je potvrda ispravnosti ovog metoda u grupisanju selekcionog materijala prema poreklu i primeni takvih informacija u programima oplemenivanja.

Primena molekularnih metoda za utvrđivanje genetičke distance ispitivanog materijala i njegove klasifikacije u heterotične grupe, naročiti značaj ima onda kad se ispituje materijal o čijem se poreklu zna nedovoljno. Manjak informacija o poreklu oplemenjivačkog materijala bi rezultovao njegovom nasumičnom i nepreciznom primenom u selekcionim programima. Takav ishod bi rezultovao pogrešnim procenama i očekivanjima o performansama potomstva, ispoljenim kombinacionim sposobnostima i brojnim drugim relevantnim pokazateljima.

Pogrešno usvajanje modela genskih efekata koje isključuje postojanje epistaze može takođe uticati na pogrešnu procenu važnih genetičkih parametara poput heritabilnosti, dobiti od selekcije, itd, što u krajnjem ishodu navodi selekcionera na neadekvatno vođenje i usmerivanje programa selekcije. Na taj način se neracionalno troši vreme, resursi i selekcionni materijal. Saznanje o načinu na koji geni deluju i interaguju će odrediti kakav sistem selekcije može najefikasnije dovesti do traženih rezultata (Hallauer i Miranda, 1988).

Možda upravo epistaza omogućava da se napravi razlika između dobrih i izuzetno dobrih linija dobijenih iz elitnog materijala koji je prošao više ciklusa selekcije gde je većina alela sa poželjnim aditivnim alelima već fiksirana (Holland,

2001). Dominantni aleli između kojih se javlja komplementarne su epistaza bitna komponenta heterozisa (Chahal i saradnici, 1991). To je navelo brojne istraživače da osmisle oplemenjivačke programe u cilju dobijanja potomstva gde bi poželjni geni sa epistatičkim efektom bili fiksirani u većoj meri. Ti genotipovi bi poslužili kao potencijalni roditelji za dobijanje superiornih hibrida.

Metodi masovne selekcije su se pokazali efikasni pri poboljšanju osobin apod kontrolom aditivnih gena, ali ne i gena sa neaktivnim delovanjem (Kojima, 1959). Za selekciju kukuruza za osobine determinisanih neaktivnim efektom gena trebalo bi primeniti metode koje podižu frekvenciju gena sa dominantnim i epistatičkim delovanjem (rekurentna selekcija uz primenu testera).

Lamkey i Lee (1993) navode da intenzitet i tip epistaze koji je prisutan može imati presudni uticaj na pouzdanost, smer i dizajn oplemenjivačkih programa u celini Mather (1974) smatra da se primenom kontinuirane usmerene selekcije može povećati frekvencija poželjnih alela sa epistazom komplementarnog tipa u potomstvu dok se, sa druge strane, stabilizirajućom selekcijom favorizuje pojava nepoželjne duplikatne epistaze.

Nakon više od 70 godina od početka komercijalizacije hibrida u proizvodnji kukuruza, objavljene su i mnoge studije različitih autora koji upoređuju razvoj i performanse hibrida kukuruza iz različitih decenija u pokušaju da razdvoje doprinos razvoja genetike hibrida kukuruza od poboljšavanja i intezifikacije primene agrotehničkih mera koja je tekla uporedo.

Russel (1974) i Duvick (1977) su ispitujući performanse različitih istorijskih hibridnih kombinacija datiranih od 1930. do 1970. godine utvrdili da je za 60 procenta povećanja prinosa odgovoran napredak u selekciji novih genotipova u tom periodu, a za ostalo povećanja intezivnosti i efikasnosti agrotehničkih mera (prihrane, zaštite biljaka, obrade zemljišta...). U svom radu iz 2005. godine, Duvick procenjuje prosečan doprinos genetike u porastu prosečnih prinosa kukuruza u SAD u poslednjih 70. godina na oko 65-75 kg/ha godišnje.

Ovi pokazatelji na najbolji način ilustruju koliko su naučna saznanja iz oblasti genetike i oplemenjivanja kukuruza zahvaljujući efikasnim postupcima za primenu u praksi, promenili i unapredili proizvodnju jednog od najvažnijih useva u svetskoj poljoprivredi.

3. RADNA HIPOTEZA

U ovom istraživanju se polazi od pretpostavke da postoje razlike u vrednostima opštih i posebnih kombinacionih sposobnosti kod ispitivanih inbred linija. Očekuje se najintezivnije ispoljavanje heterozisa kod F_1 kombinacija dobijenim ukrštanjem genetički najudaljenijih inbred linija što će se dokazati primenom odgovarajućih molekularnih markera.

Očekuje se da će analiza genetičke varijanse dokazati da dominantni geni imaju značajniju ulogu u nasleđivanju većine ispitivanih agronomskih osobina kukuruza osim za u odnosu na aditivne, osim za osobinu broj redova zrna.

Primenom metoda analize proseka generacija očekuje se da će se utvrditi neadekvatnost aditivno-dominantnog modela za određeni broj osobina i na taj način dokazati postojanje određenog stepena epistaze za te osobine.

4. MATERIJAL I METOD RADA

Kao osnovni materijal za postavljanje ogleda izabrano je šest inbred linija kukuruza, različitog porekla i dužine vegetacionog perioda (tabela 2.). Zajedničko odabranim linijama jeste činjenica da pripadaju sržnoj kolekciji elitnog materijala Instituta za kukuruz „Zemun Polje“ i da se aktivno koriste u različitim oplemenjivačkim programima bilo za dobijanje novih izvora iz kojih se vrši selekcija novih linija ili za testiranje već selekcionisanih linija. Odabrane linije su i roditeljske komponente većeg broja hibrida koji su priznati od strane Sortne komisije Ministarstva poljoprivrede Republike Srbije, pri čemu su pojedini i komercijalno veoma prisutni na tržištu semenskog kukuruza u našoj zemlji.

Tabela 2. Pregled inbred linija kukuruza korišćenih u dialelnoj analizi

Oznaka	Heterotično poreklo	FAO grupa zrenja
ZPL1	Nezavisna osnova	400
ZPL2	BSSS	600
ZPL3	BSSS	500
ZPL4	BSSS	600
ZPL5	Lancaster	700
ZPL6	Lancaster	600

U 2010. godini izvršena su potrebna ukrštanja i samooplodnje kako bi se dobili potrebni genotipovi u dovoljnoj količini kako za dialelnu analizu, tako i za ispitivanje proseka generacija. Za dobijanje potrebnog seta hibrida za dialelnu analizu, šest linija je ukršteno prema metodu dialelnih ukrštanja bez recipročnih kombinacija čime je dobijeno 15 hibridnih kombinacija $[n(n-1)/2]$. Dobijeni hibridi su označeni dalje u radu kako je prikazano u tabeli 3.

Tabela 3. Pregled hibrida kukuruza u dialelnoj analizi

redni broj	Hibrid	redni broj	Hibrid
1.	ZPL1 x ZPL2	9.	ZPL2 x ZPL6
2.	ZPL1 x ZPL3	10.	ZPL3 x ZPL4
3.	ZPL1 x ZPL4	11.	ZPL3 x ZPL5
4.	ZPL1 x ZPL5	12.	ZPL3 x ZPL6
5.	ZPL1 x ZPL6	13.	ZPL4 x ZPL5
6.	ZPL2 x ZPL3	14.	ZPL4 x ZPL6
7.	ZPL2 x ZPL4	15.	ZPL5 x ZPL6
8.	ZPL2 x ZPL5		

Za analizu proseka generacija su izabrane tri hibridne kombinacije prisutne i u dialelnoj analizi. Reč je o hibridima ZPL2 x ZPL6, ZPL3 x ZPL6 i ZPL4xZPL6, označene kao H1, H2 i H3. Sve ove hibridne kombinacije se sastoje od majčinske komponente BSSS osnove (ZPL2, ZPL3 ili ZPL4) i zajedničke očinske Lancaster osnove (ZPL6) i kao takve su priznate i registrovane od strane Sortne komisije Minsitarstva poljoprivrede Republike Srbije.

Pošto se analiza proseka generacije u ovoj disertaciji ograničava na slučajeve dvogenske epistaze, neophodno je bilo umnožiti šest različitih generacija. Uključivanjem dodatnog broja različitih generacija moguće je ispitati i postojanje trogenske epistaze.

Generacije ispitivanih hibrida u analizi proseka su:

- roditeljske: P₁ i P₂
- generacije povratnog ukrčtanja: BC₁ i BC₂
- generacija F₂
- generacija hibridizacije roditelja F₁

Njihova genetička kompozicija je prikazana u tabeli 4.

Tabela 4. Genetička kompozicija generacija ispitivanih hibrida kukuruza H1, H2 i H3

Hibridi	H1	H2	H3
P₁	ZPL2	ZPL3	ZPL4
P₂	ZPL6	ZPL6	ZPL6
BC₁	(ZPL2 x ZPL6) x ZPL2	(ZPL3 x ZPL6) x ZPL3	(ZPL4 x ZPL6) x ZPL4
BC₂	(ZPL2 x ZPL6) x ZPL6	(ZPL3 x ZPL6) x ZPL6	(ZPL4 x ZPL6) x ZPL6
F₂	(ZPL2 x ZPL6)s	(ZPL3 x ZPL6)s	(ZPL4 x ZPL6)s
F₁	ZPL2 x ZPL6	ZPL3 x ZPL6	ZPL4 x ZPL6

Ogled je bio postavljen na tri lokacije: Zemun Polje, Pančevo i Bečej u trajanju od dve godine: 2011 i 2012. Meteorološki podaci za 2011. i 2012. godinu za ispitivane lokalite koji prikazuju srednje mesečne temperature (°C) i srednje mesečne padavine (mm) u toku perioda vegetacije kukuruza su prikazane u tabelama 5 i 6.

Tabela 5. Srednje mesečne temperature (°C) i srednja mesečna količina padavina (mm) na ispitivanim lokalitetima u 2011. godini (HMZ R.Srbije)

Temperatura (°C)	April	Maj	Jun	Jul	Avgust	Septembar
ZEMUN POLJE	13.5	16.8	21.5	23.4	24.1	21.5
PANČEVO	12.5	15.7	22.1	23.1	25.1	23.1
BEČEJ	14	17.7	22.4	22.9	24.5	21.4
Padavine (mm)						
ZEMUN POLJE	14.1	94.8	23	41.1	5.3	28.9
PANČEVO	61.7	94.5	20.1	22.6	12.4	28.4
BEČEJ	13	55.2	32.3	83.7	6.7	27.1

2011. godina je bila relativno povoljna za proizvodnju kukuruza. Temperature su se kretale u okviru višegošnjih proseka za posmatrane mesece. Vodeni talog iako dobro raspoređen tokom perioda vegetacije je bio nedovoljan u toku letnjih meseci sa izuzetkom jula meseca na lokaciji Bečej.

Tabela 6. Srednje mesečne temperature (°C) i srednja mesečna količina padavina (mm) na ispitivanim lokalitetima u 2012. godini (HMZ R.Srbije)

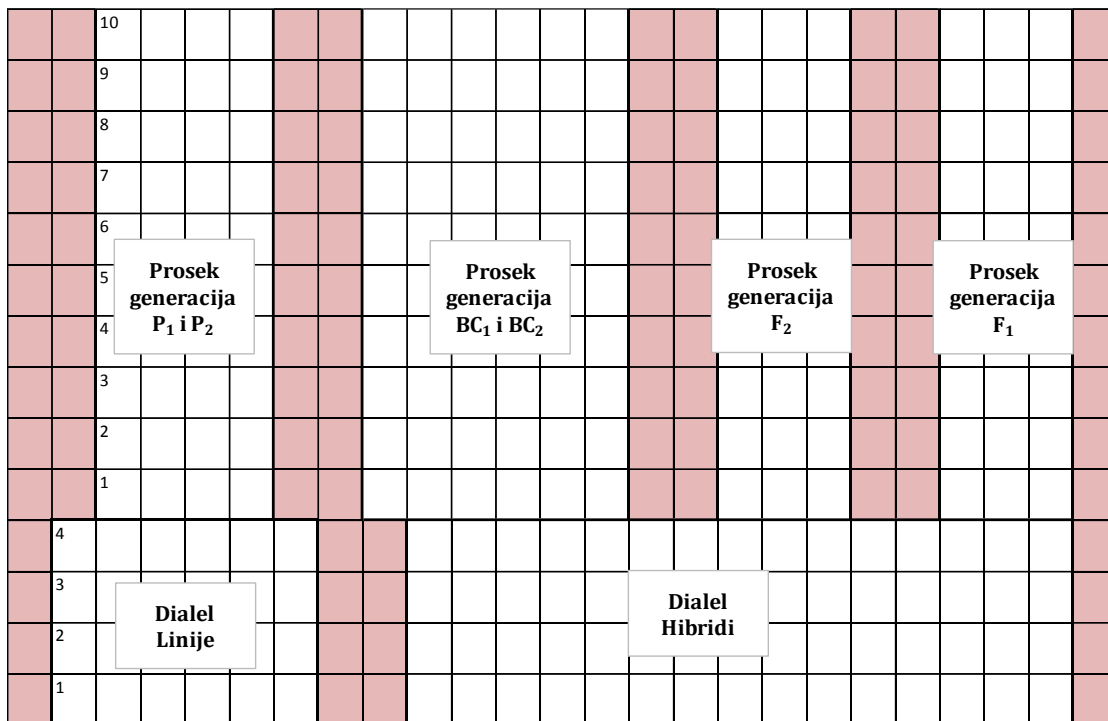
Temperatura (°C)	April	Maj	Jun	Jul	Avgust	Septembar
ZEMUN POLJE	13.5	17.3	24	26.5	25.6	21.2
PANČEVO	13.5	17.5	22.5	24.6	25.5	19.6
BEČEJ	13.9	18.4	24.1	26.4	24.7	20.4
Padavine (mm)						
ZEMUN POLJE	73.3	75.4	15.8	18.5	3.6	23.4
PANČEVO	72.5	93.1	12.5	15.7	1.6	38.9
BEČEJ	75	72.3	38.4	41.8	6.2	14.6

S druge strane, 2012. godina je bila izuzetno nepovoljna za gajenje kukuruza. To je bila godina temperaturnih ekstrema, kako onih koji se tiču srednjih mesečnih vrednosti (jul i avgust), tako i pojedinih dnevnih vrednosti koje su prelazile 39 °C u najkritičnijim fazama oplodnje i nalivanja zrna kukuruza tokom letnjih meseci. Visoke temperature su bile praćne i sušom tokom letnjih meseci, naročito u avgustu što se izuzetno nepovoljno odrazilo na formiranje prinosa, naročito kod samooplodnih linija kao najosetljivijih genotipova u ogledu. Padavine su bile loše raspoređene tokom perioda vegetacije. Obimne padavine u prolećnim mesecima, praćene nižim temperaturama u aprilu su otežale i produžile nicanje biljaka koje nisu razvile dovoljno dubok korenov sistem što je dodatno pojačalo njihovu osetljivost prema suši i ekstremnim temperaturama u letnjim mesecima.

Radi jednostavnije i ekonomičnije pripreme i setve: oba ogleda (dialelna analiza i analiza proseka generacija) iako nezavisni, su tehnički koncipirani u jednoj setvenoj celini (slika 1. i 2.)

Dialelna analiza je postavljena slučajnom rasporedu u četiri ponavljanja prema planu podeljenih parcela (split-plot blok). U jedan blok su posejane inbred linije, dok je u drugom posejano petnaest ispitivanih hibrida. Na granici između dva bloka su posejana četiri reda zaštite kako bi se sprečilo zasenjivanje rubnih redova linija, od strane robusnijih hibrida. Setva je izvršena mašinskom sejalicom. Svaku elementarnu parcelicu su činila dva reda dužine 5 metara, međurednog rastojanja od 0.75m što je činilo površinu od 7.5 m².

Genotipovi ispitivani za analizu proseka generacija su sejani u četiri različita bloka i u deset ponavljanja shodno genetičkoj kompoziciji svakog: inbred linije (P₁ i P₂) , generacije povratnog ukrštanja (BC₁ i BC₂), F₂ generacija i hibridno potomstvo F₁. Na granici između blokova su sejana četiri reda zaštite, a isto tako i na spoljnim granicama ogleda kako bi se sprečili efekti zasenjivanja koji bi uvećali grešku eksperimenta.



Slika 1. Shematski prikaz ogleda: dialelne analize i analize proseka generacija



Slika 2. Ogled u fazi metličanja biljaka kukuruza

Osobine kukuruza praćene u ovoj disertaciji su:

- **PR-** Prinos zrna sa 14 procenata vlage (t/ha u dialelnoj analizi, odnosno gr/biljci u analizi proseka generacija)
- **VB-** Visina biljke do vrha metlice (cm)
- **VK-** Visina gornjeg klipa (cm)
- **BLU-** Broj listova ukupan
- **BLK-** Broj listova iznad klipa
- **DK-** Dužina klipa (cm)
- **BRZ-** Broj redova zrna
- **BZR-** Broj zrna u redu

Merenja morfoloških osobina biljke kukuruza je izvršeno odmah nakon faze metlićenja: u deset ponavljanja za uniformne generacije (P₁, P₂ i F₁), u petnaest ponavljanja za generacije povratnih ukrštanja (BC₁ i BC₂) i u dvadeset ponavljanja za generaciju F₂.

Prinos je meren po elementarnoj parcelici i obraćunat na vlagu od 14 procenata prema formuli:

$$(10/A) \times B \times (C-D)/C \times (100-E)/86$$

A- površina elementarne parcelice u m²

B- težina svih klipova obranih na svakoj parcelice

C- težina uzorka od pet prosećnoh klipova

D- težina oklaska ostalih nakon krunjenja pet klipova

E- procenat vlage zrna u trenutku berbe

Kombinacione sposobnosti su izračunate po Griffing-u (1956) Metod 2, matematički model I, bez recipročnih ukrštanja.

Formula za OKS linije :

$$g_i = \frac{1}{p+2} \left[(T_i + ii) - \frac{2}{p} GT \right], \text{ gde je:}$$

$(T_i + ii)$ - total i -tog reda plus srednja vrednost roditelja i

Formula za PKS ukrštanja:

$$S_{ij} = X_{ij} - \frac{1}{p+2} [(T_i + ii) + (T_j + jj)] + \frac{2}{(p+1)(p+2)} xGT, \text{ gde je:}$$

$(T_j + jj)$ – total total j -tog reda plus srednja vrednost roditelja j

Testiranja značajnosti F testom:

za OKS
$$F_{[(p-1),m]} = \frac{M_G}{M_E}$$

za PKS
$$F_{\left[\frac{p(p-1)}{2}, m\right]} = \frac{M_S}{M_E}$$

Standardna greška razlike (SE_{OKS}) između bilo koja dva roditelja za OKS :

$$SE_{OKS} = \sqrt{\frac{2}{p+2} x M_E}$$

Standardna greška razlike (SE_{PKS}) između dve PKS vrednosti :

$$SE_{PKS} = \sqrt{\frac{2p}{p+2} \times M_e}$$

Formula za vrednosti najmanje značajne razlike (LSD):

$$LSD_{(0.05)} = SE \times t_{0.05; (N-k)}$$

$$LSD_{(0.01)} = SE \times t_{0.01; (N-k)}, \text{ gde su:}$$

N = ukupan broj uzoraka

k = broj tretmana.

Analiza genetičke varijanse je rađena prema modelu koji su predložili Jinks (1954) i Haymann (1954).

$$D = V_p - E$$

$$H_1 = 4\bar{V}_r + V_p - 4\bar{W}_r - \frac{3n-2}{n} E$$

$$H_2 = 4\bar{V}_r - 4V_{\bar{r}} + \frac{2(n^2-1)}{n^2} E$$

$$F = 2V_p - 4\bar{W}_r - \frac{2(n-2)}{n} E$$

V_p = varijansa roditelja

V_r = varijansa srednjih vrednosti nizova

\bar{V}_r = prosečna varijansa nizova

\bar{W}_r = prosečna kovarijansa potomstva na nerekurentne roditelje

n = broj roditelja

D = aditivna komponenta varijacije

E = nenasledna, ekološka varijabilnost

F = interakcija aditivni x dominantni efekat gena

pri čemu $F=0$ ako je $u=v$,

$F>0$ ako ima više dominantnih gena, ili

$F<0$ ako ima više recesivnih gena

H_1 i H_2 = komponente varijanse koje zavise od dominantnog delovanja gena

($H_1 = H_2$, ukoliko je $u = v$)

u = frekvencija dominantnih gena

v = frekvencija recesivnih gena

Izračunati su i sledeći genetički parametri:

1. Prosečan stepen dominacije

$$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$$

2. Frekvencija dominantnih (u) i recesivnih (v) alela

$$uv = \frac{H_2}{4H_1}$$

3. Odnos ukupnog broja dominantnih prema recesivnim alelima kod svih roditelja

$$\frac{K_D}{K_R} = \frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$$

Heritabilnost u užem smislu je izračunata prema Matheru i Jinksu (1971).

$$h^2_{ns} = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{2}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E}, \text{ ili } h^2_{ns} = \frac{V_a}{V_f}$$

Za biometrijsku analizu genskih efekata generacija hibrida H1, H2 i H3 primenjena je analiza proseka generacija ukrštanja dva roditelja (Mather, 1949, Haymann, 1958, Jinks i Jones, 1958, Mather i Jinks, 1971, 1982). Aditivno-dominatni model (tabela 7.) predstavlja prvi korak u analizi generacijskih proseka. Ovim modelom se procenjuju osnovni genskih efekti, aditivni i dominantni, i utvrđuju se prosek roditelja [m], efekat aditivnih gena [d] i efekat dominantnih gena [h].

Tabela 7. Aditivno-dominatni model genskih efekata

Generacija	m	[d]	[h]
P ₁	1	1	0
BC ₁	1	0.5	0.5
F ₁	1	0	1
F ₂	1	0	0.5
BC ₂	1	-0.5	0.5
P ₂	1	-1	0

Da bi se navedeni parametri mogli izračunati, koriste se recipročne vrednosti standardnih grešaka aritmetičke sredine ispitivane osobine (W)

$$W = \frac{1}{SEx^{-2}}$$

Na osnovu vrednosti parametara [m], [d] i [h] utvrđenih na osnovu aditivno-dominatnog modela, prosečnih vrednosti svake generacije za ispitvanu osobinu (x) i izračunatih recipročnih vrednosti se formira sistem jednačina iz kog se dobijaju tri jednačine informacione matrice (Fedin, 1980). Procenjene vrednosti parametara se dobijaju preko inverzije informacione matrice standardnim postupkom dok se njihove standardne greške računaju iz kvadratnog korena diagonalnih vrednosti matrice (Fisher, 1946 i Searle, 1966).

Aditivno-dominatni model daje procene samo za efekte proseka i aditivne i dominantne genske efekte. Ovaj model podrazumeva izostanak interlalne interakcije, odnosno epistatičkih genskih efekata i neophodno je testirati njegovu adekvatnost primenom nekog od statističkih testova.

Testiranje se može izvršiti primenom:

1. pojedinačnih Scalling testova
2. zajedničkim χ^2 testom

Scalling testovi su pojedinačni testovi koji se postavljaju na osnovu srednjih vrednosti generacija koje se ispituju. U ovoj disertaciji se ispituju šest generacija: inbred linije (P_1 i P_2), generacije povratnog ukrštanja (BC_1 i BC_2), F_2 generacija i hibridno potomstvo F_1 . Na osnovu toga je moguće postaviti tri scalling testa A, B i C:

$$A = 2BC_1 - P_1 - F_1$$

$$B = 2BC_2 - P_2 - F_1$$

$$C = 4F_2 - 2F_1 - P_1 - P_2$$

Standardne greške vrednosti Scalling testova A, B i C su zapravo kvadratni korenovi zbiru standardnih grešaka vrednosti generacija koje učestvuju u njihovom izračunavanju.

$$SE_A = \sqrt{4(SE_{BC_1})^2 + (SE_{P_1})^2 + (SE_{F_1})^2}$$

$$SE_B = \sqrt{4(SE_{BC_2})^2 + (SE_{P_2})^2 + (SE_{F_1})^2}$$

$$SE_C = \sqrt{16(SE_{F_2})^2 + (SE_{F_1})^2 + (SE_{P_1})^2 + (SE_{P_2})^2}$$

Značajnost pojedinačnih Scalling testova se proverava primenom t-testa. Vrednost t-testa se dobija deljenjem vrednosti scalling testa sa njegovom standardnom greškom (SE), a potom se značajnost proverava u statističkim tablicama.

Dovoljno je dokazati statističku značajnost samo jednog scaling testa da bi se odbacio aditivno-dominatni, i prihvatio interakcijski model genskih efekata (tabela 8.).

χ^2 kvadratnim testom se vrši poređenje prosečnih eksperimentalnih vrednosti generacija i očekivanih prosečnih vrednosti generacija (Cavalli, 1952).

Tabela 8. Interakcijski model procene genskih efekata sa šest parametara

Generacija	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]
P ₁	1	1	0	1	0	0
BC ₁	1	0.5	0.5	0.25	0.25	0.25
F ₁	1	0	1	0	0	1
F ₂	1	0	0.5	0	0	0.25
BC ₂	1	-0.5	0.5	0.25	-0.25	0.25
P ₂	1	-1	0	1	1	0

Interakcijski model analize proseka generacija sa šest različitih generacija je determinisan sa pet oblika genskih efekata i opštim prosekom:

Opšti prosek (**m**)

Efekat aditivnih gena (**d**)

Efekat dominantnih gena (**h**)

Efekti dvogenske epistaze:

aditivni x aditivni (**aa**)

aditivni x dominantni (**ad**)

dominantni x dominantni(**dd**)

Srednje vrednosti analiziranih generacija su:

$$P_1 = m + d + aa$$

$$P_2 = m - d + aa$$

$$F_1 = m + h + dd$$

$$F_2 = m + d/2 + dd/4$$

$$BC_1 = m + a/2 + d/2 + aa/4 + ad/4 + dd/4$$

$$BC_2 = m - a/2 + d/2 + aa/4 - ad/4 + dd/4$$

Prema epistatičnom modelu procena m, a, d, aa, ad i dd se vrši pomoću sledećih jednačina:

$$m = \frac{1}{2} P_1 + \frac{1}{2} P_2 + 4 F_2 - 2 BC_1 + 2 BC_2$$

$$[d] = \frac{1}{2} P_1 - \frac{1}{2} P_2$$

$$[h] = 6 BC_1 + 6 BC_2 - 8 F_2 - F_1 - \frac{2}{3} P_1 - \frac{2}{3} P_2$$

$$[i] = 2 BC_1 + 2 BC_2 - 4 F_2$$

$$[j] = 2 BC_1 - P_1 - 2 BC_2 + P_2$$

$$[l] = P_1 + P_2 + 2 F_1 + 4 F_2 - 4 BC_1 - 4 BC_2$$

Neophodno je izračunati i standardne greške ovih parametara (Se), kako bi se dobile izračunate t-vrednosti koje se dalje porede sa tabličnim t vrednostima za odgovarajući nivo značajnosti.

Osim poljskih metoda, u ovoj disertaciji su inbred linije kukuruza ispitane i molekularnom metodom SSR markera u cilju dobijanja podatak o njihovoj genetičkoj divergentnosti.

Prvi korak u genetičkoj karakterizaciji jeste izolacija DNK koja je u ovoj disertaciji rađena prema izmenjenom protokolu Saghai i Maroof (1984). Za dobijanje uzorka DNK je korišćeno zrno kukuruza koje je mehanički obrađeno mlevenjem na kataskaptu (mlin za simultana mlevenje kapaciteta 96 zrna). Od svakog samlevenog zrna je uzet deo da bi se dobila smeša jedinstvenog uzorka od koje je odmereno 0.3 grama da bi se izolovala DNK. Reagensi korišćeni za izolaciju su 2xCTAB pufer, 100mM Tris, pH 8,0; 20mM EDTA, pH 8,0; 14M NaCl; 1% PVP u odnosu na tkivo-pufer 1:1 kao i 1xCTAB pufer, u odnosu na tkivo-pufer1:2. Nakon ovih reagenasa je dodata i ista zapremina Sevagovog reagensa (hloroform: izoamilalkohol 24:1) i mućkano do dobijanja emulzije koja je centrifugirana 2min/12000 rpm. Supernatant je prebačen u novu ependorf epruvetu u koju je dodato 1/10 zapremine 10% CTAB pufera (10% CTAB, 0,7 M NaCl), a potom iznova tretirano Sevagonovim reagensom radi ponovljene deproteinizacije. Izvršena je nova centrifugacija na 2min/12000rpm, a supernatant premešten u novu ependorf epruvetu. Dodata je istazapremina pufera za precipitaciju i uzorci su blago promućkani i ostavljeni na sobnoj temperaturi 5-15 minuta da se precipitiraju. Talog je dobijen centifugiranjem 2min/12000 rpm. Uzorak je zatim resuspendovan u *high salt* TE puferu, a resuspenzija je inkubirana 10 min/65°C u vodenom kupatilu. Potom su dodate dve zapremine hladnog 96% etanola, a uzorci su stavljeni da se precipitiraju 30 minuta na temperaturi od -20°C. Uzorci se iznova centrifugiraju 15 min/12000rpm, a na kraju talog ispire sa 1ml hladnog 75% etanola i centrifugira 5min/12000 rpm. Talog se rastvara potom u 20-100µl 0,1 TE pufera. Koncentracija DNK u uzorku se proverava spektrofotometrijskim metodom. A pripremljena genomska DNK je do upotrebe u PCR čuvana na temperaturi od -20 °C.

Sledeći korak nakon pripreme uzorka DNK jeste priprema reakcione smeše za reakciju amplifikacije u PCR aparatu. Reakciona smeša je pripremljena od 1xPCR pufer, 2.4 mM MgCl₂, 0.8 mM dNTP, 0.5 µM F (*forward*) i R (*reverse*) prajmera, 1xBSA, 5 U *Taq* polimeraze i 50 ng pripremljenog DNK uzorka. Program amplifikacije u PCR aparatu je počinjao inicijalnom denaturacijom na 95°C/5min, a zatim od 15 ciklusa

denaturacije na 95°C/30sek, hibridizacije na 63.5°C/1min (-0.5°C/ciklus) i elongacije na 72°C/1min, potom još 22 ciklusa na 95°C/30sek, 56°C/1min i 72°C/1min. Produkti amplifikacije su potom razdvajani metodom elektroforeze na 8% poliakrilamidnom gelu i obojeni 25 etidijum-bromidom (0.5 µg/µl) i stavljeni pod UV svetlo i fotografisani . Kao marker za procenu veličine PCR produkata korišćen je 100bp DNA Ladder.

Kao marker za procenu veličine PCR produkata korišćen je 20bp DNA Ladder (O"RangeRuler 20 bp DNA Ladder-Thermo Scientific). Upotrebljeno je ukupno 21 SSR markera čiji je pregled prikazan u tabeli 9.

Prisustvo traka na gelu je prevedeno u binarni oblik, tako da „1“ označava prisustvo specifičnog alela u genotipu, dok „0“ označava odsustvo istog . Na osnovu izvršenog parnog poređenja izračunat je Simple Matching (SM) koeficijent. Vrednosti genetičke distance dobijene su preko koeficijenata sličnosti (od 1 se oduzima vrednost koeficijenta genetičke sličnosti). Primenjena formula je:

$$SM = \frac{a + d}{a + b + c + d}$$

a - broj alela koji se pojavljuju kod oba genotipa

b - broj alela koji se pojavljuje samo kod prvog genotipa

c - broj alela koji se pojavljuje samo kod drugog genotipa i

d - broj alela koji se ne pojavljuje ni kod jednog od genotipova

Dobijene matrice sličnosti su upotrebljena da bi se uradila hijerarhijska klaster analiza po UPGMA (*Unweighted Pair-group Mean Arithmetic*) metodi u programu NTSYS-pc 2.1 (Rohlf, 2000).

Tabela 9. SSR marker, lokacija (bin) i raspored baza sekvence prajmera

SSR marker	Bin	Raspored baza prajmera
bnlg 1643	1.08	5'-ACCACCGTCCACCTCCAC-3' 5'-ATTGACCCCGTGACCCTC-3'
phi 033	9.01	5'-ATCGAAATGCAGGCGATGGTTCTC-3' 5'-ATCGAGATGTTCTACGCCCTGAAGT-3'
umc 1526	2.08	5'-TTTTACAAGCGTGAGAGCAAGAAA-3' 5'-AACTGTCTGGAACAAGAAACCGAG-3'
bnlg 1350	3.08	5'-TGCTTCAGCGCATTAAACTG-3' 5'-TGCTCGTGTGAGTTCCTACG-3'
umc 1140	3.08	5'-CGAGCAAAGAGAGGGAGAGAGA-3' 5'-GCCTCTACCACCTCGTCCATC-3'
umc 1265	2.02	5'-GCCTAGTCGCCTACCCTACCAAT-3' 5'-TGTGTTCTTGATTGGGTGAGACAT-3'
phi 087	5.06	5'-GAGAGGAGGTGTTGTTTGACACAC-3' 5'-ACAACCGGACAAGTCAGCAGATTG-3'
umc 1019	5.06	5'-CCAGCCATGTCTTCTCGTTCTT-3' 5'-AAACAAAGCACCATCAATTCGG-3'
umc 1126	2.08	5'-CAACAGGGTGAACCCTCTGTACTT-3' 5'-AATATGGTGTGATTGATTTGCATCG-3'
umc 1394	3.01	5'-CCCGAGTCAGAAAAACATTCATT-3' 5'-CCTAACCTGAAGAAGGGAGGTCAT-3'
bnlg 1443	6.05	5'-TACCGGAATCCTCTTTGGTG-3' 5'-TTTGACAACCTCTTCCAGGG-3'
umc 1859	6.06	5'-ATATACATGTGAGCTGGTTGCCCT-3' 5'-GCATGCTATTACCAATCTCCAGGT-3'
umc 1695	7.00	5'-CAGGTAATAACGACGCAGCAGAA-3' 5'-GTCCTAGGTTACATGCGTTGCTCT-3'
umc 1400	3.05	5'-TTACCAATTGTATCCATCACACCG-3' 5'-ACAACATAGCAGCCATCCTACTCG-3'
umc 1799	7.06	5'-GTGATGAATAATGTCCCCAATTCC-3' 5'-GGACAGATGTCTGGAGATTGCTTT-3'
umc 1782	7.04	5'-CGTCAACTACCTGGCGAAGAA-3' 5'-TCGCATACCATGATCACTAGCTTC-3'
umc 1040	9.01	5'-CATTCACTCTTTGCCAATTGA-3' 5'-AGTAAGAGTGGGATATTCTGGGAGTT-3'
umc 1492	9.04	5'-CTGCTGCAGACCATTGAAATAAC-3' 5'-GAGACCAACCAAACTAATAATCTCT-3'
umc 1957	9	5'-CATGATCGCCGGGATTAATACTAC-3' 5'-GTCCAAGGACGACGATTACGAC-3'
umc 2047	1.09	5'-GACAGACATTCTCGCTACCTGAT-3' 5'-CTGCTAGCTACCAAACATTCCGAT-3'
bnlg 2235	8.02	5'-ATCCGGAGACACATTCTTGG-3' 5'-CTGCAAGCAACTCTCATCGA-3'

Koeficijent korelacije ranga po Spearman-u je računat kako bi se odredila međuzavisnost genetičke distance, heterozisa za prinos zrna i vrednosti PKS za istu osobinu:.

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d_i^2}{n^3 - n}$$

d_i = razlika između pojedinačnih rangova posmatranih promenljivih X i Y

n = broj posmatranja.

Značajnost vrednosti koeficijenta korelacije ranga je dobijena po sledećoj formuli:

$$t = r \sqrt{\frac{n-2}{1-r^2}}$$

r - vrednost koeficijenta korelacije ranga po Spearman-u

n - broj ispitivanih genotipova

5. REZULTATI I DISKUSIJA

5.1 DIALELNA ANALIZA KUKURUZA

5.1.1 Srednje vrednosti prinosa zrna hibrida i linija kukuruza

Analizom varijanse (ANOVA) ispitana je značajnost uticaja faktora (genotip, lokacija i godina), kao i njihovih interakcija, na variranje prinosa linija i hibrida kukuruza iz dialelne analize. Rezultati prikazani u tabeli 10. pokazuju da su sva tri faktora vrlo značajno uticali na prinos u obe godine ispitivanja. Osim uticaja glavnih faktora, utvrđen je i visoko značajan uticaj njihovih interakcija na variranje prinosa zrna kukuruza.

Tabela 10. Značajnost uticaja faktora na variranje prinosa zrna (t/ha) hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	**	**
Godina x Lokacija	2	*	*
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	**
Lokacija x Genotip	28	**	**
Godina x Lokacija x Genotip	28	**	**

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Srednje vrednosti prinosa zrna ispitivanih linija i hibrida kukuruza po lokaciji i godini ispitivanja su predstavljene u tabeli 11.

Tabela 11. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za prinos zrna kukuruza (t/ha)

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	4.198	4.368	4.583	2.696	2.456	2.716	3.503	A
ZPL2	3.718	3.482	6.350	1.313	1.370	1.907	3.023	CD
ZPL3	2.969	3.308	5.390	1.550	1.299	1.599	2.686	D
ZPL4	4.163	3.308	6.361	1.338	1.733	1.892	3.132	BCD
ZPL5	4.126	4.707	5.574	2.036	1.999	2.631	3.512	AB
ZPL6	5.878	5.901	7.369	2.054	2.716	3.008	4.488	A
LSD 0.433								
ZPL 1 X ZPL 2	9.650	9.137	13.083	4.451	5.500	6.617	8.073	G
ZPL 1 X ZPL 3	8.861	9.753	11.837	5.261	7.041	8.258	8.502	EG
ZPL 1 X ZPL 4	9.737	9.817	11.660	5.363	6.237	7.498	8.385	FG
ZPL 1 X ZPL 5	11.657	10.975	12.945	5.911	8.128	8.341	9.659	A
ZPL 1 X ZPL 6	10.734	10.653	13.282	5.833	7.698	8.227	9.404	ABC
ZPL 2 X ZPL 3	4.746	4.646	7.605	2.273	2.692	3.411	4.229	K
ZPL 2 X ZPL 4	8.023	6.918	10.734	3.788	3.583	4.655	6.283	IJ
ZPL 2 X ZPL 5	10.723	9.533	14.435	5.376	6.227	7.308	8.934	CDEF
ZPL 2 X ZPL 6	9.390	12.149	15.376	5.242	7.200	8.554	9.652	A
ZPL 3 X ZPL 4	7.078	7.376	9.073	2.625	3.319	4.961	5.739	J
ZPL 3 X ZPL 5	8.935	10.413	14.838	5.444	8.685	8.785	9.517	ABC
ZPL 3 X ZPL 6	9.610	9.091	14.593	5.108	7.789	7.963	9.026	BCDE
ZPL 4 X ZPL 5	10.783	9.109	13.258	4.621	6.448	7.579	8.633	DEFG
ZPL 4 X ZPL 6	11.074	11.683	15.070	4.653	7.238	8.243	9.660	A
ZPL 5 X ZPL 6	7.638	6.824	10.288	3.396	4.334	6.997	6.580	H
LSD 0.614								

Pregledom srednjih vrednosti prinosa zrna potvrđuju se rezultati analize varijanse koji su potvrdili značajan uticaj faktora na ovu ispitivanu osobinu. U nepovoljnoj i sušnoj 2012. godini prinos zrna je bio u proseku niži za 30-45 procenata u odnosu na performansu istog genotipa u 2011. godini.

Suša i visoke temperature su u 2012. imale naročito nepovoljan uticaj na performanse inbred linija koje su mnogo osjetljivije na uticaje nepovoljnih faktora sredine od hibrida. Posebno su se osjetljivim pokazale linije BSSS osnove ZPL2, ZPL3 i ZPL4 koje su ostvarili i trostruko niži prinos na istoj lokaciji u 2012. u odnosu na

2011. godinu. Najprinosnija linija na svim lokacijama osim u Zemun Polju u 2012. godini je bila ZPL6 sa prosečnim prinosom na svim lokacijama od 4.448 t/ha i maksimalnim od 7.369 t/ha u Bečeju u 2011. godini. Jedino u Zemun Polju u 2012. godini je ZPL1 bila najprinosnija sa 2.696 t/ha. ZPL1 se pokazala najtolerantnijom na sušom jer je prosečno imala najmanje procenta smanjena prinosa u 2012, u odnosu na 2011. godinu. Test najmanje značajne razlike je svrstao i ZPL5 u grupu najprinosnijih linija iako je u 2012. godini imala pad prinosa u proseku od 50 procenata. Najlošiji prinos na četiri lokacije i u obe godine je ostvarila ZPL3, 2.686 t/ha u proseku, a 2012. godine u Pančevu svega 1.299 t/h

Kao najprinosniji hibridi su se istakli ZPL4 x ZPL6, ZPL1 x ZPL5 i ZPL2 x ZPL6. Njihovi prosečni prinosi su bili vrlo ujednačeni i iznosili su 9.660, 9.659 i 9.652 t/ha. Najviše prinose po lokaciji je imao ZPL2 x ZPL6: 15.376 t/ha u Bečeju u 2012. i 12.149 t/ha u Pančevu iste godine. S druge strane u sušnoj 2012. godini ZPL3 x ZPL5 je ostvario najviše prinose na dve lokacije: Pančevo i Bečej i iznosili su 8.685 i 8.785 t/ha. Kao hibridna kombinacija sa najnižim prinosom na svim lokacijama i u obe godine, istakla se ZPL2 x ZPL3 i to u proseku 4.229 t/ha što je dvostruko niže od rezultata najprinosnijih hibrida. U nepovoljnoj 2012. godini ovaj hibrid je ostvario prinose koji su bili niži i od prinosa pojedinih inbred linija na istim lokacijama (2.273 t/ha u Zemun Polju i 2.692 t/ha u Pančevu). Po niskim prinosima su se istakle i hibridne kombinacije ZPL2 x ZPL4 i ZPL3 x ZPL4 (6.283 i 5.739 t/ha).

Analizom ostvarenog prinosa uviđa se da najprinosniji hibridi imaju kao jednu roditeljsku komponentu linije ZPL5 ili ZPL6 Lancaster heterotične osnove, dok je druga linija BSSS (ZPL2 i ZPL4) ili nezavisne osnove (ZPL1). Barat i Carena (2006) navode da je najeksploatisaniji heterotični par u oplemenjivanju kukuruza: BSSS x Lancaster.

5.1.2 Srednje vrednosti visine biljke hibrida i linija kukuruza

Analizom varijanse (ANOVA) utvrđena je statistička značajnost uticaja tretmana tri faktora i njihovih interakcija na posmatranu osobinu, visinu biljke (tabela 12.). Uticaj interakcije godine i lokacije je izostao kod linija, dok trostruka interakcija sva tri faktora nije imala uticaja na variranje visine kod ispitivanih hibrida.

Tabela 12. Značajnost uticaja faktora na variranje visine biljke (cm) hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	**	**
Godina x Lokacija	2	**	ns
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	**
Lokacija x Genotip	28	*	**
Godina x Lokacija x Genotip	28	ns	**

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

U tabeli 13. su prikazane srednje vrednosti visine biljke po godinama i lokacijama, kao i test najmanje značajne razlike koji je grupisao genotipove čije se visine statistički ne razlikuju ($p < 0,05$). Hibridi se porede samo s hibridima, a linije sa linijama. Primetne su znatno niže vrednosti visine biljke u sušnoj i nepovoljnoj 2012. godini u odnosu na prvu godinu ispitivanja, u proseku za 20-30 procenata.

Vrednosti visine biljke linija uključenih u dialelnu analizu su varirale prosečno između 150,69cm do 203,79cm. Linija ZPL5 se ističe najvećom visinom biljke na svim lokacijama u obe godine ispitivanja koja je varirala od 168.75cm u Pančevu 2012. godine, do 244.75cm u Bečeju u 2011. godini. S druge strane, ZPL3 se istakla

najmanjom visinom na svim lokacijama u 2012. godini i na lokaciji Pančevo u 2011. godini.

Tabela 13. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za visinu biljke kukuruza (cm)

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	160.60	179.88	175.13	143.38	149.23	161.25	161.58	D
ZPL2	160.13	166.50	188.18	145.25	144.35	162.00	161.07	D
ZPL3	167.25	161.53	181.75	125.88	127.50	140.25	150.69	E
ZPL4	178.25	173.00	188.73	140.38	157.00	167.13	167.41	C
ZPL5	218.50	218.88	244.75	182.13	168.75	189.75	203.79	A
ZPL6	180.13	200.15	203.90	148.63	162.40	169.88	177.51	B
							LSD 2,724	
ZPL 1 X ZPL 2	241.75	273.25	289.13	184.63	225.18	230.38	240.72	DE
ZPL 1 X ZPL 3	243.13	267.80	278.50	192.25	223.38	220.50	237.59	E
ZPL 1 X ZPL 4	236.38	273.05	274.38	193.18	229.55	222.90	238.24	DE
ZPL 1 X ZPL 5	246.40	287.50	296.50	212.25	238.45	234.85	252.66	B
ZPL 1 X ZPL 6	241.29	277.50	289.50	194.88	225.50	219.93	241.43	D
ZPL 2 X ZPL 3	201.13	216.45	228.38	160.13	171.53	178.23	192.64	I
ZPL 2 X ZPL 4	223.13	246.38	268.65	182.63	200.90	202.53	220.70	G
ZPL 2 X ZPL 5	276.88	286.46	309.80	230.80	241.88	239.00	264.13	A
ZPL 2 X ZPL 6	250.50	286.94	295.75	214.25	230.50	223.03	250.16	BC
ZPL 3 X ZPL 4	211.50	232.23	251.25	171.88	190.38	193.53	208.46	H
ZPL 3 X ZPL 5	259.38	285.75	306.05	224.75	245.98	242.13	260.67	A
ZPL 3 X ZPL 6	256.63	283.00	291.29	197.25	229.80	233.38	248.56	C
ZPL 4 X ZPL 5	273.63	285.50	302.30	212.50	247.80	242.63	260.73	A
ZPL 4 X ZPL 6	243.88	273.63	285.43	194.25	225.63	221.35	240.69	DE
ZPL 5 X ZPL 6	236.63	257.38	281.65	197.19	211.43	212.50	232.79	F
							LSD 3,632	

Kombinacija ukrštanja ZPL2 x ZPL3 je ubedljivo imala najmanju visine biljke na svim lokacijama i u obe godine ispitivanja od 160.13 cm u Zemun Polju u 2012, do 228.38 cm u Bečeju u 2011. godini . Sledi je kombinacija ZPL3 x ZPL4 kao drugi najniži hibrid u ovom ispitivanju. Najveće vrednosti visine biljke su utvrđene u hibridima koji su kao komponentu imali liniju ZPL5: ZPL2 x ZPL5, ZPL3 x ZPL5 i ZPL4 x ZPL5. Kod pomenutih hibrida u Bečeju u 2011. godini su zabeležene maksimalne

visine biljke čije su se srednje vrednosti kretale od 302.3 do 309.8 cm. Ovi hibridi su jasno izdvojeni u odnosu na druge, a test najmanje značajne razlike ih svrstava u istu grupu, tako da među njima ne postoji statistički značajna razlika u pogledu visine biljke.

5.1.3 Srednje vrednosti visine gornjeg klipa hibrida i linija kukuruza

Uticaj sva faktora i njihovih interakcija na variranje osobine visina gornjeg klipa je prikazan u tabeli 14. Visoka statistička značajnost je utvrđena za sva tri faktora (godina, lokacija i genotip) i njihove interakcije prvog, odnosno drugog reda.

Tabela 14. Značajnost uticaja faktora na variranje visine gornjeg klipa (cm) hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljjanje	3	ns	*
Godina	1	**	**
Lokacija	2	**	**
Godina x Lokacija	2	**	**
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	**
Lokacija x Genotip	28	**	**
Godina x Lokacija x Genotip	28	**	*

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Srednje vrednosti visine gornjeg klipa su prikazane u tabeli 15.

Linija ZPL5 se jasno istakla kao roditeljska komponenta sa najvišim klipom na svim lokacijama i obe godine sa prosekom od 82.61 cm, dok ZPL3 (na četiri lokacije) i ZPL1 (na dve lokacije u 2011. godini) imaju najmanje vrednosti za ovu osobinu 60.76, odnosno 63.02 cm u proseku.

Tabela 15. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za visinu gornjeg klipa (cm)

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	67.03	68.75	61.90	59.95	54.75	65.75	63.02	C
ZPL2	72.00	78.38	78.60	57.88	60.75	64.88	68.75	B
ZPL3	68.38	63.13	68.75	52.93	52.25	59.13	60.76	D
ZPL4	68.88	70.00	72.65	54.50	58.00	63.55	64.60	C
ZPL5	87.38	91.63	95.15	70.93	70.88	79.70	82.61	A
ZPL6	70.63	77.88	75.48	55.48	61.43	68.63	68.25	B
LSD 1,613								
ZPL 1 X ZPL 2	113.38	115.88	124.13	81.25	104.51	100.75	106.65	C
ZPL 1 X ZPL 3	110.13	101.63	107.35	84.88	99.25	93.13	99.39	D
ZPL 1 X ZPL 4	105.75	107.00	111.75	81.75	97.10	90.05	98.90	D
ZPL 1 X ZPL 5	112.88	128.88	130.75	93.75	116.75	113.50	116.08	B
ZPL 1 X ZPL 6	111.63	121.50	123.83	87.63	102.75	99.68	107.83	C
ZPL 2 X ZPL 3	86.98	95.63	98.60	64.43	81.53	78.43	84.26	E
ZPL 2 X ZPL 4	98.25	106.53	118.48	78.75	90.13	86.00	96.35	D
ZPL 2 X ZPL 5	125.45	140.71	135.68	99.65	125.20	108.13	122.47	A
ZPL 2 X ZPL 6	114.00	120.88	132.28	89.13	105.45	94.80	109.42	C
ZPL 3 X ZPL 4	94.50	91.50	102.41	73.65	80.88	80.75	87.28	E
ZPL 3 X ZPL 5	118.80	122.55	127.60	95.75	120.43	107.88	115.50	B
ZPL 3 X ZPL 6	118.88	117.40	121.88	85.80	104.03	93.75	106.95	C
ZPL 4 X ZPL 5	123.25	126.88	130.10	92.75	112.93	106.13	115.34	B
ZPL 4 X ZPL 6	109.13	108.50	118.73	80.38	97.00	90.38	100.68	D
ZPL 5 X ZPL 6	99.50	113.55	107.41	76.88	99.45	92.00	98.13	D
LSD 4,444								

Kad je reč o hibridima, najniži klip je utvrđen kod kombinacije ZPL2 x ZPL3, na svim lokacijama u obe godine u proseku 84.26 cm, osim u lokaciji Pančevo 2011. i 2012. godine gde se istakao hibrid ZPL3 x ZPL4 (91.50, odnosno 80.88 cm). Hibrid ZPL2 x ZPL5 ima najviše postavljen klip na svim lokacijama osim u Bečeju 2012. godine u proseku 122.47 cm. I ostale hibridne kombinacije koje uključuju liniju ZPL5

(ZPL3 x ZPL5 i ZPL4 x ZPL5) se ističu po izraženoj visini gornjeg klipa. Ovi podaci su izdvojili iste genotipove za visinu klipa kao i za visinu biljku što jasno ukazuju na visoku koreliranost između te dve osobina . Test najmanje značajne razlike je ispitivane hibride razvrstao u pet grupa (A, B, C, D i E) prema vrednostima visine klipa, pri čemu se smatra da između onih hibrida koji pripadaju istoj grupi ne postoji statistički značajna razlika za ovu ispitivanu osobinu.

5.1.4 Srednje vrednosti ukupnog broja listova hibrida i linija kukuruza

U tabeli 16. se može utvrditi da godine, lokacije i genotip izazivaju vrlo značajno variranje osobine ukupan broj listova kako kod hibrida, tako i kod ispitivanih linija. Interakcije koje su uključivale faktor: genotip bile značajne na nivou $p < 0,05$.

Tabela 16. Značajnost uticaja faktora na variranje ukupnog broja listova hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljjanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	**	**
Godina x Lokacija	2	**	**
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	*
Lokacija x Genotip	28	*	*
Godina x Lokacija x Genotip	28	*	*

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Srednje vrednosti osobine: ukupan broj listova, kako po lokaciji, tako i po godinama su prikazana u tabeli 17. Na po dve lokacije u svakoj godini ispitivanja (Pančevo i Bečej u 2011. i Zemun Polje i Bečej u 2012. godini) linija ZPL5 se izdvojila po najvišim vrednostima za posmatranu osobinu u proseku 13.49. S druge strane linija ZPL1 je dosledno svake godine i na svakoj lokaciji imala najmanji broj listova u proseku 11.06. a najmanje u Pančevu 2012. godine, 10.58.

Tabela 17. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za ukupan broj listova

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	12.45	10.60	10.93	11.08	10.58	10.75	11.06	E
ZPL2	13.53	13.03	13.40	12.93	12.93	12.90	13.12	B
ZPL3	13.13	12.10	12.00	11.85	11.38	11.95	12.07	D
ZPL4	14.58	12.78	12.90	12.90	12.90	12.55	13.10	B
ZPL5	14.43	13.58	13.55	13.88	12.58	12.93	13.49	A
ZPL6	14.15	12.75	12.73	12.15	12.05	11.70	12.59	C
							LSD 1,613	
ZPL 1 X ZPL 2	14.70	13.25	13.88	12.95	13.42	12.55	13.46	G
ZPL 1 X ZPL 3	14.40	13.00	13.63	12.90	13.40	12.58	13.32	GH
ZPL 1 X ZPL 4	14.38	13.58	13.78	12.95	13.20	12.70	13.43	G
ZPL 1 X ZPL 5	14.43	13.55	14.63	13.60	13.55	13.05	13.80	F
ZPL 1 X ZPL 6	14.45	13.65	14.00	13.83	13.63	12.98	13.75	F
ZPL 2 X ZPL 3	13.65	12.85	12.93	12.55	13.53	13.43	13.15	H
ZPL 2 X ZPL 4	15.23	13.78	14.25	14.58	14.13	13.93	14.31	DE
ZPL 2 X ZPL 5	15.60	14.48	15.23	14.35	15.05	14.10	14.80	AB
ZPL 2 X ZPL 6	14.83	14.23	14.58	13.63	14.20	13.85	14.22	E
ZPL 3 X ZPL 4	14.43	13.35	14.38	13.58	13.33	13.65	13.78	F
ZPL 3 X ZPL 5	15.10	14.33	15.10	14.75	14.78	13.78	14.64	BC
ZPL 3 X ZPL 6	15.23	14.48	14.73	14.05	14.30	14.25	14.50	CD
ZPL 4 X ZPL 5	16.20	14.93	14.98	14.05	15.23	14.58	14.99	AB
ZPL 4 X ZPL 6	14.93	13.50	14.45	14.05	13.93	13.83	14.11	E
ZPL 5 X ZPL 6	14.18	13.70	14.05	13.78	14.00	13.15	13.81	F
							LSD 0,243	

Posmatrajući srednje vrednosti ukupnog broja listova kod hibrida, primećuje se izdvajanje hibrida koji kao jednu od komponenata sadrže liniju ZPL5. Kombinacija ukrštanja ZPL4 x ZPL5 je imala najveći broj listova na svim lokacijama, osim u Bečeju

u 2011. i u Zemun Polje 2012. godine, prosečno 14.99. ZPL2 x ZPL5 takođe ima prosečno veći broj listova u odnosu na druge ispitivane hibride i on iznosi 14.80. Najmanji broj listova je imala hibridna kombinacija ZPL2 x ZPL3 na sve tri lokacije u prvoj godini ispitivanja i u Zemun Polju u 2012. godini, prosečno 13.15, a najmanje 12.55 u Zemun Polju 2012. godine. U Pančevu i Bečeju 2012. godine kao hibridi sa najmanjim brojem listova se ističu oni koji kao roditeljsku komponentu sadrže liniju ZPL1. Test najmanje značajne razlike svrstava hibrid ZPL1 x ZPL3 u isti grupu sa prethodno pomenutim ZPL2 x ZPL3.

5.1.5 Srednje vrednosti broja listova iznad gornjeg klipa hibrida i linija kukuruza

Godine, lokacije i genotipi su bili značajni za variranje osobine broj listova iznad gornjeg klipa sa izuzetkom lokacije koja nije imala uticaja na variranje ove osobine kod linija (tabela 18.). Za interakcije između faktora je takođe utvrđena statistička značajnost u variranju ispitivane osobine.

Tabela 18. Značajnost uticaja faktora na variranje broja listova iznad gornjeg klipa hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	**	ns
Godina x Lokacija	2	**	*
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	**
Lokacija x Genotip	28	*	*
Godina x Lokacija x Genotip	28	*	**

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Rezultati ispitivanja broja listova iznad klipa pokazuju izraženu usaglašenost sa rezultatima merenja ukupnog broja listova. Srednje vrednosti broja listova iznad gornjeg klipa za ispitivane genotipove se nalaze u tabeli 19.

Linija ZPL5 se i po ovoj osobini izdvaja kao prva rangirana među linijama na svim lokacijama i godinama, osim u Zemun Polju 2011. godine. Prosečan broj listova iznad klipa za ovu liniju je iznosio 5.71, a najviše 5.90 u Pančevu 2011. godine. S druge strane kao najlošije rangirana izdvojila se linija ZPL1, takođe na svim lokacijama osim u Zemun Polju 2011. godini sa prosečno 4.52 listova iznad klipa na svim lokacijama.

Tabela 19. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialektne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za broj listova iznad klipa

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	4.85	4.75	4.73	4.10	4.38	4.30	4.52	E
ZPL2	4.75	5.18	5.58	5.13	4.75	5.08	5.08	C
ZPL3	4.88	5.20	5.05	4.90	4.75	4.65	4.90	D
ZPL4	5.95	5.50	5.75	5.25	5.38	5.15	5.50	B
ZPL5	5.73	5.90	5.88	5.85	5.43	5.48	5.71	A
ZPL6	6.10	5.53	5.70	5.15	5.20	5.03	5.45	B
							LSD 0,119	
ZPL 1 X ZPL 2	5.63	5.53	5.50	4.73	5.27	4.78	5.24	F
ZPL 1 X ZPL 3	5.40	5.33	5.48	4.60	5.23	4.70	5.12	FG
ZPL 1 X ZPL 4	5.75	5.73	5.80	5.18	5.33	5.23	5.50	D
ZPL 1 X ZPL 5	5.60	5.65	5.83	5.18	5.55	5.10	5.48	D
ZPL 1 X ZPL 6	5.63	5.55	5.63	5.15	5.65	4.83	5.40	DE
ZPL 2 X ZPL 3	4.83	5.05	5.30	5.13	5.05	5.10	5.08	G
ZPL 2 X ZPL 4	5.45	5.53	5.65	5.45	5.38	5.30	5.46	D
ZPL 2 X ZPL 5	5.90	5.80	6.55	5.73	5.73	5.78	5.91	B
ZPL 2 X ZPL 6	5.73	5.93	5.95	5.53	5.50	5.38	5.67	C
ZPL 3 X ZPL 4	5.23	5.25	5.45	5.28	5.20	5.18	5.26	EF
ZPL 3 X ZPL 5	5.68	6.00	6.53	5.53	6.13	5.58	5.90	B
ZPL 3 X ZPL 6	5.98	6.05	6.18	5.60	5.90	5.73	5.90	B
ZPL 4 X ZPL 5	6.50	6.23	6.23	5.50	6.25	5.95	6.11	A
ZPL 4 X ZPL 6	5.90	5.80	6.00	5.73	5.68	5.81	5.82	BC
ZPL 5 X ZPL 6	5.90	5.63	6.05	5.45	5.73	5.50	5.71	C
							LSD 0,153	

ZPL4 x ZPL5 je hibridna kombinacija koja se istakla najvećim vrednostima za broj listova iznad gornjeg klipa prosečno 6.11. Ovaj hibrid je imao najviše vrednosti na dve lokacije u 2011. godini (Zemun Polje i Pančevo) i dve u 2012. godini (Pančevo i Bečej). Veći broj listova iznad gornjeg klipa su zabeležili hibridi ZPL2 x ZPL5 i ZPL4 x ZPL6, prosečno 5.91, odnosno 5.82. S druge strane hibrid ZPL2 x ZPL3 i ZPL1 x ZPL3 su testom najmanje značajne razlike grupisanu u grupu hibrida sa najmanjim brojem listova iznad gornjeg klipa. Ona je iznosila u proseku 5.08 za ZPL2 x ZPL3 i 5.12 za ZPL1 x ZPL3. Niže vrednosti ove osobine su zabeležene kod svih hibridnih kombinacija koje su kao jednu od roditeljskih komponenata sadržale liniju ZPL1.

5.1.6 Srednje vrednosti dužine klipa hibrida i linija kukuruza

Prikazani podaci u tabeli 20. prikazuju visoku značajnost faktora (godina, lokacija i genotip) i njihovih interakcija u eksperimentu na variranje osobine dužina klipa. Jedino trostruka interakcija godine, lokacije i genotipa nije bila značajna na variranje ispitivane osobine kod hibrida.

Tabela 20. Značajnost uticaja faktora na variranje dužine klipa (cm) hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	**	**
Godina x Lokacija	2	**	**
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	**	**
Lokacija x Genotip	28	*	**
Godina x Lokacija x Genotip	28	ns	*

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Rezultati prikazani u tabeli 21. pokazuju da su u proseku dužine klipa linija varirale od 10,84cm do 16,18cm. Linije su u pogledu ove osobine pokazale izraženu uniformnost kroz godine. Linije ZPL6 je imala najduži klip na svim lokacijama i u obe godine (osim u Pančevu 2011. godine) maksimalno 18.31 cm u Bečeju 2011. godine, a prosečno 16.18 cm. Kao linija sa dužim klipom u odnosu na ostale se istakla i ZPL5 prosečno 14.45 cm. Linija ZPL4 ima najkraći klip na svim lokacijama i u obe godine, svega 9.65 cm u Zemun Polju 2012. godine, a prosečno na vim lokacijama 10.84 cm.

Tabela 21. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za dužinu klipa (cm)

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	13.91	13.09	13.65	12.14	12.07	13.39	13.04	C
ZPL2	13.29	12.90	14.31	11.94	12.39	12.37	12.87	C
ZPL3	13.71	11.96	14.21	10.54	11.58	11.84	12.31	D
ZPL4	11.91	10.16	12.04	9.65	10.37	10.91	10.84	E
ZPL5	15.10	16.69	16.89	10.99	13.11	13.90	14.45	B
ZPL6	16.80	16.39	18.31	14.64	15.63	15.33	16.18	A
LSD 0,404								
ZPL 1 X ZPL 2	18.29	17.35	18.65	17.08	16.01	17.49	17.48	F
ZPL 1 X ZPL 3	18.50	17.76	19.96	17.78	17.84	18.00	18.31	E
ZPL 1 X ZPL 4	17.91	17.48	18.23	16.53	15.73	17.01	17.15	FG
ZPL 1 X ZPL 5	20.40	19.43	20.39	18.95	19.65	20.05	19.81	A
ZPL 1 X ZPL 6	18.55	19.11	20.64	20.24	19.78	19.40	19.62	AB
ZPL 2 X ZPL 3	14.06	13.37	14.73	11.05	11.46	12.65	12.89	I
ZPL 2 X ZPL 4	14.44	15.58	15.43	15.33	14.87	13.13	14.79	H
ZPL 2 X ZPL 5	19.99	19.06	20.60	18.64	18.27	17.86	19.07	BCD
ZPL 2 X ZPL 6	18.60	19.31	21.20	19.33	17.21	17.93	18.93	CDE
ZPL 3 X ZPL 4	13.84	14.05	14.36	12.84	11.86	11.58	13.09	I
ZPL 3 X ZPL 5	18.65	20.35	20.51	19.82	19.33	17.58	19.37	ABC
ZPL 3 X ZPL 6	18.50	18.86	21.06	17.73	18.05	19.15	18.89	CDE
ZPL 4 X ZPL 5	17.20	17.69	18.14	16.80	15.66	14.20	16.61	G
ZPL 4 X ZPL 6	17.73	18.11	19.49	16.60	16.50	16.13	17.42	F
ZPL 5 X ZPL 6	18.06	18.51	20.85	17.30	17.96	17.80	18.41	DE
LSD 0,665								

Hibride ZPL1 x ZPL6, ZPL1 x ZPL5 i ZPL3 x ZPL5 rezultati testa najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) svrstava u istu grupu označene slovom A u tabeli. Reč je o hibridima sa najvišim vrednostima dužine klipa koje su iznad 19cm (19.37 do 19.81 cm). Kao hibridne kombinacije sa najnižim vrednostima dužine klipa su se istakle ZPL2 x ZPL3 i ZPL3 x ZPL4 sa prosečnim vrednostima od 12,89cm, odnosno 13,09cm.

5.1.7 Srednje vrednosti broja redova zrna hibrida i linija kukuruza

Rezultati analize varijanse za osobinu broj redova zrna se nalaze u tabeli 22. Svi glavni faktori (godina, lokacija i genotip) su značajno uticali na variranje ove osobine osim lokacije za broj redova zrna kod linija. Godine i genotip su bili faktori koji uticali vrlo značajno ($p < 0,01$).

Tabela 22. Značajnost uticaja faktora na variranje broja redova zrna hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljjanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	*	ns
Godina x Lokacija	2	*	*
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	**
Lokacija x Genotip	28	*	**
Godina x Lokacija x Genotip	28	**	**

Srednje vrednosti broja redova zrna ispitivanih genotipova po lokacijama i godinama su prikazane u tabeli 23. Kao linije sa najvećim brojem redova zrna su se

istakle ZPL3 i ZPL4 između čijih prosečnih vrednosti nema statistički značajne razlike. Ona je uproseku iznosila 16.34, odnosno 16.47. Linija ZPL6 je imala najmanji broj redova zrna u obe godine ispitivanja, na svim lokacijama, osim u Bečeju 2012. godine, u proseku 11.99.

Tabela 23. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za broj redova zrna

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	12.90	13.58	13.31	13.60	12.72	13.10	13.20	C
ZPL2	15.50	15.48	15.55	14.31	14.63	14.30	14.96	B
ZPL3	17.31	17.15	17.02	15.18	15.92	15.45	16.34	A
ZPL4	16.48	17.38	17.50	15.82	15.90	15.74	16.47	A
ZPL5	13.70	14.15	13.35	12.97	11.60	11.88	12.94	D
ZPL6	12.25	12.25	12.05	11.88	11.58	11.93	11.99	E
LSD 0,173								
ZPL 1 X ZPL 2	15.50	16.20	16.21	16.30	15.90	16.35	16.08	B
ZPL 1 X ZPL 3	15.40	15.50	15.69	16.02	15.64	15.85	15.68	CD
ZPL 1 X ZPL 4	15.38	15.65	15.80	15.03	15.85	15.49	15.53	D
ZPL 1 X ZPL 5	14.70	15.25	14.40	15.25	15.03	14.55	14.86	E
ZPL 1 X ZPL 6	12.95	13.12	13.45	13.35	13.32	13.64	13.30	F
ZPL 2 X ZPL 3	16.40	17.05	16.15	13.80	16.11	15.26	15.80	BCD
ZPL 2 X ZPL 4	16.55	17.65	17.80	16.25	15.60	16.00	16.64	A
ZPL 2 X ZPL 5	15.80	16.35	15.70	15.93	15.58	15.85	15.87	BC
ZPL 2 X ZPL 6	15.10	15.15	14.30	14.75	14.60	14.85	14.79	E
ZPL 3 X ZPL 4	17.40	17.10	18.05	15.50	16.90	16.55	16.92	A
ZPL 3 X ZPL 5	15.70	16.25	16.20	15.91	15.55	16.15	15.96	BC
ZPL 3 X ZPL 6	14.95	15.15	14.35	15.40	14.62	14.75	14.87	E
ZPL 4 X ZPL 5	16.05	16.60	16.45	15.60	16.00	15.50	16.03	B
ZPL 4 X ZPL 6	14.30	15.20	15.25	15.00	14.35	14.70	14.80	E
ZPL 5 X ZPL 6	12.95	13.65	13.25	13.30	12.45	13.40	13.17	F
LSD 0,665								

Kombinacija ukrštanja linija sa najvećim brojem redova zrna (ZPL3 i ZPL4) su dale i hibrid sa najvišim vrednostima za ovu osobinu. Reč je o hibridu ZPL3 x ZPL4 koji je na dve lokacije u 2011. (Zemun Polje i Bečej) i dve u 2012. godini (Pančevo i Bečej) bio prvi za ovu osobinu, kao i u konačnom rangui sa prosekom od 16,92 redova

zrna. U istoj grupi sa ovim hibridom je svrstana i kombinacija ZPL2 x ZPL4 sa prosečno 16.64 redova zrna u klipu.

Hibrid ZPL5 x ZPL6 se istakao najmanjim brojem redova zrna na svim lokacijama i u obe godine ispitivanja, osim u Pančevu 2011. godine koji je iznosio 13.17. Nizak broj redova zrna je ostvario i ZPL1 x ZPL6 čija prosečna vrednost za ovu osobinu iznosi 13.30 i statistički se ne razlikuju od prethodno pomenutog ZPL5 x ZPL6 prema testu najmanje značajne razlike (LSD).

5.1.8 Srednje vrednosti broja zrna u redu kukuruza

Podaci u tabeli 24. ukazuju na značajan uticaj godina, lokacija i ispitivanih genotipa i njihovih interakcija na variranje osobine broj zrna u redu osim lokacije kod hibrida koja nije imala uticaj na variranje ove osobine

Tabela 24. Značajnost uticaja faktora na variranje broja zrna u redu hibrida i linija kukuruza u dialelnoj analizi prema rezultatima ANOVA

Izvor variranja	St. Sl.	Hibridi	Linije
Ponavljanje	3	ns	ns
Godina	1	**	**
Lokacija	2	ns	**
Godina x Lokacija	2	**	**
Genotip	14	**	**
Godina x Genotip	14	*	**
Lokacija x Genotip	28	*	*
Godina x Lokacija x Genotip	28	**	**

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Vrednosti prikazane u tabeli 25. ukazuju na visoku povezanost broja zrna u redu sa dužinom klipa pošto su iste linije najbolje i najlošije rangirane za obe osobine.

Linija ZPL6 je na svim lokacijama i u obe godine ispitivanja imala najveći broj zrna u redu. S druge strane kao linija ZPL4 ima najmanje vrednosti za ovu osobinu, takodje na svim lokacijama i u obe godine. Prosečna vrednost linije ZPL5 za ispitivanu osobinu je bila 29,28 zrna, nasuprot proseku od 15,88 zrna u redu koji je ostvarila ZPL4.

Tabela 25. Srednje vrednosti linija i hibrida iz dialelne analize i test najmanje značajne razlike ($p < 0,05$) za broj zrna u redu

GODINA	2011			2012			PROSEK	
	LOKALITET			LOKALITET				
GENOTIP	ZP	PA	BE	ZP	PA	BE		
ZPL1	26.73	20.95	24.77	19.95	19.57	20.35	22.05	C
ZPL2	23.65	22.95	25.50	14.50	18.49	18.52	20.60	D
ZPL3	26.08	21.30	23.03	15.07	17.92	18.15	20.26	D
ZPL4	19.08	15.45	18.15	12.22	13.86	16.50	15.88	E
ZPL5	25.80	30.08	32.28	20.42	15.16	19.60	23.89	B
ZPL6	33.35	32.10	35.96	20.51	25.12	28.63	29.28	A
LSD 0,940								
ZPL 1 X ZPL 2	36.58	34.50	33.81	30.35	29.45	30.83	32.59	F
ZPL 1 X ZPL 3	35.90	34.50	34.56	31.36	34.44	32.25	33.83	EF
ZPL 1 X ZPL 4	33.08	32.75	31.50	28.85	28.25	28.33	30.46	G
ZPL 1 X ZPL 5	39.45	37.35	40.23	33.43	40.42	36.25	37.85	C
ZPL 1 X ZPL 6	38.98	41.50	42.93	40.68	42.67	38.37	40.85	A
ZPL 2 X ZPL 3	26.58	25.29	25.80	16.75	17.93	21.54	22.31	I
ZPL 2 X ZPL 4	28.58	28.80	27.59	27.03	19.53	23.05	25.76	H
ZPL 2 X ZPL 5	38.88	36.30	39.78	34.55	34.38	31.83	35.95	D
ZPL 2 X ZPL 6	40.50	41.98	43.85	38.83	38.48	35.58	39.87	AB
ZPL 3 X ZPL 4	26.93	26.53	24.65	23.13	18.98	19.68	23.31	I
ZPL 3 X ZPL 5	35.73	36.78	38.91	34.55	36.48	31.98	35.73	D
ZPL 3 X ZPL 6	40.35	40.18	42.54	34.40	38.70	38.33	39.08	BC
ZPL 4 X ZPL 5	32.20	32.93	33.90	28.78	28.96	25.38	30.36	G
ZPL 4 X ZPL 6	35.83	37.73	39.68	33.23	33.10	30.10	34.94	DE
ZPL 5 X ZPL 6	39.95	37.78	43.03	35.85	36.18	36.68	38.24	C
LSD 1,569								

Kod hibrida, dva genotipa su se posebno istakla: ZPL2 x ZPL6 koji je bio prvorangirani na svim lokacijama u 2011. godini i ZPL1 x ZPL6 koji je najveću

vrednost broja zrna u redu ostvario na svim lokacijama u 2012. odnosno drugoj godini ispitivanja. Između pomenuta dva genotipa ne postoji statistička značajna razlika za vrednosti ispitivane osobine koje su iznosile 39.87 za ZPL2 x ZPL6, odnosno 40.85 za ZPL1 x ZPL6 . Hibridne kombinacije ZPL2 x ZPL3 i ZPL3 x ZPL4 se karakterišu najnižim brojem zrna u redu među posmatranim hibridima koji je varirao po lokacijama od 16.75 do 26.93, a prosečno je iznosio 22.31 za ZPL2 x ZPL3 i 23.31 zrna u redu za ZPL3 x ZPL4.

5.2 KOMBINACIONE SPOSOBNOSTI SAMOOPLODNIH LINIJA KUKURUZA

5.2.1 Analiza varijanse kombinacionih sposobnosti samooplodnih linija kukuruza

Rezultati analize varijanse kombinacionih sposobnosti samooplodnih linija uključenih u set dialelnih ukrštanja su prikazani u tabelama 26 i 27. U tabelama su prikazani i odnosi vrednosti za opštih (OKS) i posebnih kombinacionih sposobnosti (PKS) koje ukazuju na udeo aditivne, odnosno neaditivne komponente genetičke varijanse za ispitivanu osobinu. U obe godine ispitivanja su zabeležene visoko značajne vrednosti opštih i posebnih kombinacionih sposobnosti posmatranih linija za ispitivane osobine.

Tabela 26. Sredine kvadrata opštih (OKS) i posebnih (PKS) kombinacionih sposobnosti ispitivanih linija u 2011. godini izračunate u ANOVI

IZVOR	S.SL.	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
OKS	5	15.48**	960.02**	234.91**	1.15**	0.36**	12.05**	8.39**	98.47**
PKS	15	170.62**	2028.97**	533.74**	0.74**	0.09**	5.99**	0.26**	34.90**
GRESKA	60	4.2	2,77	2,63	0,01	0,01	0,08	0,02	0,33
OKS/PKS		0,09	0,47	0,44	1,55	4,00	2,01	32,27	2,82

Tabela 27. Sredine kvadrata opštih (OKS) i posebnih (PKS) kombinacionih sposobnosti ispitivanih linija u 2012. godini izračunate u ANOVI

IZVOR	S.SL.	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
OKS	5	11.02**	672.19**	197.38**	1.35**	0.44**	12.47**	4.42**	86.5**
PKS	15	77.98**	1189.88**	352.64**	0.78**	0.07**	8.03**	0.89**	60.29**
GRESKA	60	0.94	3.00	1.65	0.02	0.00	0.09	0.03	0.46
OKS/PKS		0,14	0,56	0,56	1,73	6,29	1,55	4,97	1,43

Odnosi OKS/PKS ispitivanih osobina su bili saglasni u obe godine i pored značajnih razlika u ekološkim uslovima koji su uticali na visoko variranje srednjih vrednosti ispitivanih osobina.

Ispitivanje je pokazalo visoko značajne vrednosti OKS i PKS za osobinu prinos zrna u obe godine ispitivanja. Zabeleženi odnos OKS i PKS u obe godine ukazuje na daleko preovladjujući uticaj neaditivne komponente genetičke varijanse u nasleđivanju ove osobine. Do istih zaključaka u svojim istraživanjima su došli i Amer (2005), Živanović (2005, 2010), Abdel-Moneam i sar. (2009), Srđić (2009), El-Badawy (2013), Kumar i Reddy (2013) i Čamdžija (2014). Sa druge strane pojedini istraživači poput Nass i sar. (2000), Hefney (2011), Gichuru i sar. (2011) i Pavlova (2013) su analizirajući kombinacione sposobnosti kukuruza za prinos zrna utvrdili odnos OKS/PKS blizak jedinici što sugeriše da aditivni i dominantni geni imaju podjednak uticaj u nasleđivanju ove osobine .

Analiza varijanse je dokazala visoku značajnost vrednosti kombinacionih sposobnosti za osobine: visina biljke i visina gornjeg klipa u obe godine ispitivanja. Ove dve osobine su zabeležile gotovo istovetne vrednosti odnosa OKS i PKS. Taj odnos je obe godine bio ispod 1 ukazujući time na veći uticaj gena sa neaditivnim efektom (dominacija i epistaza) u nasleđivanju ovih osobina. Ovakvi rezultati odnosa OKS/PKS za visinu biljke su u saglasnosti sa rezultatima Akbar i sar. (2008), Meseka i Ishaq (2012) S druge strane podjednaki značaj aditivne i neaditivne varijanse u svojim istraživanjima su utvrdili Kabdal i sar. (2003) i Čamdžija (2014). Pavlov (2013) je ispitujući dve grupe linija srednje rane i srednje kasne grupe zrenja, utvrdio preovlađujući uticaj aditivnih gena u determinisanju visine biljke za ranostasniji materijal, ali neaditivnih gena za linije u srednjekasnoj grupi zrenja. Rezultati koji prikazuju odnos OKS i PKS za visinu gornjeg klipa su saglasni sa rezultatima do kojih su došli došli Mahantesh (2006) i Čamdžija (2014) gde odnos OKS i PKS ukazuje na preovlađujući uticaj neaditivnih gena u determinaciji visine gornjeg klipa. S druge strane prema Gichuru i sar (2011), visina gornjeg klipa je pod kontrolom gena sa aditivnim delovanjem.

Značajne vrednosti OKS i PKS su utvrđene i za osobine: ukupan broj listova i broj listova iznad klipa. Odnos OKS/PKS za osobinu ukupan broj listova je nešto veći od jedinice što ukazuje na veći značaj aditivne komponente, dok je taj odnos za osobinu broj listova iznad klipa znatno viši od jedinice u obe godine ispitivanja što jasno pokazuje da su geni sa aditivnim efektom najvećim delom odgovorni za nasleđivanje ove osobine. Mufti i sar. (2002), Abas i sar. (2007) i Pavlov (2013) su u svojim istraživanjama takođe utvrdili preovlađujući uticaj neaditivne varijanse u nasleđivanju ukupnog broja listova.

Osobine klipa: dužina klipa, broj redova zrna i broj zrna u redu su imali značajne vrednosti kako opštih tako i posebnih kombinacionih sposobnosti tokom obe godine ispitivanja. Zajedničko za ove tri osobine jeste i odnos OKS i PKS koji nedvosmileno ukazuje na preovlađujući uticaj aditivnih gena u nasleđivanju ovih osobina, naročito za broj redova zrna.

Saglasne rezultate za odnos OKS i PKS za dužinu klipa su u svojim istraživanjima dobili Srdić (2005) i Pavlov (2013). S druge strane, prema Pekiću (2001), Živanović i sar. (2006), Abdel-Moneam i sar. (2009), Kumar i Reddy (2013) i Čamdžiji (2014) dužina klipa je pod kontrolom neaditivnih gena.

Odnos OKS/PKS za broj redova zrna kukuruza je imao ubedljivo najviše vrednosti koja je u 2011. godini iznosila čak 32.97, dok je u 2012. vrednost OKS bila gotovo pet puta viša od vrednosti PKS za posmatranu osobinu. Takav rezultat jasno upućuje na preovlađujući uticaj aditivne varijanse dok su s druge strane izraženiji uticaj neaditivne varijanse za broj redova zrna su svojim istraživanjima potvrdili i Srdić (2005), El-Badawy (2013), Pavlov (2013) i Čamdžija (2014). Do količnika OKS i PKS vrednosti iznad jedinice koji sugeriše da je ova osobina ipak pod kontrolom aditivnih gena su u svojim istraživanjima došli i Abuali i sar. (2012) i Pavlov (2013).

Odnos OKS/PKS za broj zrna u redu u obe godine istraživanja je bio iznad jedinice ukazujući na preimućstvo aditivne varijanse u ukupnoj genetičkoj varijanse za ovu osobinu. Ovakav rezultat je u saglasnosti sa istraživanjem Pavlova (2013). S

druge strane, pojedini istraživači su dobili i suprotne rezultate, tj. preovlađujući uticaj neaditivne varijanse Muftić i sar. (2002) i Čamdžija (2014).

5.2.2 Ocena opštih kombinacionih sposobnosti (OKS) samooplodnih linija kukuruza

Opšte kombinacione sposobnosti (OKS) su važan biometrijski parametar kojim se može predvideti doprinos ispitivane linije u potomstvu nastalom ukrštanjem sa drugim linijama. Na taj način je, odabirom linije sa visokim i pozitivnim vrednostima OKS za željenu osobinu moguće uticati na dobijanje superiornog potomstva.

Vrednosti opštih kombinacionih sposobnosti (OKS) ispitivanih šest samooplodnih linija za osam osobina u 2011. i 2012. godinu su prikazane u tabelama 28 i 29.

Tabela 28. Vrednosti opštih kombinacionih sposobnosti (OKS) ispitivanih linija u 2011. godini

Genotip	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
ZPL 1	0.256	-1.791*	-1.714*	-0.607**	-0.240**	0.334*	-0.703**	0.373
ZPL 2	-0.393**	-6.922**	0.911	0.063	-0.129**	-0.635**	0.555**	-1.401**
ZPL 3	-0.870**	-10.697**	-6.128**	-0.243**	-0.184**	-0.796**	0.944**	-2.057**
ZPL 4	-0.203	-5.376**	-3.629**	0.199**	0.103*	-1.626**	1.094**	-4.557**
ZPL 5	0.302*	19.408**	9.557**	0.489**	0.277**	1.239**	-0.416**	2.202**
ZPL 6	0.909**	5.378**	1.004	0.100	0.172**	1.486**	-1.476**	5.440**
0.01	0.352	2.215	2.155	0.147	0.112	0.368	0.170	0.760
0.05	0.265	1.666	1.62	0.110	0.084	0.276	0.128	0.571

Tabela 29. Vrednosti opštih kombinacionih sposobnosti (OKS) ispitivanih linija u 2012. godini

Genotip	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
ZPL 1	0.481**	0.861	1.006	-0.712**	-0.376**	0.865**	-0.184	1.730**
ZPL 2	-0.742**	-4.850**	-1.181	0.189**	-0.056	-0.618**	0.362**	-2.104**
ZPL 3	0.152*	-11.369**	-4.599**	-0.167**	-0.106**	-0.889**	0.672**	-1.849**
ZPL 4	-0.576**	-2.998**	-3.866**	0.216**	0.122**	-1.701**	0.776**	-4.108**
ZPL 5	0.289**	15.855**	9.195**	0.472**	0.296**	0.829**	-0.481**	1.392**
ZPL 6	0.395**	2.502**	-0.556	0.001	0.12	1.514**	-1.146**	4.940**
0.01	0.167	2.303	1.708	0.165	0.083	0.394	0.248	0.903
0.05	0.125	1.732	1.284	0.124	0.062	0.296	0.186	0.679

Prinos zrna je najvažnija i najkompleksnija agronomska osobina kukuruza koja predstavlja i krajnji, iako ne i jedini cilj većine programa selekcije (Duvick, 2005). Zbog toga je determinisanje linija sa visokim pozitivnim vrednostima OKS za ovu osobinu i njihovo uključivanje u selekzione programe važna etapa u radu svakog selekcionera.

Četiri linije su u 2011. godini pokazale statistički značajne vrednosti OKS za prinos zrna. Dve linije (ZPL2 i ZPL3) su imale negativne vrednosti, dok su dve (ZPL5 i ZPL6) imale pozitivne vrednosti OKS za tu ispitivanu osobinu. U stresnijoj i nepovoljnijoj 2012. godini, visoko značajne vrednosti OKS za prinos zrna su utvrđene kod svih ispitivanih linija. Jedino su linije ZPL2 i ZPL4 imale negativnu vrednost OKS za prinos zrna te godine, a linija ZPL3 koje je 2011. godine imale negativnu vrednost OKS, u 2012. je imale pozitivnu vrednost tog parametra za prinos zrna. Kao najbolji kombinatori za prinos prosečno u obe godine se ističu ZPL6 i ZPL5 koje su i roditeljske komponente najprinosnijih hibridnih kombinacija ZPL4 x ZPL6, ZPL1 x ZPL5 i ZPL2 x ZPL6. S druge strane linije ZPL1 se istakla kao najbolji opšti kombinator za prinos u sušnoj i nepovoljnoj 2012. godini iako su njene vrednosti OKS za prinos u

2011. bile bez značajnosti što ukazuje da je ova linija nosilac gena za tolerantnost na sušu i kao takva predstavlja vrlo dragoceni materijal za programe oplemenjivanja.

Visina biljke i naročito visina gornjeg klipa su agronomske osobine kod kojih se teži dobijanju nižih vrednosti u potomstvu u savremenom oplemenjivanju kukuruza (Duvick i sar., 2004, 2005). U tom smislu kao povoljni kombinatori za ove osobine se smatraju one linije sa značajnim negativnim OKS vrednostima.

Sve ispitivane linije su imale statistički značajne vrednosti OKS za visinu biljke u obe godine ispitivanja, osim linije ZPL1 2012. godine. Vrednosti OKS za visinu biljke su manje varirale po godinama u poređenju sa vrednostima OKS za prinos zrna. Može se primetiti da su sve linije BSSS heterotične osnove (ZPL2, ZPL3 i ZPL4) imale negativne vrednosti OKS za visinu biljke u obe godine, dok su Lancaster linije ZPL5 i ZPL6 imale značajne pozitivne vrednosti OKS. Naročito se istakla linija ZPL5 kao genotip koji u potomstvo prenosi izraženu visinu biljke što je, kao što je već pomenuto negativna karakteristike selekcionog materijala u oplemenjivanju. Primetno je da su linije prepoznate kao najbolji opšti kombinatori za prinos zrna ujedno i pozitivni kombinatori za visinu biljke. Do sličnog zaključka je u svojim istraživanjima došao i Čamdžija (2014).

Vrednosti i predznak OKS za visinu klipa pokazuju izraženu usaglašenost sa vrednostima OKS za visinu biljke što je u saglasnosti brojnih autora koji su ispitivali koreliranost te dve osobine (Bello i sar, 2010; Pavlov i sar., 2012; Čamdžija, 2014). Četiri linije kukuruza u 2011. (ZPL1, ZPL3, ZPL4 i ZPL5), a tri linije u 2012. godini (ZPL3, ZPL4 i ZPL5) su imale statistički značajne vrednosti OKS. Negativni kombinatori koji u potomstvo prenose gene čiji efekat pozicionira klip niže su ZPL3 I ZPL4. Kao izražen pozitivni kombinator za ovu osobinu, opet se ističe linija ZPL5. Iako je reč o nepoželjnoj osobini, treba naglasiti da je ta linija i dobar opšti kombinator za prinos zrna te je ne bi trebalo diskvalifikovati iz programa selekcije. Ovakav stav dele i Živanović i sar. (2010) i Čamdžija (2014) koji naglašavaju da linije sa značajno pozitivnim OKS vrednostima za prinos zrna treba zadržati iako su nosioci nepoželjnih

gena za neku drugu agronomsku osobinu, jer u ukrštanju sa drugom linijom mogu dati potomstvo u kojem nepoželjna osobina neće biti naglašena. S druge strane ističe se linija ZPL6 kao odličan opšti kombinator za zrno, a sa statistički neznačajnim vrednostima OKS za visinu gonjeg klipa.

Ukupan broj listova, a posebno broj listova iznad klipa su u pozitivnoj korelaciji sa prinosom i komponentama prinosa kukuruza (Jalilian i Delkhosh, 2014), te su ove osobine veoma poželjne u selekcionom materijalu. Za ukupan broj listova, značajne vrednosti OKS u obe godine su imale četiri linije: ZPL1 i ZPL3 sa negativnom vrednošću OKS, nasuprot linijama ZPL4 i ZPL5 sa pozitivnim. Vrednosti OKS su pokazale malo variranje u dve godine posmatranje.

Pomenute linije, nosioci gena za veći broj listova u potomstvu su takođe i pozitivni kombinatori za najvažniju osobinu, prinos zrna što potvrđuje ranije navedenu koreliranost te dve osobine. Ipak uočava se da je linija ZPL1 koja je negativan kombinator za ukupan broj listova, u sušnoj i nepovoljnoj 2012. godini imala visoko značajno pozitivnu vrednost OKS za prinos zrna. To se može objasniti time da je zbog manjeg broja listova i time lisne površine, potomstvo ZPL1 linije bilo tolerantnije na sušu usled manjeg obima transpiracije.

Vrednosti OKS za broj listova iznad gornjeg klipa su bile usaglašene sa OKS za ukupan broj listova po predznaku. Negativne i značajne vrednosti za broj listova iznad klipa su imale linije ZPL1, ZPL2 i ZPL3. Kao i za ukupan broj listova, ZPL5 se pokazao kao najbolji opšti kombinator i za broj listova iznad gornjeg klipa.

Dužina klipa, broj redova zrna i broj zrna u redu su važne komponente prinosa kukuruza i predstavljaju poželjne osobine u selekciji kukuruza te su program oplemenjivanja usmereni u cilju dobijanja linija koje će potomstvu prenositi visoke vrednosti komponenti prinosa. Pozitivnu koreliranost dužine klipa kukuruza i broja zrna u redu sa prinosom zrna su u svojim istraživanjima utvrdili Rafiq i sar. (2010), Zarei i sar (2010) Pavlov i sar. (2012) i Ghimire i Timsina (2015).

Ispitivanjem vrednosti OKS za dužinu klipa, linije se mogu podeliti na kombinatore sa negativnim vrednostima OKS: ZPL2, ZPL3 i ZPL4, i linije koje sa pozitivnim vrednostima: ZPL1, ZPL5 i ZPL6. Rezultati istraživanja su u obe godine ukazali na statistički značajne vrednosti OKS za ovu osobinu kod svih ispitivanih linija. Visokim pozitivnim vrednostima OKS za dužinu se posebno ističe linija ZPL6 kao donor poželjnih alela za ovu osobinu što je u skladu sa time što je pomenuta linija i najbolji opšti kombinator za prinos zrna.

Linije koje su pokazale negativne vrednosti OKS za dužinu klipa su se pokazali kao donori poželjnih alela za broj redova zrna, te je nasleđivanje ove dve osobine obrnuto korelirano. ZPL2, ZPL3 i ZPL4 se ističu pozitivnim i značajnim vrednostima OKS za ovu osobinu. Suprotno njima, ZPL6 ima najveću negativnu vrednost OKS za broj redova zrna.

Činjenica da je linija ZPL6 najbolji opšti kombinator za prinos i pored toga što je najlošiji kombinator za broj redova zrna je u saglasnosti sa rezultatima istraživanja do kojih su došli Boćanski i sar. (2009), Zarei i sar (2010) i Čamdžija (2014) koji su utvrdili slabu koreliranost prinosa zrna i broja redova zrna u hibridima.

Vrednosti OKS za broj zrna u redu, očekivano imaju isti predznak i visoku koreliranost sa vrednostima OKS za dužinu klipa. Naročito se ističu linije ZPL5 i ZPL6 kao pozitivni opšti kombinatori za ovu osobinu. ZPL4 u obe godine ima najveću negativnu vrednost te u potomstvo prenosi alele odgovorne za manji broj zrna u redu. Linija ZPL1 u 2011. godini nije imala statistički značajnu vrednost OKS za broj zrna u redu ali se u sušnoj 2012. godini ističe visokoznačajnim i pozitivnim vrednostima OKS za tu osobinu što je još jedan pokazatelj dobrih performansi hibrida u kojima učestvuje ova linija u nepovoljnim uslovima suše i visokih temperatura.

5.2.3 Ocena posebnih kombinacionih sposobnosti (PKS) kombinacija dialelnih ukrštanja kukuruza

Rezultati ispitivanja posebnih kombinacionih sposobnosti (PKS) u 2011. godini su prikazani u tabeli 30 i 31. Visoko značajne vrednosti PKS za većinu ispitivanih osobina i hibridnih kombinaciju su očekivane imajući u vidu da material istraživanja čine elitne linije različitih heterotičnih grupa

Tabela 30. Posebne kombinacione sposobnosti ispitivanih hibrida iz dialelnog seta u 2011. godini

GENOTIP	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
ZPL 1 X ZPL 2	2.003**	34.361**	15.6**	0.591**	0.278**	1.379**	0.801**	3.295**
ZPL 1 X ZPL 3	2.005**	33.241**	11.211**	0.630**	0.184	2.185**	-0.025	3.973**
ZPL 1 X ZPL 4	1.590**	26.042**	10.515**	0.422**	0.256*	2.139**	-0.101	3.931**
ZPL 1 X ZPL 5	2.540**	16.789**	13.328**	0.423**	0.017	1.480**	0.584**	3.737**
ZPL 1 X ZPL 6	1.634**	23.451**	16.699**	0.644**	0.030	1.093**	0.037	3.658**
ZPL 2 X ZPL 3	-1.407**	-9.459**	-4.044*	-0.574**	-0.265*	-1.539**	-0.284	-3.348**
ZPL 2 X ZPL 4	0.394	15.956**	7.473**	0.258	-0.070	0.566	0.368*	1.585*
ZPL 2 X ZPL 5	2.896**	36.164**	20.482**	0.652**	0.296**	2.259**	0.493**	4.818**
ZPL 2 X ZPL 6	3.03**	36.879**	17.474**	0.483**	0.186	1.834**	0.456**	5.373**
ZPL 3 X ZPL 4	0.158	5.338*	2.901	0.195	-0.249*	-0.516	0.162	-0.297
ZPL 3 X ZPL 5	3.205**	32.624**	16.56**	0.701**	0.334**	2.372**	0.205	4.294**
ZPL 3 X ZPL 6	2.299**	39.899**	21.513**	1.057**	0.439**	1.763**	0.032	4.943**
ZPL 4 X ZPL 5	2.194**	30.718**	17.819**	0.783**	0.299**	1.042**	0.369*	2.667**
ZPL 4 X ZPL 6	3.145**	25.248**	11.747**	0.097	-0.013	1.565**	-0.018	4.161**
ZPL 5 X ZPL 6	-1.718**	-8.628**	-6.739**	-0.510**	-0.227*	-0.607	-0.141	-0.088
0,01	0.862	5,427	5.278	0.360	0.275	0.901	0.416	1.860
0,05	0.648	4,08	3.969	0.270	0.207	0.677	0.313	1.399

Tabela 31. Posebne kombinacije sposobnosti ispitivanih hibrida iz dialelnog seta u 2012. Godini

GENOTIP	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
ZPL 1 X ZPL 2	0.805**	20.489**	10.753**	0.201	0.067	1.092**	1.205**	2.912**
ZPL 1 X ZPL 3	1.243**	25.655**	11.083**	0.543**	0.035	2.38**	0.547*	5.129**
ZPL 1 X ZPL 4	1.483**	20.449**	7.567**	0.152	0.209**	1.738**	0.061	3.186**
ZPL 1 X ZPL 5	1.711**	14.904**	12.872**	0.346*	0.068	2.325**	0.811**	5.388**
ZPL 1 X ZPL 6	1.397**	13.174**	11.305**	0.892**	0.177*	1.907**	-0.035	6.230**
ZPL 2 X ZPL 3	-1.373**	-10.841*	-4.355**	-0.151	-0.035	-2.143**	-0.806**	-4.904**
ZPL 2 X ZPL 4	0.349*	6.305**	5.077**	0.508**	0.022	0.905*	0.01	0.825
ZPL 2 X ZPL 5	1.777**	29.325**	18.052**	0.547**	0.213**	2.523**	1.102**	6.632**
ZPL 2 X ZPL 6	2.366**	28.046**	13.268**	0.405**	0.117	1.735**	0.717**	7.119**
ZPL 3 X ZPL 4	-0.920**	2.729	1.96	0.172	-0.088	-1.006**	0.05	0.127
ZPL 3 X ZPL 5	2.410**	36.237**	18.492**	0.833**	0.263**	3.446**	0.878**	7.120**
ZPL 3 X ZPL 6	1.426**	32.114**	14.75**	1.072**	0.442**	2.166**	0.594*	6.381**
ZPL 4 X ZPL 5	1.523**	24.555**	13.676**	0.635**	0.195*	0.907*	0.701**	2.746**
ZPL 4 X ZPL 6	1.911**	18.091**	8.745**	0.423**	0.209**	1.074**	0.253	3.638**
ZPL 5 X ZPL 6	-0.751**	-8.227**	-4.123*	-0.128	-0.145	-0.179	-0.124	2.230**
0,01	0.408	5.641	4.184	0.404	0.203	0.966	0.608	2.211
0,05	0.307	4.241	3.146	0.304	0.152	0.726	0.457	1.663

Ocene posebnih kombinacionih sposobnosti (PKS) za prinos zrna su bile statistički značajne za sve hibridne kombinacije u obe godine ispitivanja osim u slučaju ZPL2 x ZPL4 i ZPL3 x ZPL4 u 2011. godini. Vrednosti PKS za osobinu prinos zrna je bila pozitivna za sve kombinacije ukrštanja osim za ZPL2 x ZPL5 i ZPL5 x ZPL6 u obe i za ZPL3 x ZPL4 u prvoj godini ispitivanja. Najveće vrednosti PKS za posmatranu osobine su uočene kod kombinacija ZPL2 x ZPL6 ,ZPL3 x ZPL5 i ZPL4 x ZPL6 3.03 , 3.25 i 3.145 u 2011. godini, odnosno 2.366, 2.410 i 1.911 u 2012. godini. Samooplodne linije ZPL5 i ZPL6 su izdvojene kao odlični opšti kombinatori za prinos

zrna ali je primetno je da su linije ZPL2 i ZPL4 loši opšti kombinatori za ovu prinos sa negativnim i statistički značajnim vrednostima OKS. Ovo opažanje navodi na isti zaključak do kog su došli mnogi istraživači (Borojević, 1981; Atanaw i sar., 2003; Pavlov, 2013; Čamdžija, 2014) da se visoke vrednosti PKS za ispitivanu osobinu mogu dobiti u ukrštanjima u kojima učestvuje jedna linija sa pozitivnim i druga sa negativnim vrednostima OKS za tu osobinu. Uzimajući u obzir saznanje o heterotičnom poreklu linija koje međusobno daju visoke vrednosti PKS za prinos uočava se učestalost kombinacije BSSS x Lancaster.

S druge strane PKS vrednosti za prinos zrna za hibridnu kombinaciju ZPL5 x ZPL6 ukazuje na to da se ukrštanjem dve linije sa pozitivnim vrednostima OKS za jednu osobinu, ne dobija nužno i pozitivna vrednost PKS za istu osobinu. Isti zaključak u svojim istraživanjima je izneo i Pavlov (2013). Ubedljivo najlošija hibridna kombinacija je bila ZPL2 x ZPL3 koja imala negativne i visoko značajne vrednosti PKS za prinos zrna u obe godine ispitivanja (-1.407 u 2011. i -1.373 u 2012. godini). Ovakav rezultat je u saglasnosti sa saznanjima o poreklu I srodnosti te dve samooplodne linije koji ukazuje na njihovu srodnost. Vrednosti PKS za prinos zrna bez statističke značajnosti su zabeležene jedino kod genotipova ZPL2 x ZPL4 i ZPL3 x ZPL4.

Kod svih kombinacije ukrštanja za osobinu visina biljke su ustanovljene visoko značajne vrednosti PKS osim u slučaju ZPL3 x ZPL4 u 2011. godini. Po visoko značajnim i pozitivnim vrednostima PKS za visinu biljke se ističu hibridi ZPL1 x ZPL2, ZPL2 x ZPL5, ZPL2 x ZPL6 i ZPL3 x ZPL6 i time još jednom dokazuju da se kombinovanjem jednog roditelja sa dobrim i drugog sa lošim vrednostima OKS za neku osobinu, dobija potomstvo sa visokom vrednosti PKS za posmatranu osobinu.

Kombinacije ZPL2 x ZPL3 i ZPL5 x ZPL6 su jedine imale negativne vrednosti PKS za ovu ispitivanu osobinu. U oba slučaja reč je o kombinacijama dve srodne linije pri čemu su ZPL2 i ZPL3 najlošiji opšti kombinatori za visinu biljke, dok su nasuprot njima ZPL5 i ZPL6 linije sa najvišim pozitivnim vrednostima OKS za visinu biljke.

Negativne vrednosti PKS za visinu biljke pri ukrštanju linija sa značajnim OKS vrednostima istog predznaka je u svojim istraživanjima dobio i Čamdžija (2014). Ovakav pristup u praksi bi se mogao primeniti pri odabiru roditeljskih parova u cilju dobijanja nižeg potomstva što je trend u oplemenjivanju kukuruza danas.

Vrednosti PKS za visinu gornjeg klipa pokazuju slične pravilnosti kao u slučaju visine biljke. Statistički značajne vrednosti PKS su zabeležene kod većin ehibrida u obe godine ispitivanja. U 2011. godini su hibridne kombinacije sa najvišim vrednostima PKS bile ZPL2 x ZPL5 i ZPL3 x ZPL6 i iznosile su 20.482 i 21.513, a u 2012. godini ZPL2 x ZPL5 i ZPL3 x ZPL5 (18.052 odnosno 18.492). U ispitivanju opštih kombinacionih sposobnosti ZPL5 se istakao kao pozitivni kombinator koji ovu osobinu prenose u potomstvo. Istovetno kao za visinu biljke i u slučaju visine klipa kombinacije ZPL2 x ZPL3 i ZPL5 x ZPL6 su jedine imale negativne vrednosti PKS.

Od ukupno petnaest ispitivanih hibridnih kombinacija, njih dvanaest u 2011. i deset u 2012. godini su imale statistički značajne vrednosti PKS za ukupan broj listova. Kombinacija ZPL3 x ZPL6 je u obe godine ispitivanja imala najviše vrednosti PKS za ovu osobinu čija je vrednost u 2011. godini bila 1.057, a u 2012. godini 1.072. Reč je o kombinaciji samooplodne linije ZPL3 sa statistički značajnim negativnim vrednostima OKS za ispitivanu osobinu i ZPL6 čije vrednosti OKS nisu prešle statističku značajnost ni u jednoj godini ispitivanja. Isto tako, treba pomenuti i kombinaciju ZPL1 x ZPL3 koja u obe godine ima pozitivne i značajne vrednosti PKS za ukupan broj listova iako su obe linije negativni opšti kombinatori za ovu osobinu. Ovo ukazuje na nemogućnost predviđanja PKS za ukupan broj listova na osnovu vrednosti OKS roditelja. Hibridne kombinacije ZPL2 x ZPL3 i ZPL 5 x ZPL6 su i za ovu osobinu imale jedine negativne vrednosti PKS, iako PKS za ukupan broj listova kombinacije ZPL5 x ZPL6 u 2012. nije prešla prag statističke značajnosti.

U slučaju broja listova iznad gornjeg klipa statistički značajne vrednosti PKS su ustanovljene kod devet hibrida u 2011. i sedam u 2012. godini. Rezultati su bili u korelaciji sa vrednostima PKS za ukupan broj listova, pa tako ZPL3 x ZPL5 i ZPL3 x

ZPL6 imaju najviše vrednosti PKS za ovu osobinu. Statistički značajne i negativne vrednosti PKS za broj listova iznad klipa osim kod hibridnih kombinacija ZPL2 x ZPL3 i ZPL 5 x ZPL6 su zabeležene i kod ZPL3 x ZPL4 u 2011. godini, dok u 2012. nije bilo značajnosti.

Analiza PKS za dužinu klipa ukazuju da se visoko značajne pozitivne vrednosti ovog parametra mogu dobiti i u hibridnim kombinacijama u kojima učestvuje linija sa visoko značajnim negativnim vrednostima OKS za posmatranu osobinu. Takve su linije ZPL3 i ZPL4, koje su komponente kombinacija ZPL1 x ZPL3, ZPL1 x ZPL4 i ZPL3 x ZPL5 sa najvišim vrednostima PKS za dužinu klipa u obe godine ispitivanja. Ovo je u saglasnosti sa zaključcima Borojević (1981) i Pavlova (2013). Negativne vrednosti PKS za dužinu klipa su dobijene u kombinacijama linija sa negativnim vrednostima OKS za ovu osobinu ZPL2 x ZPL3 i ZPL3 x ZPL4, ali i linija koji su najbolji opšti kombinatori za ovu osobinu kod kombinacije ZPL5 x ZPL6 iako bez statističke značajnosti.

Svega šest hibridnih kombinacija je imalo značajne vrednosti PKS za broj redova zrna u 2011. godini. Linija ZPL2 je u ukrštanjima sa nesrodnim linijama ZPL1, ZPL5 i ZPL6 ostvarila najviše i statistički značajne pozitivne vrednosti PKS za broj redova zrna, iako su njoj srodne ZPL3 i ZPL4 bolji opšti kombinatori za ovu osobinu. S tim u vezi, hibridne kombinacije ZPL1 x ZPL2 i ZPL2 x ZPL6 se ističu najvišim vrednostima PKS za dužinu klipa. Jedina statistički značajna negativna vrednost PKS za ovu osobinu je ostvarena u kombinaciji ZP2 x ZPL3 u 2012. godini. Primetno je da su većini slučajeva pozitivne vrednosti PKS za broj redova zrna dobijene kombinovanjem jedne linije sa pozitivnim i druge sa negativnim vrednostima OKS što je u saglasnosti sa rezultatima do koji je došao Živanović i sar (2007), ali u suprotnosti sa rezultatima Čamdžije (2014) koji je najviše vrednosti PKS za broj redova zrna dobio ukrštanjem dva pozitivna opšta kombinatora. Vrednosti PKS za broj zrna u redu su bile visoko značajne i značajne za većinu ispitivanih hibridnih kombinacija u obe godine ispitivanja. Dobijene vrednosti ispitivanog parametra su visoko korelirane sa PKS vrednostima za dužinu klipa pa su se tako istakli isti hibridi ZPL1 x ZPL3, ZPL1 x ZPL4 i ZPL3 x ZPL5 .

5.3. ANALIZA GENETIČKE VARIJANSE KUKURUZA

Rezultati analize genetičke varijanse rađena po dialelnoj analizi prema Hayman-u (1954) i Jinks-u (1954) su prikazani u tabelama 32 i 33.

Tabela 32. Komponente genetičke varijanse i heritabilnost u užem smislu za ispitivane osobine kukuruza u 2011. godini

	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
D	0.653	493.567	57.753	0.820	0.195	4.453	4.341	26.083
H₁	30.819	5166.870	1354.027	2.066	0.282	16.774	0.878	85.900
H₂	30.065	5106.191	1338.394	1.990	0.268	15.788	0.682	87.351
F	0.593	64.907	-102.245	0.387	0.033	-1.322	0.352	-15.434
E	0.070	2.769	29.880	0.013	0.007	0.076	0.016	4.670
u	0.578	0.554	0.554	0.596	0.611	0.621	0.736	0.650
v	0.422	0.446	0.446	0.404	0.389	0.379	0.264	0.350
H₂/4H₁	0.244	0.247	0.247	0.241	0.238	0.235	0.194	0.254
(H₁/D)^{1/2}	6.871	3.235	4.842	1.588	1.203	1.941	0.450	1.815
K_d/K_r	0.876	1.041	0.691	1.349	1.152	0.858	1.198	0.720
h²_{NS}	0.051	0.161	0.194	0.333	0.543	0.457	0.918	0.430

Tabela 33. Komponente genetičke varijanse i heritabilnost u užem smislu za ispitivane osobine kukuruza u 2012. godini

	PR	VB	VK	BLU	BLK	DK	BRZ	BZR
D	0.713	249.627	39.769	0.772	0.202	2.606	2.875	12.269
H₁	15.248	3110.714	919.322	2.020	0.195	24.076	2.713	170.883
H₂	14.041	3064.194	890.523	1.955	0.190	21.330	2.387	151.771
F	0.395	-78.605	-56.127	0.189	-0.016	-2.734	1.140	-26.980
E	0.016	2.940	1.650	0.015	0.004	0.088	0.035	0.456
u	0.641	0.561	0.588	0.590	0.583	0.669	0.673	0.667
v	0.359	0.439	0.412	0.410	0.417	0.331	0.327	0.333
H₂/4H₁	0.230	0.246	0.242	0.242	0.243	0.221	0.220	0.222
(H₁/D)^{1/2}	4.624	3.530	4.808	1.618	0.983	3.040	0.971	3.732
K_d/K_r	1.127	0.915	0.744	1.163	0.923	0.706	1.513	0.545
h²_{NS}	0.178	0.196	0.218	0.391	0.684	0.427	0.620	0.432

Za prinos zrna dominantne komponente genetičke varijanse H_1 i H_2 su u obe godine ispitivanja bile višestruko viših vrednosti od aditivne (D). Interakcija aditivni x dominantni efekat gena (F) je bila vrednosti iznad 0, što je pokazatelj veće frekvencije dominantnih alela u odnosu na recesivne. To je u saglasnosti sa vrednostima frekvencija dominantnih alela (u) koja je bila 0.58 u 2011. i 0.64 u 2012. god i analogno, recesivnih alela (v) koja je iznosila 0.42 u prvoj i 0.36 u drugoj godini ispitivanja. Vrednosti parametra $H_2/4H_1$ su obe godine bili nešto niže od 0.25 što ukazuje na to da raspored dominantnih i recesivnih gena kod roditelja nije bio u potpunosti simetričan. Prosečan stepen dominacije $\sqrt{H_1/D}$ je u obe godine ispitivanja bio vrednosti iznad jedinice i time ukazivao na superdominaciju kao način nasleđivanja kompleksne osobine kao što je prinos zrna. Slične rezultate su u svojim istraživanjima dobili i Todorović (1995), Pekić (2001), Sečanski (2004), Srđić (2009), Irshad-Ul-Haq (2010), Kumar i sar. (2012) i Sarac i sar. (2013). Ovaj rezultat je u saglasnosti i sa rezultatima dialene analize po metodu Griffinga (1956) na istom ispitivanom materijalu koji su predstavljeni u prethodnom poglavlju ove disertacije i potvrdili preovlađujući uticaj neaditivne varijanse u nasleđivanju prinosa zrna kukuruza.

Heritabilnost u užem smilu (h^2_{NS}) za prinos zrna kukuruza je bila veoma niska i u 2011. Je iznosila 0,051, a u 2012. godini, 0,178. Ovo potvrđuje visok udeo dominantne varijanse u ukupnoj genetičkoj ali i na visok udeo ekološke varijanse u ukupnoj fenotipskoj. Niske vrednosti heritabilnosti za prinos zrna su u svojim istraživanjima dobili i Babić (1993), Pekić (2001), Srđić (2009) i Zare i sar. (2011).

Visina biljke je u obe godine ispitivanja bila pod većom kontrolom gena sa dominantnim efektom o čemu govore znatno više vrednosti dominantnih komponenti H_1 i H_2 u odnosu na komponentu aditivnosti (D). Ovo je u saglasnosti sa odnosom OKS/PKS za visinu biljke po metodi dialelne analize prema Griffing (1956) dobijenim ispitivanjem istih samooplodnih linija. Distribucija recesivnih i dominantnih alela je u obe godine bila vrlo simetrična, tako da su vrednosti koeficijenta $H_2/4H_1$ obe godine imale vrednosti bliske 0,25 (0,247 u 2011. i 0,246 u 2012. godini). Stepenn dominacije

$\sqrt{H_1/D}$ je u obe godini bio viši od jedinici i time ukazivao na superdominaciju. Ovi rezultati su u saglasnosti sa rezultatima Pekića (2001), Irshad-Ul-Haq i sar. (2010) i Zare i sar.(2011).

Heritabilnost u užem smislu (h^2_{NS}) za visinu biljke je bila niska u obe godine (0,161, odnosno 0,196) i time jasno ukazivala da uslovi sredine imaju visok uticaj na fenotipsku ekspresiju ove osobine. Ovo je u saglasnosti sa rezultatima Irshad-Ul-Haq i sar. (2010) i Zare i sar.(2011).

H_1 i H_2 kao komponente genetičke varijanse koje opisuju dominaciju su imale višestruko više vrednosti u odnosu na aditivnu komponentu (D) za visinu klipa kukuruza u obe godine ispitivanja. Vrednosti koeficijenta $H_2/4H_1$ su ukazivale na simetričnu distribuciju dominantnih i recesivnih alela jposebno u prvoj godini ispitivanja (0,247). Rezultati vezani za veći značaj dominantnih komponenti varijanse su u saglasnosti sa rezultatima Irshad-Ul-Haq i sar. (2010) i Hussain i sar. (2014). Dok je u istom istraživanju, pomenuti autor dobio više vrednosti za udeo dominantnih alela u ukupnoj distribuciji.

Ukupan broj listova je osobina kukuruza čije je nasleđivanje pre svega pod uticajem gena sa dominantnim delovanjem o čemu svedoče vrednosti dominantnih komponenti genetičke varijanse H_1 i H_2 koji su imali više vrednosti od aditivne komponente (D). Stepenn dominacije $\sqrt{H_1/D}$ je obe godine imao vrednosti iznad jedinice što ukazuje na pojavu superdominacije. Ovakav rezultat nije u saglasnosti sa zaključcima izvedenim na osnovu odnosa OKS/PKS za isti set samooplodnih linija koji ukazuju na veći značaj aditivnih gena u nasleđivanju visine biljke. Posmatrajući distribuciju dominantnih i recesivnih alela uviđa se veći udeo dominantnih. To je potvrđeno i vrednostima $H_2/4H_1$ koeficijenta koji je bio različit od 0.25. Prosečan stepenn dominacije $\sqrt{H_1/D}$ je u obe godine ispitivanja bio iznad jedinice što ukazuje na superdominaciju kao način nasleđivanja ispitivane osobine.

Vrednosti heritabilnosti u užem smislu za ukupan broj listova su bile više u odnosu na prethodno ispitivane osobine i iznosile 0,333 u 2011. i 0.391 u 2012. godini. Takav rezultat je u saglasnosti sa istraživanjima Chen i sar., (1996) koji navodi da je broj listova i pored toga što zavisi u znatnoj meri od uticaj spoljnih faktora, osobina kukuruza sa izraženijom heritabilnošću.

U 2011. godini komponenta genetičke varijanse definisana aditivnim delovanjem gena (D) za broj listova iznad gornjeg klipa je bila niža od dominantnih komponenti (H_1 i H_2) što je ukazivalo na veći značaj dominantnih gena u nasleđivanju ove osobine. S druge strane, rezultati u 2012. godini su ukazali na veći značaj aditivne komponente (D). Njena vrednost je bila 0,202 i viša od obe komponente genetičke varijanse pod uticaj dominacije H_1 i H_2 . Ta razlika između dve godine ispitivanja postoji i u slučaju prosečnog stepena dominacije $\sqrt{H_1/D}$. Njegova vrednost u 2011. je iznad jedinice što ukazuje na superdominaciju kao način nasleđivanja broja listova iznad klipa. S druge strane, vrednost prosečnog stepena dominacije u 2012. godini je ispod jedinice što ukazuje na parcijalnu dominaciju.

Distribucija dominantnih i recesivnih alela je bila asimetrična u obe godine istraživanja, a posebno u 2011. S tim u skladu su i vrednosti koeficijenta $H_2/4H_1$ bile niže od 0,25 u obe godine ispitivanja. Osobina broj listova iznad klipa je imala visoku heritabilnost u užem smislu u obe godine ispitivanja, 0,543 u 2011. i 0,684 u 2012. godini što pokazuje da ekološki faktori imaju ograničen uticaj na fenotipsku ekspresiju ove osobine i da se osobine pod većom kontrolom aditivnih gena u većoj prenosu s roditelja na potomstvo.

Posmatrajući vrednosti komponenti genetičke varijanse za dužinu klipa nastalih usled dominantnog delovanja gena (H_1 i H_2) može se ustanoviti da su bile znatno viša od aditivne (D) u obe godine ispitivanja, a posebno u 2012. godini. Ovo je u suprotnosti sa odnosom OKS/PKS u dialelnoj analizi prema Griffingu (1956) na istom ispitivanom materijalu (2.01 u 2011. i 1.55 u 2012. godini) koja je ustanovila veći značaj aditivne varijanse u nasleđivanju dužine klipa.

Vrednost interakcije aditivni x dominantni efekti gena (F) je bila pozitivna u obe godine ispitivanja što je i očekivano zbog većeg udela dominantnih alela u odnosu na recesivne u obe godine ispitivanja. Ovakav rezultat potvrđuju i frekvencije dominantnih gena koje su bile više od recesivnih u obe godine ispitivanja (0.621 u 2011. i 0.669 u 2012. godini). Distribucija alela je bila nesimetrična u obe godine ispitivanja, a to potvrđuje i vrednost parametra $H_2/4H_1$ koji je bio niži od 0,25. Vrednost stepena dominacije $\sqrt{H_1/D}$ iznad jedinice u obe godine ispitivanja ukazuje da je superdominacija način nasleđivanja dužine klipa. Ovakvi rezultati su u saglasnosti sa rezultatima do kojih su došli Pekić (2001) i Srđić (2009) u svojim istraživanjima. Heritabilnost u užem smislu je bila relativno visoka u 2001. godini, a niska u nepovoljnijoj 2012. godini (0,457, odnosno 0,195). Na promenljivost vrednosti heritabilnosti usled različitih uticaja spoljnih faktora ukazuje i Visscher i sar. (2008).

Za osobinu broj redova zrna, aditivna komponenta genetičke varijanse (D) je bila viša od dominantnih H_1 i H_2 . Ovo jasno ukazuje da je posmatrana osobina pod kontrolom gena sa aditivnim delovanjem. Ipak, odnos aditivna/dominatna komponente je bio znatno izraženiji u prvoj godini ispitivanja, u odnosu na drugu. Ovakvu konstataciju potvrđuje i vrednost stepena dominacije $\sqrt{H_1/D}$ u obe godine koji je bio niži od jedinice. Da je broj redova zrna kukuruza pod kontrolom aditivnih gena su u svojim istraživanjima potvrdili brojni autori (Vančetović i Drinić, 1993; Todorović, 1995; Pekić, 2001 ;Srđić ,2009; Irshad-ul-Haq i sar.,2010). Takođe ovakav rezultat je u saglasnosti sa rezultatima dialelne analize prema Griffingu (1956) u ovoj disertaciji gde je takođe potvrđeno da je broj redova zrna kukurza pod kontrolom gena sa aditivnim delovanjem.

Distribucija frekvencija dominantnih i recesivnih alela je bila na strani dominantnih, naročito u 2011. godini. S time su u saglasnosti i vrednost interakcije aditivni x dominantni efekti gena (F) koja je u obe godine bila pozitivna, ali i koeficijenta $H_2/4H_1$ koji je u obe godine bio niži od 0,25.

Za posmatranu osobinu broj redova zrna su u obe godine ispitivanja dobijene visoke vrednosti heritabilnosti u užem smislu što je u saglasnosti sa rezultatima većeg broja autora (Todorović, 1995, Pekić, 2001, Srdić, 2009).

Komponente genetičke varijanse koje ilustruju uticaj dominantnog delovanja gena H_1 i H_2 su imale značajno veće vrednosti od aditivne komponente (D), naročito u drugoj godini ispitivanja. Ovakav rezultat nije u saglasnosti sa vrednostima OKS/PKS za istu osobinu izračunatom prema metodu Griffing-a(1956) gde je ustanovljen veći značaj aditivnog delovanja gena.

Vrednost prosečnog stepena dominacije je u obe godine bila iznad jedinice ukazujući na prisutnost superdominacije u nasleđivanja broja zrna u redu što je u saglasnosti sa rezultatima Pekića (2001). S druge strane Zare i sar. (2011) je u svojim istraživanjima ustanovio podjednak značaj aditivne i neaditivne genetičke varijanse što je i potvrđeno stepenom dominacije čija je vrednost bila jedinica. Vrednosti koeficijenta $H_2/4H_1$ za broj zrne u redu kukuruza su u prvoj godini bile 0,254 što ukazuje na simetričnu distribuciju dominantnih i recesivnih alela, dok je u 2012. godini ta simetričnost bila pomerena u korist dominantnih alela pa je i vrednost koeficijenta bila ispod granične vrednosti 0,25.

Heritabilnost u užem smislu za broj zrna u redu je bila relativno visoka i gotovo istovetnih vrednosti u obe godine ispitivanja (0.430 u 2011. i 0.432 u 2012. godini) što je u saglasnosti sa rezultima koje u svojim istraživanjima utvrdio Zare i sar (2011).

5.4 ANALIZA PROSEKA GENERACIJA KUKURUZA

5.4.1 Prinos zrna kukuruza

Srednje vrednosti prinosa zrna različitih ispitivanih generacija u dve godine i na tri lokacije su prikazane u tabeli 34. Prinos zrna je prikazan u gramima po biljci. Visoke temperatura i suša u kritičnim fazama kukuruza tokom 2012. godine su uticale na drastično niže ostvarene prinose u toj godini u odnosu na, znatno povoljniju 2011. godinu. Upoređujući iste genotipove u obe godine ispitivanja, prinosi u 2012. godini su u proseku bili u visini od 45 do 55 procenata prinosa u 2011. godini. Pojedini genotipovi su na istoj lokaciji ostvarili čak tri puta niži prinos u 2012. u odnosu na 2011. godinu, poput BC1.

Tabela 34. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za prinos zrna (gr/bilj)

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	61,94 ± 8,04		93,58 ± 10,28		120,41 ± 10,13		117,33 ± 10,01		110,31 ± 13,00		185,65 ± 11,36	
		H2	47,74 ± 8,99		93,58 ± 10,28		99,94 ± 7,98		107,39 ± 6,80		105,30 ± 9,62		180,67 ± 9,98	
		H3	64,51 ± 10,51		93,58 ± 10,28		105,25 ± 13,23		116,24 ± 17,91		107,64 ± 10,29		160,89 ± 8,75	
	PA	H1	75,35 ± 7,41		87,53 ± 16,24		129,34 ± 14,44		110,89 ± 19,67		109,75 ± 19,08		174,26 ± 11,14	
		H2	58,21 ± 12,69		87,53 ± 16,24		103,80 ± 13,62		115,25 ± 8,50		102,96 ± 18,63		176,14 ± 11,90	
		H3	74,90 ± 10,94		87,53 ± 16,24		100,93 ± 21,05		115,48 ± 19,19		95,08 ± 20,15		158,18 ± 17,91	
	BE	H1	95,21 ± 6,63		111,92 ± 8,29		186,70 ± 7,36		171,09 ± 6,37		136,66 ± 6,77		238,38 ± 6,63	
		H2	95,00 ± 3,72		111,92 ± 8,29		161,14 ± 9,50		166,26 ± 14,63		127,95 ± 11,20		226,53 ± 7,65	
		H3	103,47 ± 5,66		111,92 ± 8,29		160,19 ± 6,40		166,74 ± 8,83		148,46 ± 8,93		218,85 ± 7,26	
2012	ZP	H1	36,44 ± 6,05		46,32 ± 5,43		58,93 ± 14,39		59,82 ± 7,37		59,56 ± 6,47		105,10 ± 12,69	
		H2	31,74 ± 3,19		46,32 ± 5,43		38,12 ± 5,52		51,52 ± 5,34		53,64 ± 8,63		94,82 ± 12,24	
		H3	44,06 ± 5,83		46,32 ± 5,43		33,70 ± 6,79		43,91 ± 12,15		44,98 ± 7,34		94,28 ± 12,79	
	PA	H1	43,29 ± 4,52		54,03 ± 5,39		73,71 ± 11,66		71,05 ± 6,41		54,02 ± 6,40		109,44 ± 5,45	
		H2	41,92 ± 7,30		54,03 ± 5,39		52,98 ± 6,10		61,83 ± 6,96		51,00 ± 8,30		104,52 ± 7,62	
		H3	52,02 ± 14,78		54,03 ± 5,39		46,88 ± 8,20		69,21 ± 9,70		48,76 ± 6,81		95,06 ± 11,03	
	BE	H1	53,55 ± 4,73		61,80 ± 3,77		90,21 ± 5,74		97,74 ± 8,50		63,46 ± 10,68		132,01 ± 6,51	
		H2	46,48 ± 3,51		61,80 ± 3,77		73,38 ± 4,45		86,28 ± 7,26		66,25 ± 7,36		130,67 ± 6,18	
		H3	45,77 ± 4,09		61,80 ± 3,77		74,90 ± 8,63		94,23 ± 10,75		62,62 ± 7,18		121,43 ± 7,25	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Upoređujući roditeljske generacije P₁ i P₂ utvrđuje se da je linija ZPL6 kao P₂ generacija svakog hibrida, bila rodinija od svih linija P₁ generacije i to na svim lokacijama i u obe godine ispitivanja. BC₁ generacija hibrida H1 je na svim lokacijama bila najprinosnija u odnosu na druge dve BC1 generacije. Hibrid H1 (F₁ generacija) je bio najprinosniji od druga dva na svim lokacijama i u obe godine osim u Pančevu 2011. godine. Maksimalni ostvareni prinos tog hibrida u 2011. godini je bilo 238,38 gr/biljci u Bečeju, a u 2012. godini 132,01 gr/biljci na istoj lokaciji. Posmatrajući ispitivane generacije, najmanje rodne su bile očekivano roditeljske P₁ i P₂ koje su genetski čiste inbred linije, sledi F₂ generacija, a zatim i generacije povratnih ukrštanja hibrida sa roditeljima BC₁ i BC₂ između kojih nije bilo značajnih razlika. Najprinosnije je svakako bilo F₁ potomstvo sa maksimalnim vrednostima ispoljenog heterozisa. Posmatrajući lokacije, prosečno najviši prinosi zrna su u obe godine ispitivanja ostvareni na lokaciji Bečej, dok između lokacija Zemun Polje i Pančevo nije bilo većih razlika. Analiza proseka generacija za visinu biljke je primenjena postavkom aditivno-dominatnog modela koji ističe preovlađujući uticaj efekata dominacije u odnosu na aditivne efekte gena, koji su iako značajni bili višestruko manji (tabela 35.). Pojedinačni Scalling testovi A, B i C su svojom značajnošću ukazali na neadekvatnost aditivno-dominatnog modela čime je potvrđeno prisustvo dvogenske epistaze.

Tabela 35. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za prinos zrna (gr/biljci)

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	81,43**	75,29**	84,73**	40,77**	41,58**	42,74**
[d]	5,15**	12,59**	8,46**	3,98**	7,94**	8,30**
[h]	110,62**	103,00**	81,79**	64,49**	53,88**	42,40**
Scalling test						
A	-29,99**	-31,88**	-11,01	-16,64**	-30,04**	-18,82**
B	13,61**	-10,47	-14,92*	-11,04*	-39,19**	-44,84**
C	-95,49**	-102,13**	-66,96**	-90,67**	-83,67**	-97,05**

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*** - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Vrednosti procena osnovnih genskih efekata: proseka (m), aditivnosti (d) i dominacije (h) kao i efekata dvogenske epistaze: aditivni x aditivni (i), aditivni x dominantni (j) i dominantni x dominantni (l) su dati u tabeli 36. U toj tabeli je prikazan interakcijski model analize generacijskih proseka koji se u slučaju nasleđivanja prinosa zrna pokazao kao adekvatan. Takav rezultat je u saglasnosti sa rezultatima Babića (1995), Todorovića (1996), Sofi i sar. (2006), Irshad-Ul-Haq i sar.(2013), Shahrokhi i sar. (2013) i Wannows i sar (2015).

Tabela 36. Interakcijski model analize proseka generacije za prinos zrna (gr/biljci)

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	5,86	20,089	45,63**	15,22	31,20**	15,77*
[d]	9,79**	14,89**	8,11**	4,67**	6,79**	3,28**
[h]	250,36**	185,00**	143,41**	162,61**	20,73**	54,44**
[i] (aa)	79,16**	59,79**	41,02*	62,99**	14,44	33,38**
[j] (ad)	-43,60**	-21,41**	3,91	-5,61	9,15*	26,02**
[l] (dd)	-62,74**	-17,44	-15,09	-35,31**	54,79**	30,28*

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

**, * - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Pregledom interakcijske tabele uviđa se da u nasleđivanju posmatrane osobina preovlađuje uticaj dominantnih alela (h) čije su procene efekta mnostruke više od efekata aditivnih gena (d). I pored toga kod sva tri hibrida (H1, H2 i H3) osnovni efekat aditivnih alela (d) je bio visoko značajan u obe godine ispitivanja. Nešto niže procene dominantnog efekta (h), iako i dalje visokoznačajne i višestruko veće od aditivnih (d) su dobijene u 2012. godini kod hibrida H2 i H3.

Od epistatičnih genskih efekata utvrđena je značajna interakcija između aditivnih gena (i) kod svih hibrida u obe godine ispitivanja, osim u slučaju hibrida H2 u 2012. godini. Ova epistaza je po predznaku komplementarnog tipa i doprinosi pozitivno u genetskoj ekspresiji ove osobine.

Slične rezultate, tj. epistazu između dominantnih gena (l) duplikatnog i epistazu između aditivnih (i) komplementarnog tipa je utvrdili su i Babić (1995), Todorović (1996) i Haq i sar (2013). S druge strane, epistaza dominantni x dominantni (l) koju je Sofi i sar (2006) dokazao svojim istraživanjima je bila komplementarnog tipa.

Epistaza usled interakciji dominantnih gena (l) je po predznaku bila duplikatnog tipa i delovala je redukujuće na efekte dominantnih alela (h). Izuzetak su hibridi H2 i H3 u 2012. godini, gde je pomenuti tip epistaze komplementaran verovatno kao vid genetskog mehanizma u kompenzovanju snižene vrednosti dominacije (h) kod pomenutih hibrida.

Interakcija epistatičnog tipa između aditivnih i dominantnih gena (j) je bila značajna kod svih posmatranih hibrida u obe godine osim kod hibrida H3 u 2011. i H1 u 2012. godini. Ovaj tip interakcije je bio negativnog predznaka osim u slučaju hibrida H2 i H3 u 2012. godini.

Analizirajući procene genskih efekata za prinos zrna, može se zaključiti da su visoke vrednosti dominacije (h) ali i epistatičnih interakcija između aditivnih gena (i) komplementarnog tipa, razlog veće rodnosti hibrida H1 u odnosu na druga dva ispitivana hibrida.

5.4.2 Visina biljke kukuruza

Srednje vrednosti za visinu biljke šest generacija ispitivanih hibrida su prikazane u tabeli 37. U 2011. godini su meteorološki uslovi bili znatno povoljniji u odnosu na 2012. godinu što se ogleda i u znatno većim vrednostima visine biljke ispitivanih genotipova u prvoj godini. Prosečno su genotipovi gajeni u 2012. godini bili 20 do 30 % niži od istovetnih genotipova u 2011. godini. Bečej se ističe kao

lokacija u kojoj su , u obe godine ispitivanja, zabeležene najveće vrednosti visine biljke kod svih ispitivanih generacija. Očekivano najniža visina biljke je zabeležena kod inbridovanih roditeljskih linija (P₁ i P₂) dok su najviše biljke F₁ potomstva dobijene njihovim ukrštanjem.

Tabela 37. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za visinu biljke (cm)

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	172,30 ± 1,84	182,90 ± 1,33	255,65 ± 2,97	247,83 ± 2,87	258,08 ± 2,89	276,62 ± 1,79						
		H2	165,35 ± 1,23	182,90 ± 1,33	232,65 ± 1,47	240,73 ± 2,65	247,90 ± 2,58	267,46 ± 1,90						
		H3	182,70 ± 1,00	182,90 ± 1,33	236,91 ± 1,99	235,99 ± 1,32	246,05 ± 1,92	253,60 ± 1,10						
	PA	H1	166,49 ± 1,61	196,34 ± 2,59	245,93 ± 1,55	242,00 ± 3,58	241,85 ± 3,18	283,53 ± 1,48						
		H2	167,54 ± 1,69	196,34 ± 2,59	220,94 ± 3,40	234,03 ± 3,29	234,28 ± 2,00	285,04 ± 1,18						
		H3	172,85 ± 1,16	196,34 ± 2,59	226,83 ± 3,36	234,87 ± 3,34	234,95 ± 3,34	274,39 ± 2,00						
	BE	H1	192,75 ± 1,98	202,57 ± 1,77	291,05 ± 3,17	289,13 ± 1,49	272,89 ± 1,89	316,32 ± 1,29						
		H2	179,03 ± 1,67	202,57 ± 1,77	271,97 ± 2,42	275,53 ± 2,24	261,74 ± 3,39	310,34 ± 1,78						
		H3	192,98 ± 1,00	202,57 ± 1,77	270,73 ± 3,21	273,07 ± 1,62	260,71 ± 2,49	302,00 ± 1,28						
2012	ZP	H1	151,60 ± 2,07	167,40 ± 1,06	193,54 ± 2,42	187,00 ± 2,08	188,65 ± 1,58	214,44 ± 1,38						
		H2	142,25 ± 1,34	167,40 ± 1,06	178,60 ± 1,52	177,89 ± 1,90	171,14 ± 1,78	207,34 ± 1,47						
		H3	161,65 ± 1,36	167,40 ± 1,06	180,31 ± 1,52	176,43 ± 1,78	169,87 ± 1,33	196,59 ± 0,86						
	PA	H1	137,35 ± 2,17	159,95 ± 1,57	209,87 ± 2,25	207,20 ± 0,85	193,99 ± 1,22	225,78 ± 1,74						
		H2	126,21 ± 2,04	159,95 ± 1,57	194,60 ± 2,41	201,37 ± 2,28	190,37 ± 2,62	226,91 ± 1,20						
		H3	146,35 ± 3,44	159,95 ± 1,57	200,77 ± 0,79	203,33 ± 2,72	196,27 ± 1,43	222,19 ± 1,93						
	BE	H1	152,10 ± 2,31	168,70 ± 1,32	222,15 ± 1,38	220,31 ± 1,22	209,05 ± 1,53	237,55 ± 1,24						
		H2	142,25 ± 1,34	168,70 ± 1,32	207,35 ± 1,30	211,18 ± 1,52	198,55 ± 1,49	231,12 ± 1,30						
		H3	161,65 ± 1,36	168,70 ± 1,32	215,20 ± 1,92	214,21 ± 1,49	199,98 ± 1,37	231,20 ± 1,35						

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Na lokaciji Bečej u 2011. godini, sva tri hibrida (H1, H2 i H3) su imala prosečnu visinu biljke iznad 300 cm (316.32, 310.34 i 302.00 cm). Zajednički roditelj P₂ (ZPL6) je na svim lokacijama i u obe godine ispitivanja imao veću visinu od druge roditeljske linije P₁ (ZPL2, ZPL3 i ZPL4) kod sva tri hibrida. Iako je je linija ZPL4 kao roditelj hibrida H3 imala veću visinu od ZPL2 na većini lokacija, F₁ genotip u kome je ZPL2 druga roditeljska komponenta je bio viši od F₁ potomstva ZPL4 x ZPL6 na svim lokacijama što se može objasniti time što je ZPL2 bolji kombinator za posmatranu osobinu od linije ZPL4.

Primetno je da je generacija povratnog ukrštanja hibrida H1 sa drugim roditeljem (ZPL6) na svim lokacijama u proseku niža, od generacije povratnog ukrštanja sa prvim roditeljem ZPL2 (BC₂), što nije slučaj sa BC generacijama hibrida H2 i H3 kod kojih je BC₁ generacija na većini lokacija viša od BC₂ dobijene povratnim ukrštanjem F₁ potomstva sa prvim roditeljem ZPL3, odnosno ZPL4.

Visina biljaka F₂ generacije je u prvoj godini ispitivanja u proseku bila na nivou visine biljaka generacije povratnih ukrštanja (BC₁ i BC₂) dok su u nepovoljnijoj 2012. godini na većini lokacija bile znatno niže što se može objasniti njihovom većom osetljivošću na nepovoljne uslove sredine.

Analiza proseka generacija za visinu biljke je primenjeno postavkom aditivno-dominatnog modela koji ističe preovlađujući uticaj efekata dominacije u odnosu na aditivne efekte gena, koji su iako značajni bili višestruko manji (tabela 38). Pojedinačni Scalling testovi su svojom značajnošću ukazali na neadekvatnost aditivno-dominatnog modela čime je potvrđeno prisustvo dvogenske epistaze. Interakcijski model je predstavljen u tabeli 39.

Tabela 38. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za visinu biljke

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	191,74**	184,94**	190,13**	170,07**	152,66**	162,11**
[d]	6,36*	10,92**	6,78**	-0,38	13,15**	1,60*
[h]	105,73**	109,84**	93,06**	61,61**	70,87**	64,70**
Scalling test						
A	32,49**	17,95**	24,69**	18,83**	6,91*	17,73**
B	58,37**	24,94**	29,49**	43,29**	26,56**	27,86**
C	93,91**	52,91**	59,76**	25,14**	1,34	7,34

H1: ZPL6 x ZPL2, H2: ZPL6 x ZPL3, H3: ZPL6 x ZPL4

*,** - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Tabela 39. Interakcijski model analize proseka generacije za visinu biljke

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	188,60**	192,22**	193,97**	118,98**	118,77**	122,16**
[d]	8,38**	11,74**	5,55**	8,95**	14,00**	4,52**
[h]	192,10**	128,97**	131,95**	206,06**	168,63**	175,00**
[i] (aa)	-3,04	-10,02	-5,58	36,99**	32,14**	38,24**
[j] (ad)	-25,87**	-6,99	-4,80	-24,46**	-19,65**	-10,13**
[l] (dd)	-87,83**	-32,88**	-48,60**	-99,12**	-65,61**	-83,83**

H1: ZPL6 x ZPL2, H2: ZPL6 x ZPL3, H3: ZPL6 x ZPL4

**, ** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

U nepovoljnijoj 2012. godini zabeleženi su smanjeni efekti proseka (m) koji su kompenzovani višim vrednostima efekta dominacije (h) ali i značajnim epistatičkim interakcijama između aditivnih alela (i). Pomenuti tip epistaze je bio komplementarnog tipa i donekle je neutralisao i redukujući efekat duplikatne epistaze između dominantnih gena (l).

Kod svih hibridnih kombinacija i u obe godine ispitivanja su ustanovljene značajne vrednosti duplikatne epistaze između dominantnih alela (l) koja redukuje efekte dominantnih gena (h) i deluje stabilizirajuće na ispoljavanje posmatrane osobine. Do sličnih rezultata i zaključaka su došli Babić (1995), Iqbal (2010) i Wannows (2015). Posmatrajući genske efekte kod svih hibrida i u obe godine, preovlađujući je značaj osnovnog genskog efekta dominacije (h) što se podudara sa rezultatima do kojih su došli Gonzales i Dudley (1986), Babić (1995), Todorović (1996)

S druge strane Shahrokhi i sar. (2013) ne nalazi značajne vrednosti epistaze, a od osnovnih genskih efekata, efekat dominacije (h) tri puta prevazilazi efekat aditivnosti (d).

5.4.3 Visina gornjeg klipa kukuruza

Srednje vrednosti visine gornjeg klipa su varirale u zavisnosti od genotipa i godine posmatranja (tabela 40). Svi ispitivani genotipovi su imali, u proseku više postavljeni gornji klip u 2011. godini.

Tabela 40. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za visinu gornjeg klipa

GOD	GENERACIJA		P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	76,25 ± 1,73		73,60 ± 0,98		119,96 ± 6,24		108,92 ± 1,46		119,58 ± 2,43		131,02 ± 1,56	
		H2	66,85 ± 1,21		73,60 ± 0,98		103,02 ± 1,71		104,45 ± 1,81		104,57 ± 1,82		116,38 ± 1,23	
		H3	73,30 ± 1,51		73,60 ± 0,98		102,79 ± 1,37		100,61 ± 1,42		98,51 ± 1,12		107,83 ± 1,31	
	PA	H1	82,95 ± 1,44		83,45 ± 0,95		121,60 ± 1,43		116,63 ± 2,20		106,72 ± 1,05		119,85 ± 1,22	
		H2	71,53 ± 1,25		83,45 ± 0,95		105,61 ± 1,42		110,90 ± 1,90		98,97 ± 0,97		124,80 ± 1,32	
		H3	71,60 ± 1,04		83,45 ± 0,95		108,13 ± 1,48		111,30 ± 2,06		104,65 ± 2,62		122,39 ± 0,45	
	BE	H1	78,65 ± 0,86		73,02 ± 1,05		133,03 ± 2,66		125,93 ± 1,33		115,44 ± 2,68		139,70 ± 0,54	
		H2	65,30 ± 1,04		73,02 ± 1,05		120,50 ± 1,74		119,63 ± 2,13		106,44 ± 3,29		132,95 ± 1,28	
		H3	71,65 ± 0,85		73,02 ± 1,05		120,80 ± 1,50		115,93 ± 1,53		107,20 ± 2,80		128,55 ± 1,64	
2012	ZP	H1	66,80 ± 0,66		67,90 ± 0,98		88,70 ± 1,45		81,60 ± 1,33		82,19 ± 1,83		102,36 ± 1,22	
		H2	61,80 ± 0,64		67,90 ± 0,98		80,97 ± 0,81		78,07 ± 1,13		71,87 ± 1,25		90,92 ± 0,96	
		H3	63,15 ± 0,84		67,90 ± 0,98		77,07 ± 1,17		76,10 ± 0,95		67,71 ± 0,77		84,24 ± 1,02	
	PA	H1	68,15 ± 1,36		67,50 ± 1,68		100,17 ± 1,02		97,43 ± 1,18		85,77 ± 1,84		112,07 ± 0,99	
		H2	57,55 ± 1,43		67,50 ± 1,68		92,37 ± 1,78		93,67 ± 1,53		83,15 ± 2,23		108,25 ± 0,58	
		H3	61,99 ± 1,62		67,50 ± 1,68		90,67 ± 1,15		97,60 ± 2,69		81,75 ± 1,86		100,61 ± 0,88	
	BE	H1	68,26 ± 0,74		70,12 ± 1,02		108,67 ± 0,98		104,54 ± 1,24		99,67 ± 2,01		98,88 ± 1,35	
		H2	65,22 ± 0,69		70,12 ± 1,02		95,28 ± 0,92		97,35 ± 0,87		90,48 ± 1,92		100,84 ± 0,79	
		H3	66,74 ± 0,58		70,12 ± 1,02		97,49 ± 1,13		98,97 ± 0,76		86,14 ± 1,69		94,19 ± 0,76	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Od roditeljskih genotipova, najveća visina klipa je zabeležena kod zajedničke linije ZPL6 u Pančevu 2011. godine, dok je najviše postavljeni klip kod prvog roditelja (P1) imala ZPL2 na istoj lokaciji i iste godine. Generalno posmatrano, najveće vrednosti posmatrane osobine su zabeležene kod biljaka BC1, BC2 i F1 generacije, sa izuzetkom lokacije Zemun Polje u 2011. godini gde je visina klipa u F2 generacija bila

iznad vrednosti za BC1, a na nivou vrednosti za BC2. Najviše postavljene gornji klipovi u sva tri posmatrana F1 potomstva su zabeleženi u Bečeju, 2011. godine, dok je u sušnoj 2012. godini to zabeleženo na lokaciji Pančevo.

Procenjeni intra-alelni genski efekti prema aditivno-dominatnom modelu su prikazani u tabeli 41. Prema ovom modelu efekti dominacije su vrlo značajni kod sva tri hibrida i u obe godine ispitivanja, dok je značajni aditivni efekat zabeležen jedino 2012. godine kod hibrida H2 (ZPL3 x ZPL6). Postavljeni scalling testovi A, B, C su se za svaki hibrid pokazali kao visoko značajni što ukazuje na neadekvatnost ovako postavljenog modela za procenu genskih efekata.

Tabela 41. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za visinu gornjeg klipa

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	80,23**	75,47**	76,04**	74,40**	66,94**	67,83**
[d]	0,18	2,86	2,03	-0,23	4,16**	-0,65
[h]	53,54**	54,49**	47,845**	31,99**	34,04**	29,54**
Scalling test						
A	29,74**	21,92**	22,29**	16,85**	11,62**	21,00**
B	42,55**	26,57**	29,38**	26,23**	18,48**	20,70**
C	45,10**	20,99**	29,06**	15,50*	-1,60**	-2,25

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*,** - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Interakcijski model (tabela 42) je pokazao makar dva tipa značajnih epistatičnih efekata kod svakog hibrida, u svakoj godini ispitivanja. Osim osnovnog efekta dominacije (h) koji je bio značajan kod svih posmatranih hibrida, značajan je bio i efekat aditivnog delovanja gena (d) osim u slučaju hibrida H1 u 2012. godini.

Tabela 42. Interakcijski model analize proseka generacije za visinu gornjeg klipa

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	50,79**	44,91**	51,83**	39,93**	32,38**	21,22**
[d]	-1,30**	4,28**	2,25**	0,26	3,69**	2,59**
[h]	176,59**	155,79**	142,03**	135,16**	129,42**	157,43**
[i] (aa)	27,19**	27,50**	22,61**	27,58**	31,61**	43,95**
[j] (ad)	-12,81*	-4,65	-7,09*	-9,39**	-6,86**	0,30
[l] (dd)	-99,49**	-75,99**	-74,27**	-70,66**	-61,79**	-85,65**

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*, ** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Interkaciju između nealelnih gena sa dominantnim efektom (l) duplikatnog tipa su svojim istraživanjem potvrdili i Wannows i saradnici (2015) na primeru potomstva jednog roditeljskog para. S druge strane Shahrokhi i sar. (2013) nalaze značajne vrednosti epistaze usled interkacije aditivnih i dominantnih gena (j), ali ne i značajne vrednosti ostala dva tipa dvogenske epistaze.

5.4.4 Ukupan broj listova kukuruza

Prosečne vrednosti ukupnog broja listova po genotipu, lokaciji i godini su prikazane u tabeli 43.

Roditeljske generacije P_1 i P_2 se odlikuju najmanjim brojem listova u obe godine ispitivanja. ZPL6 linija kao P_2 roditelj u proseku ima niže vrednosti ove osobine od linija iz prvog roditelja. Od ostalih linija, niži broj listova na većini lokacije je ostvarila linija ZPL3, majčinska komponenta hibrida H2.

Između BC₁ i BC₂ generacija na većini lokacija nije bilo značajnijih razlika i upravo je generacija povratnih ukrštanja ona koja se odlikuje najvećim zabeleženim vrednostima za broj listova, više i od F₁ generacije. S druge strane broj listova kod biljaka F₂ generacije je bio približniji vrednostima roditeljskih generacija.

Tabela 43. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za ukupan broj listova

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	13,93 ± 0,14		13,92 ± 0,07		15,37 ± 0,08		15,10 ± 0,11		13,23 ± 0,18		14,90 ± 0,10	
		H2	13,18 ± 0,10		13,92 ± 0,07		14,47 ± 0,10		14,66 ± 0,12		13,28 ± 0,11		15,09 ± 0,11	
		H3	14,17 ± 0,09		13,92 ± 0,07		15,10 ± 0,10		14,89 ± 0,13		13,14 ± 0,10		14,95 ± 0,07	
	PA	H1	12,39 ± 0,17		12,11 ± 0,07		14,55 ± 0,08		14,36 ± 0,14		13,50 ± 0,10		13,59 ± 0,07	
		H2	11,17 ± 0,12		12,11 ± 0,07		14,11 ± 0,11		14,40 ± 0,10		13,33 ± 0,19		13,66 ± 0,09	
		H3	11,88 ± 0,10		12,11 ± 0,07		14,47 ± 0,11		14,25 ± 0,10		13,49 ± 0,14		13,89 ± 0,16	
	BE	H1	13,09 ± 0,05		12,49 ± 0,10		14,94 ± 0,09		14,69 ± 0,17		13,98 ± 0,18		14,55 ± 0,08	
		H2	11,87 ± 0,08		12,49 ± 0,10		14,41 ± 0,10		14,47 ± 0,07		14,43 ± 0,57		14,50 ± 0,08	
		H3	12,74 ± 0,13		12,49 ± 0,10		14,55 ± 0,11		14,26 ± 0,10		14,40 ± 0,50		14,19 ± 0,10	
2012	ZP	H1	11,78 ± 0,14		11,14 ± 0,19		14,62 ± 0,10		14,50 ± 0,09		11,50 ± 0,15		14,41 ± 0,14	
		H2	11,77 ± 0,23		11,14 ± 0,19		14,52 ± 0,10		14,49 ± 0,10		11,55 ± 0,10		14,87 ± 0,11	
		H3	12,05 ± 0,11		11,14 ± 0,19		14,51 ± 0,09		14,35 ± 0,12		11,43 ± 0,08		14,36 ± 0,60	
	PA	H1	12,39 ± 0,13		11,79 ± 0,16		14,90 ± 0,14		14,30 ± 0,11		13,54 ± 0,18		13,50 ± 0,16	
		H2	11,43 ± 0,12		11,79 ± 0,16		14,43 ± 0,15		14,47 ± 0,11		13,16 ± 0,19		13,73 ± 0,10	
		H3	12,50 ± 0,19		11,79 ± 0,16		14,40 ± 0,13		13,96 ± 0,19		12,91 ± 0,22		13,31 ± 0,10	
	BE	H1	14,29 ± 0,14		12,62 ± 0,19		15,01 ± 0,09		14,94 ± 0,12		14,06 ± 0,16		13,89 ± 0,12	
		H2	13,42 ± 0,23		12,62 ± 0,19		14,48 ± 0,08		14,63 ± 0,05		13,88 ± 0,22		13,72 ± 0,10	
		H3	14,07 ± 0,11		12,62 ± 0,19		14,57 ± 0,12		14,55 ± 0,09		13,78 ± 0,16		13,75 ± 0,05	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Postavkom aditivno-dominatnog modela proseka generacije dobijenu su procene osnovnih genskih efekata u nasleđivanju ukupnog broja listova koje su prikazane u tabeli 44. Ovaj model ukazuje na jači efekat gena sa dominantnim delovanjem na ispoljavanju ove osobine, dok je efekat aditivnih gena bio značajan kod hibrida H1 u obe, i hibrida H3 u drugoj godini ispitivanja. Scalling testovi su kod sva

tri hibrida i u obe godine ispitivanja bili značajni i pokazali time neadekvatnost tako postavljenog modela.

Tabela 44. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za ukupan broj listova

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	13,35**	12,89**	13,06**	13,29**	13,32**	13,18**
[d]	-0,49**	0,09	-0,15	-0,44**	-0,13	-0,43**
[h]	1,54**	2,19***	1,93**	1,13**	1,16**	0,95**
Scaling test						
A	2,25**	1,76**	1,75**	2,72**	2,54*	2,23**
B	2,42**	2,10**	2,14**	1,97**	2,04**	1,52**
C	-0,40	0,90	0,25	-2,06**	-2,01**	-3,06**

H1: ZPL2 x ZPL6, **H2:** ZPL3 x ZPL6, **H3:** ZPL4 x ZPL6 **, ** - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Interakcijski model (tabela 45) daje najznačajniju procenu za efekte dominacije (h), dok aditivnost kao osnovni genski efekat nije bila značajna kod hibridi H3 u prvoj, i kod H2 u drugoj godini ispitivanja. Od epistatičnih efekata, najvišu procenu ima interakcija između dominantnih alela (l) koja je bila visoko značajna kod svih hibrida i u obe godine ispitivanja. Pomenuti epistatički efekat je bio duplikatnog tipa i time redukovao efekat intraalelne dominacije.

Interakcija između aditivnih i dominantnih alela je bila značajna kod dva hibrida H1 i H3 u drugoj godini ispitivanja, dok je interakcija između različitih aditivnih alela imala statističku značajnost u svim slučajevima osim kod hibrida H2 u 2011. godini. Ova interakcija je bila pozitivnog predznaka, a najviše vrednosti su uočene kod hibrida sa značajnih negativnim vrednostima osnovnog aditivnog genskog

efekta, tako da je epistaza u ovom slučaju delovala pozitivno na ekspresiju posmatrane osobine.

Tabela 45. Interakcijski model analize proseka generacije za ukupan broj listova

GODINA	2011			2012		
	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	7,91**	9,53**	9,24**	6,24**	5,96**	6,13**
[d]	-0,15**	0,35**	-0,05	-0,66**	-0,21	-0,59**
[h]	16,18**	11,71**	12,63**	19,31**	19,39**	18,42**
[i] (aa)	5,08**	2,96	3,64**	6,76**	6,59**	6,80**
[j] (ad)	-0,17	-0,34	-0,39	0,75*	0,49	0,71*
[l] (dd)	-9,75**	-6,82**	-7,53**	-11,46**	-11,17**	-10,55**

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*, ** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Epistatične efekte za nasleđivanje ukupnog broja listova su dokazali svojim istraživanjem Shahrokhi i saradnici (2013), s tim što su njihovi rezultati ukazivali na značajnu interakciju između aditivnih alela i to komplementarnog tipa.

5.4.5 Broj listova iznad gornjeg klipa kukuruza

Prosečne vrednosti osobine broj listova iznad gornjeg klipa po posmatranim generacijama je prikazan u tabeli 46. po godini, lokaciji i hibridu iz kojeg su generacije izvedene.

Broj listova iznad gornjeg klipa nije pokazao značajnija variranja između godina iako su ekološki uslovi bili vrlo različiti. Najmanje vrednosti su zabeležene među linijama u svostvu roditelja P₁ i to naročito u slučaju majke hibrida H2, linije

ZPL3. ZPL6 je imao veći broj listova iznad klipa na svim lokacijam osim u Bečeju 2012. godine. U Zemun Polju u prvoj godini ispitivanja je imao i veći broj listova iznad klipa i u odnosu na F₁ potomstvo. I u slučaju ove osobine na većini lokacija, najviše vrednosti su zabeležene kod biljaka koje pripadaju generacijama povratnog ukrštanja BC₁ i BC₂.

Tabela 46. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za broj listova iznad gornjeg klipa

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	4,75 ± 0,07		5,96 ± 0,04		5,82 ± 0,08		6,01 ± 0,06		5,22 ± 0,06		5,56 ± 0,08	
		H2	4,82 ± 0,08		5,96 ± 0,04		5,40 ± 0,07		5,62 ± 0,09		5,06 ± 0,03		5,53 ± 0,06	
		H3	5,66 ± 0,05		5,96 ± 0,04		5,75 ± 0,05		5,80 ± 0,08		5,26 ± 0,03		5,84 ± 0,08	
	PA	H1	5,16 ± 0,05		5,63 ± 0,06		5,73 ± 0,06		5,79 ± 0,07		5,68 ± 0,07		5,79 ± 0,11	
		H2	5,06 ± 0,05		5,63 ± 0,06		5,50 ± 0,07		5,91 ± 0,09		5,68 ± 0,06		5,88 ± 0,08	
		H3	5,67 ± 0,03		5,63 ± 0,06		5,85 ± 0,06		5,83 ± 0,09		5,70 ± 0,09		6,06 ± 0,05	
	BE	H1	5,04 ± 0,04		5,70 ± 0,06		5,71 ± 0,07		5,99 ± 0,10		5,92 ± 0,06		5,99 ± 0,04	
		H2	4,91 ± 0,06		5,70 ± 0,06		5,64 ± 0,06		5,87 ± 0,05		5,76 ± 0,07		6,08 ± 0,02	
		H3	5,60 ± 0,05		5,70 ± 0,06		5,81 ± 0,06		5,81 ± 0,07		5,77 ± 0,06		5,96 ± 0,06	
2012	ZP	H1	4,89 ± 0,05		5,01 ± 0,06		5,38 ± 0,08		5,60 ± 0,08		4,89 ± 0,07		5,11 ± 0,07	
		H2	4,82 ± 0,07		5,01 ± 0,06		5,31 ± 0,10		5,45 ± 0,04		4,87 ± 0,03		5,21 ± 0,06	
		H3	5,11 ± 0,03		5,01 ± 0,06		5,67 ± 0,08		5,47 ± 0,10		5,01 ± 0,05		5,33 ± 0,05	
	PA	H1	4,85 ± 0,12		5,27 ± 0,10		5,99 ± 0,34		5,93 ± 0,28		5,64 ± 0,21		5,49 ± 0,05	
		H2	4,68 ± 0,09		5,27 ± 0,10		5,92 ± 0,36		5,91 ± 0,32		5,32 ± 0,07		5,46 ± 0,04	
		H3	5,52 ± 0,05		5,27 ± 0,10		5,55 ± 0,07		5,91 ± 0,29		5,48 ± 0,04		5,67 ± 0,03	
	BE	H1	5,15 ± 0,05		4,93 ± 0,06		5,50 ± 0,05		5,83 ± 0,35		5,41 ± 0,07		5,70 ± 0,06	
		H2	4,74 ± 0,07		4,93 ± 0,06		5,27 ± 0,07		5,49 ± 0,06		5,37 ± 0,05		5,64 ± 0,05	
		H3	5,07 ± 0,03		4,93 ± 0,06		5,56 ± 0,04		6,51 ± 0,92		5,61 ± 0,06		5,82 ± 0,07	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Procene genskih efekata dobijene analizom proseka generacija prema aditivno-dominatnom modelu su date u tabeli 47. Dobijeni rezultati ukazuju na preovlađujući uticaj dominantnog tipa nasleđivanja osobine broj listova iznad gornjeg klipa. Međutim kako su scalling testovi bili značajni za sve hibride osim jednog, ovaj model se

odbacuje u svim slučajevima osim hibrida H3 u 2012. godini gde ne postoje statistički značajni epistatički efekti

Tabela 47. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za broj listova iznad gornjeg klipa

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	5,41**	5,39**	3,98**	5,07**	4,91**	5,16**
[d]	0,36**	0,35**	2,14**	0,00	0,15**	-0,13**
[h]	0,51**	0,46*	5,08**	0,55**	0,66**	0,63**
Scaling test						
A	0,32**	0,01	-0,09	0,947**	1,01**	1,11
B	0,74**	0,25**	0,01	0,684*	0,74*	0,15
C	0,10	-0,39*	-1,01**	0,420	0,15	-0,09

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Interakcijski model (tabela 48) ukazuje na najveći značaj intra-alelne dominacije (h) dok su procene aditivnosti, iako značajne u svim osim jednom slučaju, višestruko niže. Epistaza između aditivnih alela (i) je bila pozitivnog predznaka i statički značajno kod svih hibrida kod kojih je dokazano postojanje nealelne interkacije. Epistaza između aditivnih i dominantnih alela (j) je bila značajna u dva slučaja, kod hibrida H1 i H2 u 2011. godini.

Negativne vrednosti epistaze između dominantnih gena (l) nasuprot pozitivnim vrednostima dominacije (h) ukazuju da taj tip epistaze deluje negativno na eksresiju posmatrane osobine Shahrokhi i sar. (2013) u svojim istraživanjima nisu pronašli statističku značajnost za epistazu u nasleđivanju posmatrane osobine.

Tabela 48. Interakcijski model analize proseka generacije za broj listova iznad gornjeg klipa

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	4,41**	4,72**	4,77**	3,84**	3,30**	5,16**
[d]	0,39**	0,41**	0,06*	0,00	0,16**	-0,13**
[h]	3,39**	2,00**	2,04**	4,59**	5,56**	0,63**
[i] (aa)	0,96**	0,64**	0,93**	1,21*	1,58**	
[j] (ad)	-0,42**	-0,24*	-0,09	0,26	0,26	
[l] (dd)	-2,02**	-0,89**	-0,85**	-2,84**	-3,31	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

5.4.6 Dužina klipa kukuruza

Prosečne vrednosti dužine klipa ispitivanih genotipova po hibridu, lokaciji i godini istraživanja su prikazani u tabeli 49. Vrednosti dužine klipa su bile vidljivo niže u drugoj, nepovoljnijoj godini ispitivanja, naročito u slučaju inbred linija (P_1 i P_2) koje su pokazale najveću osetljivost na izrazito sušne uslove u pomenutoj godini.

Linija ZPL6 kao roditelj P_2 sva tri hibrida je imala znatno više vrednosti za dužinu klipa u odnosu na druge roditeljske linije (ZPL2, ZPL3 i ZPL4) sa kojima je ukrštena. Očigledno je da je ZPL6 nosilac gena za dužinu klipa te i BC_2 potomstvo ima veće vrednosti dužine klipa od BC_1 koji je nastao povratnim ukrštanjem F_1 potomaka sa prvim roditeljem P_1 . Takodje, sve generacije hibrida H3 su imale najniže vrednosti dužine klipa što se podudara sa rezultatima dialene analize koji su pokazali da je linija ZPL4 najbolji kombinatorka za ovu osobinu.

F₁ potomstvo očekivano ima najveću dužinu klipa osim u Pančevu 2011. godine u slučaju hibrida H1 i H3 čije su BC₂ generacije bile one sa najvišim vrednostim aposmatrane osobine.

Tabela 49. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za dužinu klipa (cm)

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	13,63 ± 0,15		16,41 ± 0,15		17,93 ± 0,22		18,98 ± 0,20		16,21 ± 0,44		19,22 ± 0,27	
		H2	12,45 ± 0,21		16,41 ± 0,15		16,98 ± 0,37		18,57 ± 0,38		16,07 ± 0,29		20,28 ± 0,37	
		H3	11,95 ± 0,22		16,41 ± 0,15		15,20 ± 0,25		17,51 ± 0,28		14,90 ± 0,21		18,08 ± 0,27	
	PA	H1	11,61 ± 0,31		16,18 ± 0,25		19,23 ± 0,25		20,21 ± 0,27		17,29 ± 0,45		19,64 ± 0,22	
		H2	11,72 ± 0,16		16,18 ± 0,25		17,75 ± 0,42		19,91 ± 0,22		17,16 ± 0,26		20,42 ± 0,34	
		H3	10,45 ± 0,15		16,18 ± 0,25		14,78 ± 0,22		18,61 ± 0,31		15,11 ± 0,30		17,94 ± 0,39	
	BE	H1	14,50 ± 0,16		18,50 ± 0,17		20,10 ± 0,26		21,11 ± 0,17		19,37 ± 0,35		21,87 ± 0,25	
		H2	14,02 ± 0,17		18,50 ± 0,17		18,27 ± 0,26		20,34 ± 0,24		18,23 ± 0,37		22,23 ± 0,32	
		H3	12,26 ± 0,34		18,50 ± 0,17		15,58 ± 0,23		19,23 ± 0,20		17,35 ± 0,47		19,08 ± 0,19	
2012	ZP	H1	10,52 ± 0,32		14,19 ± 0,25		15,00 ± 0,26		16,18 ± 0,41		16,13 ± 0,35		18,50 ± 0,28	
		H2	9,30 ± 0,27		14,19 ± 0,25		13,79 ± 0,31		15,58 ± 0,28		15,53 ± 0,24		18,20 ± 0,23	
		H3	9,14 ± 0,17		14,19 ± 0,25		12,05 ± 0,41		14,37 ± 0,29		13,89 ± 0,38		16,09 ± 0,35	
	PA	H1	11,16 ± 0,23		14,96 ± 0,25		15,25 ± 0,20		16,41 ± 0,34		15,88 ± 0,22		16,73 ± 0,31	
		H2	10,70 ± 0,23		14,96 ± 0,25		14,43 ± 0,20		16,38 ± 0,39		14,64 ± 0,33		18,12 ± 0,30	
		H3	9,89 ± 0,14		14,96 ± 0,25		12,30 ± 0,27		15,97 ± 0,42		12,91 ± 0,19		15,55 ± 0,35	
	BE	H1	12,04 ± 0,21		15,40 ± 0,27		15,58 ± 0,18		16,98 ± 0,29		16,10 ± 0,39		18,77 ± 0,16	
		H2	11,27 ± 0,19		15,40 ± 0,27		15,50 ± 0,22		17,05 ± 0,19		16,20 ± 0,21		18,18 ± 0,33	
		H3	10,58 ± 0,12		15,40 ± 0,27		13,13 ± 0,22		17,06 ± 0,97		13,94 ± 0,25		16,20 ± 0,24	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Procene genskih efekata prema aditivno-dominatnom modelu su date u tabeli 50.

Adekvatnost modela je potvrđena u tri slučaja: hibrida H2 u obe godine ispitivanja i hibrida H1 u 2012. godini. Značajnost je potvrđena kako za efekat proseka (m), tako i za aditivnost (d) i dominaciju (h) koja je imala više procenjene vrednosti.

Kod hibrida H3 u obe i hibrida H1 u 2011. godini, značajnim vrednostima scalling testova je dokazano postojanje epistaze te se za njih postavlja interakcijski model čiji su parametri prikazani u tabeli 51.

Tabela 50. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za dužinu klipa

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	15,19**	14,87**	14,22**	13,17**	12,61**	12,28**
[d]	1,71	1,94**	2,75**	1,79**	2,12**	2,50**
[h]	5,51**	6,00**	4,13**	4,93**	5,62**	3,55**
Scaling test						
A	1,09	0,28	-0,23	0,21	-0,33	0,80
B	2,44**	0,34	0,19	0,36	0,54	-0,90
C	-0,14	-1,41	-3,35**	1,59	0,21	-2,36**

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6 **, * - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Tabela 51. Interakcijski model analize proseka generacije za dužinu klipa

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	11,41**	14,87**	11,02**	13,17**	12,61**	10,14**
[d]	1,78**	1,94**	2,52**	1,79**	2,12**	2,45**
[h]	16,01**	6,00**	10,62**	4,93**	5,62**	7,98**
[i] (aa)	3,66*		3,31**			2,26*
[j] (ad)	-1,35		-0,42			1,70*
[l] (dd)	-7,18**		-3,28**			-2,17

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6 **, * - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Kod hibrida sa, u odnosu na one bez epistatičkih efekata uočene su veće procene dominacije (h) ali je ekspresija osobine redukovana nešto nižim efektom proseka (m) i pre svega postojanjem duplikatnog tipa epistaze između dominantnih gena (l). Pozitivan doprinos daje epistaza između aditivnih gena koja je značajna kod Hibrid H3 se ističe višim procenama aditivnog delovanja gena (d), ali i statistički značajnom epistazom između aditivnih i dominantnih gena (j) koja je bila komplementarnog tipa.

Komplementarni tip aditivni x aditivni epistaze i duplikatni dominantni x dominantni je u svojim istraživanjima je dobio i Todorović (1996). U saglasnostima sa ovim rezultatima su i radovi Sofi i sar. (2006), Shahrokhi i sar. (2013)

5.4.7 Broj redova zrna kukuruza

Srednje vrednosti ispitivanih generacija i njihove standardne greške za broj redova zrna po godini, lokaciji i hibridu su prikazane u tabeli 52.

P₂ generacija (ZPL6) prosečno ima najmanji broj redova zrna od sve tri linije (ZPL2, ZPL3 i ZPL4) na mestu prvog roditelja P₂, prosečno između 12,12 u Pančevu 2011. godine do 12,32 na istoj lokaciji u 2012. godini. Primetno je da nema variranja broj redova zrna kod P₂ u zavisnosti od lokacije ili godine, dok su linije u ulozi prvog roditelja imale smanjene vrednosti broja redova zrna u nepovoljnijoj 2012. u odnosu na prvu godinu ispitivanja. To je posebno bilo primetno za ZPL2, P1 generacija hibrida H1.

Očekivano, BC2 generacija povratno ukrštena sa ZPL6 koja je loš kombinator za posmatranu osobinu ima niže vrednosti od BC1. Činjenica da BC1 generacija ima veći broj redova zrna u odnosu maksimalno heterozigotnu F₁ generaciju već ukazuju na to da aditivni geni imaju poseban značaj u nasleđivanju ove osobine.

Tabela 52. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za broj redova zrna

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	15,68 ± 0,14		12,26 ± 0,07		15,81 ± 0,11		13,33 ± 0,14		13,73 ± 0,25		14,68 ± 0,07	
		H2	16,39 ± 0,29		12,26 ± 0,07		15,63 ± 0,16		13,24 ± 0,08		13,16 ± 0,19		14,90 ± 0,15	
		H3	16,86 ± 0,16		12,26 ± 0,07		16,07 ± 0,10		13,35 ± 0,13		13,80 ± 0,20		14,62 ± 0,11	
	PA	H1	15,00 ± 0,25		12,12 ± 0,06		14,78 ± 0,31		12,53 ± 0,07		13,57 ± 0,12		14,59 ± 0,16	
		H2	16,39 ± 0,19		12,12 ± 0,06		14,88 ± 0,08		13,02 ± 0,09		14,21 ± 0,15		14,66 ± 0,11	
		H3	16,34 ± 0,20		12,12 ± 0,06		15,28 ± 0,15		13,04 ± 0,21		14,24 ± 0,16		14,78 ± 0,16	
	BE	H1	15,43 ± 0,14		12,30 ± 0,18		15,08 ± 0,20		13,33 ± 0,08		13,67 ± 0,10		14,78 ± 0,10	
		H2	16,54 ± 0,06		12,30 ± 0,18		15,77 ± 0,13		13,77 ± 0,23		13,96 ± 0,15		14,59 ± 0,16	
		H3	17,24 ± 0,16		12,30 ± 0,18		16,26 ± 0,16		13,67 ± 0,16		14,74 ± 0,08		14,99 ± 0,25	
2012	ZP	H1	12,35 ± 0,19		12,28 ± 0,20		14,81 ± 0,19		12,74 ± 0,19		13,42 ± 0,17		14,76 ± 0,17	
		H2	14,58 ± 0,19		12,28 ± 0,20		14,52 ± 0,21		12,92 ± 0,11		14,22 ± 0,16		14,68 ± 0,17	
		H3	15,39 ± 0,17		12,28 ± 0,20		14,01 ± 0,37		12,67 ± 0,14		13,36 ± 0,31		14,68 ± 0,12	
	PA	H1	12,87 ± 0,21		12,32 ± 0,17		15,01 ± 0,14		12,69 ± 0,08		13,50 ± 0,16		14,66 ± 0,18	
		H2	14,81 ± 0,18		12,32 ± 0,17		14,86 ± 0,23		13,14 ± 0,20		13,82 ± 0,15		14,72 ± 0,13	
		H3	15,40 ± 0,22		12,32 ± 0,17		13,84 ± 0,29		13,12 ± 0,09		14,07 ± 0,27		14,46 ± 0,10	
	BE	H1	12,83 ± 0,44		12,25 ± 0,18		15,39 ± 0,11		12,72 ± 0,06		13,36 ± 0,17		14,74 ± 0,13	
		H2	14,91 ± 0,30		12,25 ± 0,18		15,29 ± 0,13		12,99 ± 0,06		14,00 ± 0,09		14,74 ± 0,17	
		H3	15,15 ± 0,28		12,25 ± 0,18		15,30 ± 0,18		12,89 ± 0,12		13,67 ± 0,14		14,52 ± 0,16	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Unutaralelni genski efekti procenjeni postavljanem aditivno-dominatnog modela su prikazani u tabeli 53.

Tabela 53. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za broj redova zrna

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	14,13**	14,36**	14,72**	13,14**	13,51**	13,47**
[d]	1,87**	2,05**	2,39**	1,41**	1,43**	1,76**
[h]	0,62	0,35	0,34	1,24*	1,01	0,78
Scalling test						
A	-0,71	-0,23	-0,03	-1,35**	-0,44	-1,03**
B	0,57	0,50	0,47	-0,59	0,45	-1,15*
C	-0,44	-0,79	0,30	-0,71	-0,13	-1,94**

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

*,** - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Može se primetiti da su procene delovanja gena u 2011.godini vrlo slične za sva tri ispitivana hibrida: visoko značajne vrednosti efekta proseka (m) i aditivnosti (d) i efekat dominantnih gena (h) bez statističke značajnosti. Nijedan od postavljenih scalling testova A, B, i C u 2011. godini nije bio značajan tako da se postojanje epistaze u nasleđivanju broja redova zrna u toj godini, može isključiti. Aditivno-dominatni model se prihvata kao adekvatan. Ovi rezultati su u saglasnosti sa rezultatima Babića (1995) koji ispitujući generacije dva hibrida, na dve lokacije i u dve godine niti u jednom slučaju nije utvrdio postojanje epistaze dok su najzveći značaj za nasleđivanje broja redova zrna imali aditivni geni.

Druga godina ispitivanja je donela nešto drugačiji rezultate za hibride H1 i H3. Za pomenute hibride su dobijene značajne vrednosti bar jednog scalling testa što podrazumeva odbacivanje aditivno-dominatnog i postavljanje interakcijskog model a proseka generacija (tabela 54). Kod hibrida H2 ni u drugoj godini nije dokazano postojanje epistaze, a ni značajnost dominacije (h) tako da su procene genskog efekta u obe godine ispitivanja saglasne. Todorović (1996) je takođe utvrdio postojanje epistaze u jednoj godini ispitivanja, ali ne i u drugoj.

Tabela 54. Interakcijski model analize proseka generacije za broj redova zrna

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	14,13**	14,36**	14,72**	14,67**	13,51**	14,06**
[d]	1,87**	2,05**	2,39**	1,16**	1,43**	1,55**
[h]	0,62	0,35	0,34	-3,32*	1,01	-1,93
[i] (aa)				-1,23		-0,24
[j] (ad)				-0,77		0,12
[l] (dd)				3,17**		2,43*

H1: ZPL2 x ZPL6, **H2:** ZPL3 x ZPL6, **H3:** ZPL4 x ZPL6

**, * - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Interakcijski model se postavlja samo za hibride H1 i H3 u drugoj godini ispitivanja, za ostale hibride i godine su prepisane vrednosti iz aditivno-dominatnog modela. Kod hibrida H1, primećujemo pored očekivano značajnog efekta proseka (m) i aditivnih gena (h) i značajan efekat dominacije negativnog predznaka. Takav efekat dominacije kompenzuje epistaza između dominantnih gena (l) koja je pozitivnog predznaka i visoko značajna. Ostala dva tipa dvogenske epistaze nisu pokazala značajnost.

Genski efekti kod drugog hibrida sa epistazom H3 su slični kao i kod prethodno opisanog hibrida. Razlika je u tome što efekat dominacije (h) negativnog predznaka nije značajan, dok je duplikatna epistaza između dominantnih gena (l) značajna na nivou od 5 posto.

Duplikatnu epistazu tipa dominantni x dominantni (l) je u svojim istraživanjima potvrdio i Wannows i saradnici (2015). Sofi i saradnici (2006) su u svojim istraživanjima dobili statistički beznačajne vrednosti aditivnosti (h) što je kompenzovano epistazom tipa aditivnost x aditivnost.

5.4.8 Broj zrna u redu kukuruza

Srednje vrednosti broj zrna u redu posmatranih genotipova po generaciji, lokaciji i godini su prikazane u tabeli 55. Godine ispitivanja su imale značajan uticaj u ispoljavanju ove osobine, sa znatno nižim vrednostima broja zrna u redu kod svih posmatranih generacija u sušnoj 2012. godini.

Tabela 55. Srednje vrednosti generacija ispitivanih hibrida za broj zrna u redu

GENERACIJA			P1		P2		BC1		BC2		F2		F1	
GOD	LOK	HIBRID	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
2011	ZP	H1	24,47 ± 0,31		32,52 ± 0,32		36,84 ± 0,47		39,71 ± 0,47		27,85 ± 0,80		38,62 ± 0,41	
		H2	22,59 ± 0,47		32,52 ± 0,32		32,62 ± 0,41		38,05 ± 0,73		32,52 ± 0,81		36,58 ± 0,92	
		H3	19,30 ± 0,27		32,52 ± 0,32		28,57 ± 0,51		36,17 ± 0,57		26,65 ± 0,86		32,40 ± 0,55	
	PA	H1	17,90 ± 0,67		29,33 ± 0,52		37,06 ± 0,63		40,93 ± 0,27		33,47 ± 1,06		42,06 ± 0,27	
		H2	18,18 ± 0,50		29,33 ± 0,52		31,51 ± 0,53		38,77 ± 0,71		33,09 ± 0,86		41,53 ± 0,72	
		H3	13,58 ± 0,41		29,33 ± 0,52		26,67 ± 0,52		36,59 ± 0,43		27,04 ± 1,02		35,68 ± 0,87	
	BE	H1	24,84 ± 0,43		37,07 ± 0,35		38,97 ± 0,65		43,45 ± 0,26		38,59 ± 0,62		43,26 ± 0,52	
		H2	22,67 ± 0,60		37,07 ± 0,35		34,26 ± 0,48		40,59 ± 0,64		35,64 ± 0,79		44,56 ± 0,64	
		H3	18,90 ± 0,27		37,07 ± 0,35		28,37 ± 0,57		38,67 ± 0,34		31,55 ± 1,04		37,78 ± 0,52	
2012	ZP	H1	12,58 ± 0,35		22,44 ± 0,66		26,79 ± 0,64		28,13 ± 1,01		28,51 ± 1,02		38,38 ± 0,75	
		H2	13,45 ± 0,34		22,44 ± 0,66		22,60 ± 1,08		27,33 ± 0,82		27,00 ± 0,67		38,31 ± 0,46	
		H3	11,54 ± 0,29		22,44 ± 0,66		18,72 ± 1,07		25,07 ± 1,07		22,12 ± 0,86		30,79 ± 1,09	
	PA	H1	14,71 ± 0,27		25,37 ± 0,61		28,97 ± 0,66		30,92 ± 0,83		27,48 ± 0,86		34,14 ± 0,59	
		H2	13,76 ± 0,27		25,37 ± 0,61		22,70 ± 0,65		28,93 ± 0,55		23,72 ± 0,96		36,25 ± 0,66	
		H3	13,71 ± 0,21		25,37 ± 0,61		18,85 ± 0,47		28,81 ± 0,74		21,45 ± 0,38		30,56 ± 0,58	
	BE	H1	16,79 ± 0,60		26,75 ± 0,89		28,58 ± 0,69		31,52 ± 0,54		30,33 ± 0,60		37,17 ± 0,54	
		H2	16,17 ± 0,59		26,75 ± 0,89		28,19 ± 0,63		32,25 ± 0,80		29,35 ± 0,55		35,92 ± 0,76	
		H3	14,25 ± 0,36		26,75 ± 0,89		21,69 ± 0,55		31,01 ± 1,32		25,09 ± 0,64		30,18 ± 0,74	

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

Poredeći roditeljske generacije primećuje se da P₂ (ZPL6) na svim lokacijama i u svakoj godini ima značajno više vrednosti zrna u redu od bilo koje linije u P₁ generaciji. Ti rezultati su očekivani znajući da je P₂ superirioran i za dužinu klipa, a te dve osobine su visoko korelirane.

Primetno je da linija ZPL4 ima najmanji broj zrna u redu i to osobinu prenosi u ostale generacije hibrida H3 čija je ona komponenta. Tako da su F₁ generacije sa najmanje zrna u redu upravo one od hibrida H3 u obe godine (Zemun Polje u 2011. i Bečej u 2012. godini). Očekivano BC₂ generacija nastala ukrštanjem F₁ hibrida sa drugim roditeljem P₂ (ZPL6) je imao veće vrednosti posmatrane osobine u odnosi na analognu BC₁ generaciju u koju su uneti dodatni geni ZPL2, ZPL3 ili ZPL4 linije koje imaju mali broj zrna u redu.

Procene genskih efekta prema aditivno-dominatnom modelu su prikazane u tabeli 56. i ukazuju na visoko značajne efekte proseka (m), aditivnosti (d) i dominacije (h) u nasleđivanju broja zrna u redu. Značajnost makar jednog scalling testa kod svakog hibrida i u obe godine ukazuje da je epistaza prisutna u svim posmatranim slučajevima. S tim u skladu se postavlja interakcijski model analize proseka generacija čiji su rezultati prikazani u tabeli 57.

Tabela 56. Aditivno-dominatni model analize proseka generacija za broj zrna u redu

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	28,86**	28,01**	25,83**	19,56**	18,95**	18,37**
[d]	4,92**	5,03**	7,61**	4,77**	4,57**	5,75**
[h]	13,91**	14,33**	11,00**	17,77**	16,70**	11,36**
Scalling test						
A	8,84**	4,81**	6,41**	-1,04	-6,10**	1,23
B	11,31**	3,04**	1,80	4,71**	-2,29	-4,00**
C	-4,60*	-1,48	-7,96**	2,40	-6,22**	-7,32**

H1: ZPL2 x ZPL6, **H2:** ZPL3 x ZPL6, **H3:** ZPL4 x ZPL6

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Posmatrajući osnovne genske efekte u interakcijskom modelu primećuje se da su dominantni geni imali veći značaj u nasleđivanju broja zrna u redu u svim slučajevima osim kod hibrida H2 i H3 u 2012. godini kod koga je procena efekta dominacije (h) bila čak bez statističke značajnosti.

Efekte aditivnih alela (d) iako manje vrednosti su bili statistički vrlo značajni u svim slučajevima. Što se tiče nealelne interakcije primetna je značajna epistaza između dominantnih gena i to duplikatnog tipa u 2011. godina. Ovi efekti su delovali redukujuće na visoke vrednosti dominacije kod sva tri hibrida u pomenutoj godini. Slične rezultate u vidu značajne duplikatne epistaze između dominantnih gena su u

svojim istraživanjima dobili Babić (1995) i Haq i saradnici (2013), ali i Todorović (1996) u slučaju dva hibrida na dve lokacije. S druge strane pozitivan doprinos u nasleđivanju zrna u redu je dala epistaza aditivni x aditivni koja je bila komplementarnog tipa. U 2012. godini su osim već pomenutih nižih vrednosti procena dominacije (h) primetne više procene proseka (m).

Tabela 57. Interakcijski model analize proseka generacije za za broj zrna u redu

GODINA	2011			2012		
HIBRID	H1	H2	H3	H1	H2	H3
EFEKAT GENA						
[m]	2,84	18,02**	9,35**	18,50**	21,84**	14,38**
[d]	4,98**	5,23**	7,06**	5,08**	5,20**	5,93**
[h]	83,39**	40,06**	50,32**	23,01**	4,42	17,91
[i] (aa)	24,76**	9,34**	16,17*	1,27	-2,18	4,55
[j] (ad)	-2,48*	1,77	4,61	-5,75**	-3,81	5,23**
[l] (dd)	-44,91**	-17,18**	-24,38*	-4,95	10,57*	-1,77

H1: ZPL2 x ZPL6, H2: ZPL3 x ZPL6, H3: ZPL4 x ZPL6

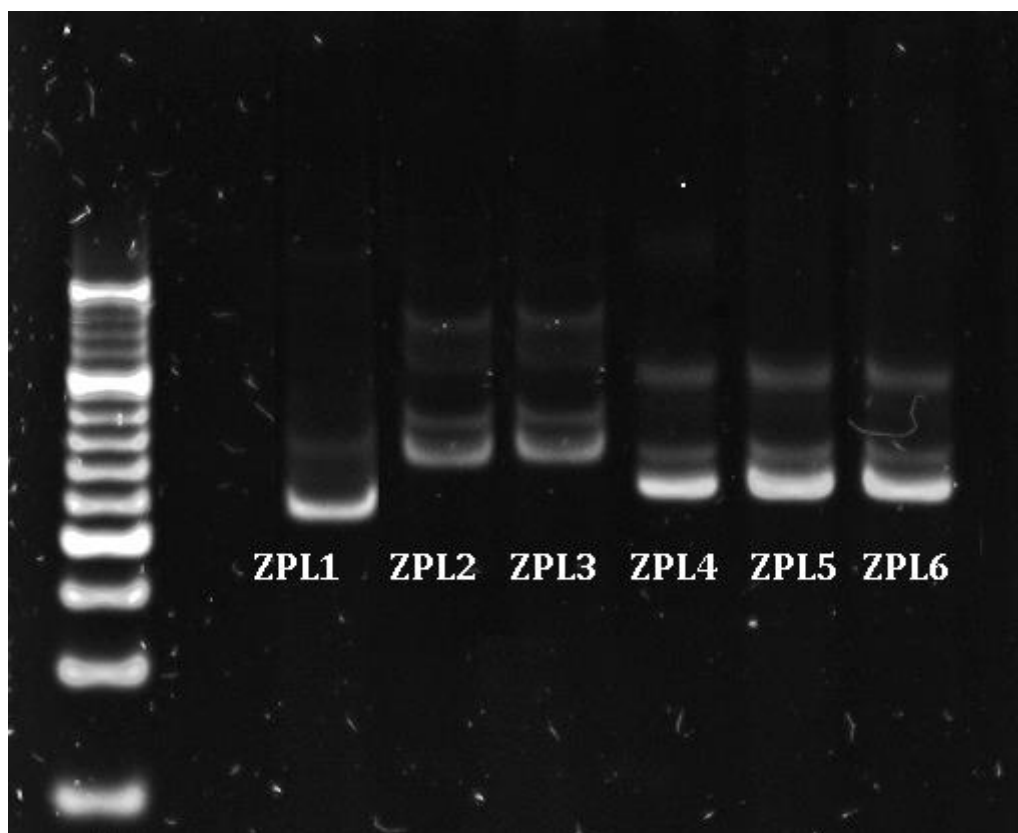
*,** - značajno pri p<0,05, odnosno p<0,01

Od epistatičkih efekata ističe se visokoznačajna epistaza između aditivnih i dominantnih gena (j) kod hibrida H1 i H2, s tim što se u prvom slučaju radi o efektu duplikatnog, a u drugom komplementarnog tipa. Duplikatnu epistazu aditivni x dominantni je u svom istraživanju utvrdio i Wannows i saradnici (2015). Hibrid H2 od epistatičkih interakcija se odlikuje interakcijom između dominantnih gena (l) komplementarnog tipa.

S druge strane u suprotnosti sa prikazanim su rezultati Shahrokhi i sar. (2013) koji je nije utvrdio postojanje epistaze u nasleđivanju broja zrna u redu.

5.5 GENETIČKA DIVERGENTNOST SAMOOPLODNIH LINIJA KUKURUZA

Genetički polimorfizam šest ispitivanih linija je utvrđen primenom SSR markera. Korišteno je 21 SSR markera koji su identifikovali ukupno 92 alela. U proseku su bila 4.38 alela po markeru, od toga 87 polimorfni alela, odnosno 4.14 po markeru. Slične rezultate primene SSR markera po istoj metodologiji su dobili Pavlov (2013) i Čamdžija (2014) koji je primenivši identičan set prajmera identifikovao ukupno 96 alela, od toga 85 polimorfni. Najviše alela su dali markeri bnlg 1443 i umc 1695, po šest svaki (slika 3).



Slika 3. SSR profil uzoraka dobijen upotrebom prajmera bnlg 1443

Rezultati ispitivanja genetičke distance (GD) samooplodnih linija kukuruza na osnovu rezultata dobijenih primenom i tumačenjem rezultata SSR markera su predstavljeni u tabeli 58.

Tabela 58. Genetička distanca (GD) ispitivanih samooplodnih linija kukuruza dobijena primenom SSR molekularnih markera

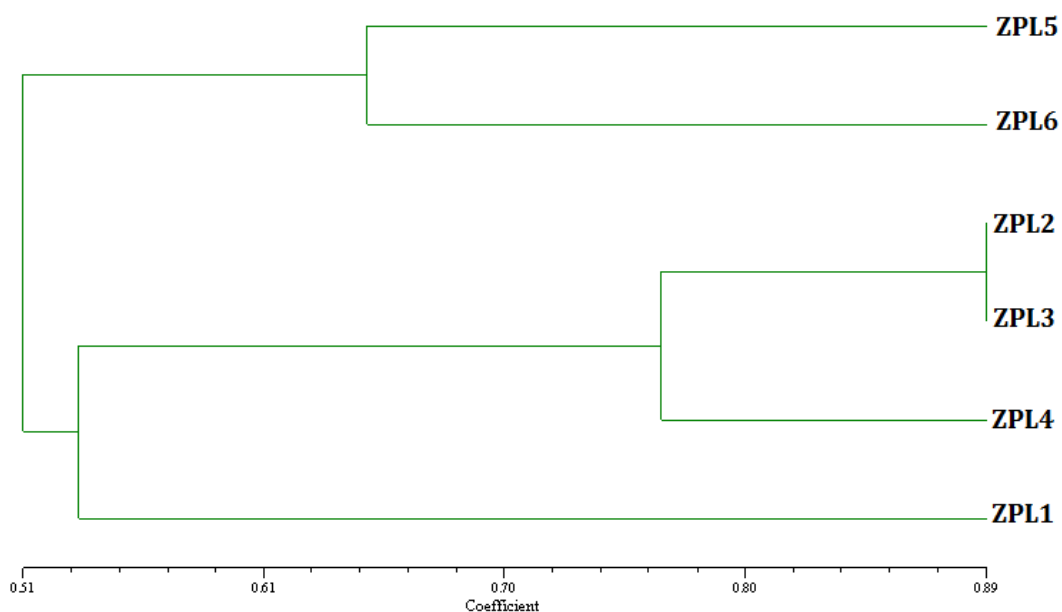
	ZPL1	ZPL2	ZPL3	ZPL4	ZPL5	ZPL6
ZPL1	1					
ZPL2	0.488	1				
ZPL3	0.488	0.11	1			
ZPL4	0.427	0.256	0.22	1		
ZPL5	0.549	0.439	0.451	0.402	1	
ZPL6	0.549	0.525	0.537	0.463	0.354	1

Najveća srodnost je zabeležena između linija ZPL2 i ZPL3 koje su genetički najmanje udaljene i imaju vrednost distance od 0.11. Takav rezultat jeste u saglasnosti sa saznanjem o poreklu te dve linije. Linija ZPL3 je izvedena od linije ZPL2 i sa njom deli veliki procenat njene germplazme. Linije ZPL2 i ZPL3 pokazuju srodnost i sa trećom linijom koja pripada BSSS heterotičnoj grupi ZPL4, i njihova genetička distanca iznosi 0.256 u slučaju ZPL2, odnosno 0.220 u slučaju linije ZPL3.

Mala vrednost genetičke distance (0.354) je utvrđena i između dve linije u ispitivanju koje pripadaju Lancaster heterotičnoj grupi: ZPL 5 i ZPL6.

ZPL1 je prosečno bila najudaljenija od svih ostalih linija, a posebno linija Lancaster grupe: ZPL5 i ZPL6. Između pomenutih linija i ZPL1 je utvrđena i najveća vrednost genetičke distance koja je iznosila 0.549.

Poznavajući ove podatke o distancama, konstruisan je dendrogram koji je linije svrstao u odgovarajuće klastere i subklastere (Slika 3.).



Slika 4. Dendrogram genetičke sličnosti ispitivanih linija

Dva osnovna subklastera razdvajaju *Lancaster* linije ZPL5 i ZPL6 od svih ostalih. Drugi subklaster se dalje deli na dva manja subsubklastera koji razdvajaju jedinu liniju nezavisne osnove ZPL1 od tri linije koje pripadaju BSSS heterotičnoj grupi ZPL2, ZPL3 i ZPL4. Taj subsubklaster se dalje deli na dve manje jedinice, jednu koja grupiše najrodnije linije ZPL2 i ZPL3 i drugi u kome je razvrstana ZPL4.

Tabela 59. Spearmanov koeficijent korelacije ranga između genetičke distance (GD) i heterozisa i posebnih kombinacionih sposobnosti (PKS) za prinos zrna kukuruza

GD		
GODINA	2011	2012
PKS	0.59*	0.5
HETEROZIS	0.4	0.61*

*,** - značajno pri $p < 0,05$, odnosno $p < 0,01$

Rezultati koeficijenta korelacije ranga po Spearman-u su pokazali visokoznačajnu korelaciju između genetičke distance (GD) i PKS za prinos zrna u 2011. godini koja je iznosila 0.59. U 2012. Godini značajna korelacija je utvrđena između genetičke distance i vrednosti heterozisa za prinos zrna u odnosu na boljeg roditelja. Korelacija ranga GD:PKS nije bila značajna u 2012. godini, a korelacija genetičke distance i heterozisa u 2011. godini.

Ovi rezultati su u saglasnosti sa rezultatima Pavlova (2013) koji je istu metodologiju primenio na setu srednjeranih i srednjekasnih samooplodnih linija i dobio visokoznačajne vrednosti korelacije između GD s jedne, i heterozisa i PKS za prinos zrna sa druge strane. Čamdžija (2014) s druge strane u svom istraživanju nije uspeo dokazati statističku značajnost korelacije genetičke distance i vrednosti heterozisa i PKS za prinos zrna na primeru seta od 18 samooplodnih linija (15 majki i 3 oca-testera).

Može se zaključiti da predviđanje heterozisa i prinosa na osnovu genetičke distance samooplodnih linija bilo pouzdano. Hibridne kombinacije ZPL2xZPL3 i ZPL3xZPL4 su se pored najlošijih performansi u ogledu, odlikovale i najmanjim vrednostima genetičke distance između roditelja (0.11, odnosno 0.22). S druge strane najprinosnije hibridne kombinacije ZPL4xZPL6, ZPL1xZPL5 i ZPL2xZPL6 su se

odlikovale i najvišim vrednostima genetičke distance dobijene primenom SSR markera.

Različiti autori navode, da visokoznačajne i pozitivne korelacije genetičke distance i heterozisa nisu uvek dovoljno pouzdan pokazatelj za predviđanje performansi određene hibridne korelacije i da u velikoj meri zavise i od porekla ispitivanog materijala (Mladenović Drinić i sar., 2002;2012, Reif i sar, 2003; Balestre i sar., 2008). Isti autori navode da visoku pouzdanost metod genetičke distance ima ako se ispituju hibridne kombinacije koje su dobijene ukrštanjem samo srodnih ili i srodnih i nesrodnih linija što je u ovoj disertaciji bio slučaj.

6. ZAKLJUČAK

U ovom istraživanju su izvedeni sledeći zaključci:

- Rezultati analize ANOVE su ukazali na značaj svih faktora u variranju osobina, a naročito faktor: godine. Sušna 2012. godina je uticala na smanjene prinosa i preko 50 posto kod ispitivanih linija i hibrida u odnosu na povoljniju 2011. godinu. Linija ZPL1 je imala najmanje procenta smanjena prinosa u 2012, u odnosu na 2011. godinu.

- Najprinosnija linija na svim lokacijama osim u Zemun Polju u 2012. godini je bila ZPL6 sa prosečnim prinosom na svim lokacijama od 4.448 t/ha i maksimalnim od 7.369 t/ha u Bečeju u 2011. Godini.

- Kao najprinosniji hibridi su se istakli ZPL4 x ZPL6, ZPL1 x ZPL5 i ZPL2 x ZPL6. Njihovi prosečni prinosi su bili vrlo ujednačeni i iznosili su 9,660; 9,659 i 9.652 t/ha. Svi prinosni hibridi su imali samoplodnu liniju iz Lancaster grupe (ZPL5 i ZPL6) kao očinsku komponentu.

-Ispitivanjem kombinacionih sposobnosti i utvrđivanjem odnosa opštih (OKS) i posebnih (PKS) kombinacionih sposobnosti za ispitivane osobine su dobijene procene o delovanju gena za te osobine. Odnos OKS/PKS za prinos zrna iznosio je 0,09 (2011) i 0,14, (2012), visinu biljke (0,47 u 2011; 0,56 u 2012) i visinu gornjeg klipa (0,44 u 2011; 0,56 u 2012) ukazuju na preovlađujući uticaj gena sa neaditivnim delovanjem na nasleđivanje ove osobine, dok je za ostale ispitivane osobine, a naročito broj redova zrna odnos značajno viši od jedinice (32,27 u 2011; 4,97 u 2012) što pokazuje da je nasleđivanje tih osobina pod kontrolom su aditivnih gena.

-Samooplodna linija ZPL6 je imala značajne OKS vrednosti za većinu ispitivanih osobina u obe godine ispitivanja i kao takva se može koristiti kao donor poželjnih alela u programima selekcije, posebno što vrednosti OKS za nepoželjnu visinu klipa kod ove linije nisu značajne.

-ZPL1 se istakla kao najbolji opšti kombinator za prinos zrna u sušnoj 2012. godini iako su njene vrednosti OKS za istu osobinu u 2011. godini bile bez značajnosti. S tim u vezi, se može oceniti da je ZPL1 nosilac gena za toleranciju na sušu.

-I pored toga što su linije ZPL2 i posebno ZPL3 imale značajne i negativne vrednosti za najveći broj ispitivanih osobina u obe godine, njihovi hibridi sa ZPL5 i ZPL6 pokazuju visoke vrednosti PKS za iste osobine. To još jednom dokazuje da je u ukrštanju jednog roditelja sa visokim i drugog sa niskim vrednostima OKS moguće i dalje dobiti superirano potomstvo.

-Analiza genetičke varijanse je ukazala na preovlađujući uticaj dominantnih komponenti varijacije (H_1 i H_2) za većinu ispitivanih osobina: prinos zrna, visina biljke, visina gornjeg klipa, dužina klipa.... Jedine osobine kod kojih je udeo aditivne varijanse bio veći je broj redova zrna i broj listova iznad klipa. Rezultati analize genetičke varijanse za ukupan broj listova kukuruza, dužinu klipa i broj zrna u redu nisu bili u saglasnosti sa rezultatima dobijenim analizom kombinacionih sposobnosti.

- Za sve ispitivane osobine osim broja redova zrna i broja listova iznad gornjeg klipa su dobijene niske vrednosti heritabilnosti u užem smislu i kretale su se od 0,051 za prinos zrna do 0,981 za broj redova zrna tokom 2011. godine; i od 0,178 za prinos zrna do 0,684 za broj listova iznad gornjeg klipa tokom 2012. godine. Vrednosti heritabilnosti u užem smislu su bile niske za osobine pod kontrolom gena sa dominantnim delovanjem.

-Analizom proseka generacije utvrđena je neadekvatnost aditivno-dominatnog modela genskih efekata za većinu ispitivanih osobina i time dokazano postojanje epistaze za te osobine.

- Duplikatna epistaza, naročito između gena sa dominantnim delovanjem (I) je relativno česta pojava i kao takva deluje redukujuće na osnovne genske efekte, što ne mora biti nužno štetno za osobine čije visoke fenotipske vrednosti nisu poželjne (visina biljka, visina klipa...). U tom kontekstu može se reći da duplikatnost deluje stabilizirajuće.

-Česta pojava duplikatne epistaze koja poništava osnovne genske efekte i maskira postojanje epistaze je i jedan od razloga nepreciznosti metoda dialelne analize u procenjivanju neaditivnog delovanja gena u nasleđivanju ispitivanih osobina.

-Niže vrednosti duplikatne epistaze između dominantnih gena (I) i postojanje epistaze komplementarnog tipa između aditivnih gena (i) su razlog zbog kojeg je hibrid H1 (ZPL2 x ZPL6) prinosniji u odnosu na druga dva.

- U analizi genetičke divergentnosti samooplodnih linija je korišćeno 21 SSR markera koji su identifikovali ukupno 92 alela. U proseku su bila 4.38 alela po markeru, od toga 87 polimorfni alela, odnosno 4.14 po markeru.

. Karakterizacija na nivou DNK je dala rezultate koji su bili u saglasnosti sa saznanjima o poreklu ispitivanih linija. Pravilno su razdvojene linije Lancaster heterotične pripadnosti od ostalih (BSS Si nezavisne) u dva glavna različita subklastera.

-Podaci o genetičkoj distance (GD) ispitivanih linija su bili pouzdani pokazatelj u predikciji heterozisa i performansi hibrida nastalih njihovim ukrštanjem što je potvrđeno visokoznačajnim vrednostima koeficijenta korelacije ranga (0.59 za korelaciju GD i PKS za prinos zrna u 2011. godini i 0.61 za korelaciju G Di heterozisa za prinos zrna u 2012. godini).

7. LITERATURA

Abas, A. M., A.N. M. Amin, S.I. Towfiq (2007): Estimation on heterosis, general and specific combining ability using diallel cross in maize (*Zea mays* L.). *Mesopotamia J. of Agric.* 35(3). p 1815 – 316

Abdel-Moneam, M. A.; A. N. Attia ; M. I. EL-Emery and E. A. Fayed (2009). Combining abilities and Heterosis for some agronomic traits in cross of maize. *Pakistan J. of Biol. Sciences*, 12 (5): 433-438.

Abuali A.I., Abdelmulla A.A., Khalafalla M.M., Idris A.E., Osman A.M. (2012): Combining Ability and Heterosis for Yield and Yield Components in Maize (*Zea mays* L.). *Australian Journal of Basic and Applied Sciences* 6(10): 36-41.

Akbar, M., M. Saleem, F. M. Azhar, M. Y. Ashraf, and R.Ahmad. (2008): Combining ability analysis in maize under normal and high temperature conditions. *J.Agric. Res.* 46(1): 261-277.

Allard R.W., 1956. The analysis of genetic-environmental interactions by means of diallel crosses. *Genetics*, 40, 305-19.

Amer E.A. (2005): Estimates of combining ability using diallel crosses among eight new maize inbred lines. *J. Aric. Res Tanta Univ.*, 31:67-73

Atanaw A., Nayakar N.Y., Wali M.C. (2003): Combining Ability, Heterosis and per se Performance of Height Characters in Maize. *Karnataka Journal of Agricultural Sciences* 16(1): 131-133.

Babić, V. M. Ivanović, M. Babić (2012): Nastanak i evolucija kukuruza i putevi uvođenja u naše krajeve. *Ratarstvo i povrtarstvo* 49: 92-104.

Babić M. (1993) Doktorska disertacija. Nasleđivanje prinosa zrna, zapremine kokičavosti i osobina važnih za kvalitet kukuruza kokičara (*Zea mays L. everta*) Novi Sad

Baker, R. F. (1984) Some of the open-pollinated varieties that contributed the most to modern hybrid corn. p. 1–20. In J.W. Dudley (ed.) Proc. 20th Annu. Illinois Corn Breeders School., Urbana, IL. 3–5 Mar. 1984. Univ. of Illinois, Urbana.

Balestre M., Machado J.C., Lima J.L., Souza J.C., Nóbrega Filho L. (2008): Genetic distance estimates among single cross hybrids and correlation with specific combining ability and yield in corn double cross hybrids. *Genetics and Molecular Research* 7 (1): 65-73.

Barat, C., M. Carena (2006): Classification of North Dakota maize inbred lines into heterotic groups based on molecular and testcross data. *Euphytica*, 151: 339-349.

Bateson W. (1909). Mendel's principle of heredity: a Defense. The University Press College

Bauman, L.F., 1959. Evidence of non-allelic gene interaction in determining yield, ear height and kernel row number in corn, *Agronomy Journal*, 51: 531-534.

Bello O.B., Abdulmalik S.Y., Afolabi M.S., Ige S.A. (2010): Correlation and path coefficient analysis of yield and agronomic characters among open pollinated maize 124 varieties and their F1 hybrids in a diallel cross. *African Journal of Biotechnology* 9(18): 2633-2639.

Benz B.F. (2001): Archaeological evidence of teosinte domestication from Guilá Naquitz, Oaxaca. *PNAS*, vol. 98 no. 4, 2104-2106

Borojević, S. (1981): Principi i metodi oplemenjivanja bilja, izd. Naučna knjiga, Beograd

Boćanski J., Z. Srečkov, and A. Nastić (2009): Genetic and phenotypic relationship between grain yield and components of grain yield of maize (*Zea mays* L.). - *Genetika*, Vol. 41, No. 2, 145 -154.

Boćanski J., Z. Srečkov, A. Nastasić, M. Ivanović, I. Đalović M. Vukosavljev (2010) Mode Of Inheritance And Combining Abilities For Kernel Row Number, Kernel Number Per Row And Grain Yield In Maize (*Zea Mays* L.) *Genetika*, Vol. 42, No. 1,167-176

Buckler ES, Holland JB, Bradbury PJ, Acharya CB, Brown PJ, Browne C et al. (2009). The genetic architecture of maize flowering time. *Science* 325: 714–718.

Bruce, A. B., 1910 The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 32: 627–628.

Byrne PF, McMullen MD, Snook ME, Musket TA, Theuri JM, Widstrom NW, Wiseman BR, Coe EH.(1996). Quantitative trait loci and metabolic pathways: genetic control of the concentration of maysin, a corn earworm resistance factor, in maize silks. *Proc Natl Acad Sci U S A*: 93(17):8820-5.

Cavalli, L.L. (1952): An analysis of lincage in quantitative inheritance (eds E.C.R. Reeve and C.H. Waddington), HMSO, London: 134-144

Chahal G.S., Singh T.H. and Virk D.S. (1991). Measurement and Utilization of Non-allelic Interaction in Plant Breeding. *Crop Improv. Soc. Inida, PAU.*, pp 63

Chen, Z.H., M. L. Lograno, A. L. Carpena, J. Lales (1996): Genetics of characters associated with drought resistance in maize (*Zea mays* L.). *Philipp. J. Crop Sci.* 21(3): 71-75.

Cockerham C. C. (1954) An Extension Of The Concept Of Partitioning Hereditary Variance For Analysis Of Covariances Among Relatives When Epistasis Is Present, GENETICS vol. 39 no. 6 859-882

Cook JP, McMullen MD, Holland JB, Tian F, Bradbury P, Ross-Ibarra J et al. (2012). Genetic architecture of maize kernel composition in the nested association mapping and inbred association panels. Plant Physiol 158: 824–834

Crow, J. F. (1948) Alternative hypotheses of hybrid vigor. Genetics 33: 477

Crow J.F. (1998). 90 years ago: The beginning of hybrid maize. Genetics 148: 923-928.

Čamdžija Z (2014) Kombinacione Sposobnosti ZaPrinos Zrna i Agronomska Svojstva Zp Inbred Linija Kukuruzna Doktorska disertacija. Poljoprivredni fakultet Zemun

Damerval C., Maurice A, Josse JM, de Vienne D. (1994). Quantitative trait loci underlying gene product variation: a novel perspective for analyzing regulation of genome expression. Genetics: 137(1):289-301.

Darwin C. (1876). The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom. John Murray: London, 482

Doebley J. , Stec A, Gustus C.(1995). Teosinte branched1 and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance. Genetics:141(1):333-46.

Duvick D.N. (1977): Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. Maydica 22: 187-196.

Duvick D.N., Smith J.S.C., Cooper M. (2004): Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. In: J. Janick (Ed.), Plant Breeding

Reviews. Part 2. Long Term Selection: Crops, Animals, and Bacteria, Vol. 24. John Wiley & Sons, New York. pp. 109-151.

Duvick D.N. (2005): Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.) *Maydica* 50: 193-202.

Duvick DN (2001). Biotechnology in the 1930s: the development of hybrid maize. *Nat Rev Genet* 2: 69–74.

East, E. M. 1908. Inbreeding in corn. Connecticut Agric. Exp. Stn. Rep. 1907: 419–28

Eberhart S.A. and Hallauer A.R (1967). Genetic Effects for Yield in Single, Three-way, and Double-Cross Maize Hybrids. *Crop Science*: Vol. 8 No. 3, p. 377-379

Eberhart, S. A., and A. R. Hallauer (1968): Genetic effects for yield in single, three-way, and double-cross maize hybrids. *Crop. Sci.* 8: 377-379

Edwards MD, Stuber CW, Wendel JF. (1987). Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. *Genetics*. 1987 May;116(1):113-25.

El-Badawy, M.E.M. (2013): Heterosis and combining ability in maize using diallel crosses among seven new inbred lines. *Asian J. Crop Sci.*, 5: 1-13

Eta-Ndu JT, Openshaw SJ (1999) Epistasis for grain yield in two F-2 populations of maize. *Crop Science* 39: 346–352 za triple test cross

Falconer, D. S. (1960). *Introduction to Quantitative Genetics*. The Ronald Press, New York, NY

Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay (1996): *Introduction to Quantitative Genetics*, Ed 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK.

Fedin, M.A., Silis, D.J. i Smirjaev, A.V. (1980): Statističke metode genetičkih analiza. Moskva, Kolos

Fenster, C.B., L.F. Galloway, and L. Chao. (1997): Epistasis and its consequences for the evolution of natural populations. *Trends Ecol. Evol.* 12:282-286.

Fisher R. A. (1918): The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. R. Soc. Edin.* 52, 399-433.

Fisher, R.A. (1946): *Statistical models for research workers.* Oliver and Boyd, Edinburgh

Gama, E.E.G., A.R. Hallauer, R.G. Ferrao and D.M. Barbosa, (1995): Heterosis in maize single crosses derived from a yellow Tuxpeno variety in Brazil. *Brazilian J. Genet.*, 18: 81-5

Garcia AAF, Wang S, Melchinger AE, Zeng Z-B (2008). Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. *Genetics* 180: 1707-1724.

Glamočlija, Đ. (2004): *Posebno ratarstvo*, Izdavačka kuća Draganić

Ghimire B., Timsina D. (2015): Analysis of Yield and Yield Attributing Traits of Maize Genotypes in Chitwan, Nepal. *World Journal of Agricultural Research* Vol. 3, No. 5, 2015, pp 153-162

Gichuru L., Njoroge K., Ininda J. and Lorroki P. (2011): Combining ability of grain yield and agronomic traits in diverse maize lines with maize streak virus resistance for Eastern Africa region. *Agric. Biol. J. N. Am.*, 2011, 2(3): 432-439

Griffing, B. (1956): Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems, *Australian J. Biol. Sci.*, 9: 463-493.

Hageman R.H., E.R. Leng, J.W. Dudley (1967): A biochemical approach to corn breeding. *Advan. Agron.* 19: 45-86.

Hallauer, A.R., and Miranda, J.B. (1981): Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames, USA.

Hallauer A.R. and Darrah L.L. (1985). Compendium of recurrent selection methods and their application, *Critical Reviews in Plant Sciences* 3(1):1-33.

Hallauer A.R., Miranda J.B. (1988): Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd ed. Iowa State University Press, Iowa, Ames. USA.

Hallauer A. R., (1990): Methods used in developing maize inbreds. *Maydica* 35 1-16

Hallauer, A.R. (2007) History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: Lessons from maize. *Crop Sci.* 47(S3):S5-S19.

Has I., I. Cabulea and V. Has (2000). Epistasis In Three-Way Crosses Involving Early And Late Inbred Lines Of Maize . *Romanian Agricultural Research*, Number 13 – 14

Hayman B.I. (1954): The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789-809.

Hayman B.I. (1958) The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics* 43:63-85

Hefny M. (2011): Genetic parameters and path analysis of yield and its components in corn inbred lines (*Zea mays* L.) at different sowing dates. *Asian Journal of Crop Science*3: 106-117.

Henry W.B., M.H. Blanco, D.E. Rowe, G.L. Windham, S.C. Murray and W.P. Williams (2014): Diallel analysis of diverse maize germplasm lines for agronomic characteristics. *Crop Sci.* 54:2547-2556

Hinze L.L. and R. Lamkey K.R. (2003): Absence of Epistasis for Grain Yield in Elite Maize Hybrids. *Crop Sci.* 43:46–56

Holland B.J. (2001). Epistasis in Plant Breeding. *Plant Breeding Reviews*, Vol 21

Hull, F. H., 1945 Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 37: 134–145.

Hussain M., Shah K N , Ghafoor A, Kiani TT and Mahmood T (2014) Genetic Analysis For Grain Yield And Various Morphological Traits In Maize (*Zea Mays L.*) Under Normal And Water Stress Environments. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 24(4)

Iqbal M., Khan K., Rahman H., Sher H. (2010): Detection of Epistasis for Plant Height and Leaf Area per Plant in Maize (*Zea Mays L.*) from Generation Means Analysis. *Maydica* 55: 33-39

Irshad-Ul-Haq M., Saif Ullah Ajmal, Muhammad Munir And Muhammad Gulfaraz (2010): Gene action studies of different quantitative traits in maize. *Pak. J. Bot.*, 42(2): 1021-1030

Irshad-Ul-Haq M., S. Ajmal , N. Kamal , S. Khanum, M. Siddique and M. Z. Kiani (2013): Generation mean analysis for grain yield in maize. *J. Anim. Plant Sci.* 23(4): p 1146-1151

Jalilian J., Delkhosh H. (2014):h How much, leaves near the ear contributeon yield and yield components of maize . *Cercetări Agronomice În Moldova Vol. XLVII , No. 2 (158)*

Jenkins M.T., (1978): Maize breeding during the development and early years of hybrid maize. pp. 13-28. In: D.B. Walden (Ed.), *Maize Breeding and Genetics*. John Wiley and Sons, New York.

Jinks, J. L. and B. I. Hayman (1953): The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics News Letter* 27: 48-54.

Jinks, J. L., (1954): The analysis of heritable variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39: 767-788.

Jinks, J.L. (1956): The F₂, and backcross generations from a set of diallel crosses. *Heredity* 10: 1-30.

Jinks J.L. and Jones R.M. (1958). Estimation of Components of Heterosis. *Genetics* 43, 223-234

Jones, D. F., 1917 Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* 2: 466-479.

Jones, D. F. (1918): The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. *Connectical Agric. Exp, Stn. Bull.* 207: 5-100.

Kabdal, M. K., S. S. Verma, A. Kumar, U. B. S. Panwar (2003): Combining ability and heterosis analysis for grain yield and its components in maize (*Zea mays* L.). *Indian J. Agric. Res.*, 37 (1): 39-43.

Kearsey, M. J., and J. L. Jinks. 1968. A general model of detecting additive, dominance, and epistatic variation for metrical traits. I. Theory. *Heredity* 23:403-9.

Kendall R. Lamkey, Bruce J. Schnicker And Albrecht E. Melchinger (1995) Epistasis in an elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. *Crop science* 35:1272-1281

Kojima, K. (1959): Role of epistasis and overdominance instability of equilibria with selection. *Proc. Nation. Academy Sci.*, 45: 984-989

Kumar T.S., D. M. Reddy, V. S. Naik, S. I. Parveen, P.V. Subbaiah (2012): Gene Action for Yield and Morpho-Physiological Traits in Maize (*Zea mays* L.) Inbred Lines. *Journal of Agr. Science* Vol. 4, No. 5; p 13-16

Kumar T.S., D. M. Reddy (2013): Heterosis and combining ability estimates for yield and yield components in maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Biotechnology and Bioengineering Research*. Volume 4, Number 5 (2013), pp. 509-510

Kump KL, Bradbury PJ, Wisser RJ, Buckler ES, Belcher AR, Oropeza-Rosas MA et al. (2011). Genome-wide association study of quantitative resistance to southern leaf blight in the maize nested association mapping population. *Nat Genet* 43: 163–168.

Lamkey K.R., Lee M. (1993): Quantitative genetics, molecular markers, and plant improvement. In: *Focused Plant Improvement: Towards Responsible and Sustainable Agriculture*, Imrie B.C. and J.B. Jacker (ed.), Proc. 10th Australian Plant Breeding Conf., Gold Coast, 18-23 April 1993. Australian Convention and Travel Service. Canberra. 104-15.

Lariepe A, Mangin B, Jasson S, Combes V, Dumas F, Jamin P et al. (2012). The genetic basis of heterosis: multiparental quantitative trait loci mapping reveals contrasted levels of apparent overdominance among traits of agronomical interest in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 190: 795–811. Rep., 5: 51-59.

Laurie CC, Chasalow SD, LeDeaux JR, McCarroll R, Bush D, Hauge B et al. (2004). The genetic architecture of response to long-term artificial selection for oil concentration in the maize kernel. *Genetics* 168: 2141–2155.

Li, Z. (1998). Molecular analysis of epistasis affecting complex traits. in book: *Molecular Dissection of Complex Traits*, Publisher: CRC Press, Boca Raton, New York, Editors: AH Paterson, pp.119-130

Mahantesh (2006): Combining ability of and heterosis analysis for grain yield components in single cross hybrids of maize (*Zea mays* L.). Degree of Master of Science.

Mather K. (1974). Non-allelic interactions in continuous variation of randomly breeding populations. *Heredity*, 32:414-419

Mather, K. And J.L.Jinks (1971): *Biometrical genetics*. Sec. Edition, Chapman and Hall, London

Matsuoka Y., Y. Vigouroux, M. Goodman, J. Sanchez G., E. Buckler and J. Doebley (2002): A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *PNAS* Vol 99, N 9

Melchinger, A.E. (1987): Expectation of means and variances of test-crosses produced from F₂ and backcross individuals and their selfed progenies. *Heredity* 59:105–115.

Melchinger, A.E. (1999). Genetic diversity and heterosis. p. 99–118.

Meseka S. and Ishaq J. (2012): Combining ability analysis among Sudanese and IITA maize germplasm. *J. Appl. Biosci.* 2012. Vol 57. 4198-4207

Meteorološki godišnjak 2011 i 2012. Hidrometeorološki zavod Republike Srbije

Mladenović Drinić, S., S. Trifunović, G. Drinić, K. Konstantinov (2002): Genetic divergence and its correlation to heterosis in maize revealed by SSR based markers. *Maydica* 47: 1-8.

Mladenović Drinić, S., Kostadinović, M., Ristić, D., Stevanović, M., Čamdžija, Z., Filipović, M., Kovačević, D. (2012): Correlation of yield and heterosis of maize hybrids and their parental lines with genetic distance based on SSR markers. *Genetika* 44(2): 399-408.

Mufti, M. U., M. Saleem, A. Hussain (2002): Diallel analysis of yield and yield components in maize (*Zea mays* L.). *Pakistan Journal Agric. Res.* 17(1): 22-26.

Nass L.L., Lima M. , Vencovsky R. and GalloP. B. (2000). Combining ability of maize inbred lines evaluated in three environments in Brazil. *Scientia Agricola*, 57(1), 129

Openshaw S., E. Frascaroli (1997) QTL detection and marker-assisted selection for complex traits in maize. "Proceedings of the 52nd Annual Corn and Sorghum Research Conference, 1997". pp. 44-53. ASTA (American Seed Trade Association), Washington, DC.

Pavlov J., Delić N., Šurlan-Momirović G., Branković G., Grčić N., Božinović S., Kandić V. (2012): Relationship between grain yield, yield components and morphological traits in maize (*Zea mays* L.). Proceedings. 47th Croatian and 7th International Symposium on Agriculture. February 13-17, 2012, Opatija, Croatia, pp: 304-307.

Pavlov J. (2013) Uticaj Sestrinskih Ukrštanja Na Prinos i Agronomske Osobine Kukuruzna (*Zea Mays* L.)- Doktorska disertacija. Poljoprivredni fakultet Zemun

Pekić v. (2001). Nasleđivanje komponenti prinosa zrna kukuruza (*Zea mays* L.) belog endosperma. Magistarska teza, Univerzitet u Novom Sadu. Poljoprivredni fakultet

Radić D (1872): Sve o kukuruzu. Društvo za poljsku privredu, Beograd

Rafiq Ch.M., Rafique M., Hussain A., Altaf M. (2010): Studies on heritability, correlation and path analysis in maize (*Zea mays* L.). *Journal of agricultural research* 48: (1):35-38.

Reif J.C., Melchinger A.E., Xia X.C., Warburton M.L., Hoisington D.A., Vasal S.K.,

Srinivasan G., Bohn M., Frisch M. (2003): Genetic distance based on simple sequence repeats and heterosis in tropical maize populations. *Crop Science* 43:

1275-1282.

Richey F. D. (1942): Mock-dominance and hybrid vigor. *Science* 96: 280.

Richey, F.D. (1945): Isolating better foundation inbreds for use in corn hybrids. *Genetics* 30:455-471.

Richey, F.D. (1950): Corn breeding. *Adv. Genet.* 3:159-192.

Robinson, H.F. (1996): Quantitative genetics in relation to breeding on centennial Mendelism. *Indian J. Genet. Plant Breed.*, 26: 171-187.

Rohlf F.J. (2000): NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.1. Exeter Software. Setauket. NY.

Rood S.B., R.I. Buzzell, L.N. Mander, D. Pearce, R.P. Pharis (1988): Gibberellins: A phytohormonal basis for heterosis in maize. *Science* 241: 1216-1218.

Rusell W.A. (1974): Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. pp. 81-101. In: 29th Ann. Corn and Sorghum Res. Conf. Vol. 29. American Seed Trade Association, Chicago, Illinois.

Russel W.A., (1993): Achievements of maize breeders in North America. pp. 225-233. In: P.S. Baenziger (Ed.), *International Crop Science. I.* Crop Science Society of America, Inc., Madison, WI

Sarac N., Nedelea G. (2013). Estimation of gene actions and genetic parameters for ear yield in maize. *JOURNAL of Horticulture, Forestry and Biotechnology.* Vol 17(2), 277- 280

Schnell, F. W. and Cockerham, C. C. (1992). Multiplicative vs. arbitrary gene action in heterosis. *Genetics*, 131: 461-469.

Searle, S.R. (1966): *Matrix algebra for biologists.* Wiley, New York

Sečanski M., T. Živanović, G. Todorović and G. Šurlan-Momirović (2004): Components of genetic variability and heritability of grain yield of silage maize. – Genetika, Vol. 36, No. 2, 121-131.

Shahroki M., S.K. Khorasani and A. Ebrahimi (2013): Study of genetic components in various maize (*Zeam mays L.*) traits, using generation mean analysis method. Int.J.Agron.Plant.Prod Vol. 4 (3), 405-412

Shull, G.H. (1908): The composition of a field of maize. Report of American breeders association 4: 296-301.

Shull, G.H. (1909): A pure-line method in corn breeding. Am.Breeders' Assoc.

Silva, H. P. and Moro, J.R. (2004): Diallel analysis of maize resistance to *Phaeosphaeria maydis*. Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.) 61,36-42.

Singh, R. P. and S. Singh 1992. Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. Indian J.Genet Plant Breed, 52: 369-375.

Smith, J.S.C., O.S. Smith, S.L. Bowen, R.A. Tenborg, and S.J. Wall.(1991). The description and assessment of distances between inbred lines of maize. III. A revised scheme for the testing of distinctiveness between inbred lines utilizing DNA RFLPs. Maydica 36:213–226.

Sofi P.A., Rather A.G., Venkatesh S. (2006): Detection of Epistasis by Generation Mean Analysis in Maiye Hybrids. Pakistan journal of Biological Science 9 (10): 1983-1986

Sprague, G.F. & Tatum, L.A. (1942). General vs specific combining ability in single crosses of corn. J. American Soc. Agron., 34, 923-932.

Sprague G.F., W.A. Russell, L.H. Penny, T.W. Horner (1962): Effects of epistasis on grain yield of maize. Crop Sci. 2: 205-208.

Srdić Jelena (2005): Procena genetičke srodnosti i kombinaciona sposobnost inbridovanih linija kukuruza (*Zea Mays L.*). Magistarski rad. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Novom Sadu

Srdić Jelena (2009): Genetička varijabilnost i kombinacione sposobnostisamoplodnih linija kukuruza šećerca (*Zea mays L. sacharata*). Doktorska disertacija. Poljoprivredni fakultet. Univerzitet u Novom Sadu

Tauz, D. and Renz, M. (1984): Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Research* 12, 4127–4138.

Tian F, Bradbury PJ, Brown PJ, Hung H, Sun Q, Flint-Garcia S et al. (2011): Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nat Genet* 43: 159–162.

Todorović, G. (1995): Genetički efekti heterozisa dialelnih hibrida kukuruza (*Zea mays L.*) F1 generacije, Magistarska teza, Poljoprivredni fakultet, Zemun.

Todorović, G. (1996): Genetički efekti heterozisa rodnosti zrna hibrida kukuruza F₁, F₂, BC₁ i BC₂ generacija. Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet, Zemun.

Trifunović V (1986): Četrdeset godina moderne selekcije kukuruza u Jugoslaviji. U: Genetika i oplemenjivanje kukuruza. Zbornik radova naučnog skupa, 11-12 decembar, Beograd Zemun, 5-46

Troyer, A.F. (2006): Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids. *Crop Sci.* 46:529–543.

Tsaftaris A.S., A.N. Polidoros (2000): DNA methylation and plantbreeding. *plant breed. rev.* 18: 87-176.

USDA-NASS, 2004 State Level Data for Field Crops: Grains. Corn: Area, Yield, Production, Price per Unit, and Value of Production [Online]. Available by NASS <http://www.nass.usda.gov:81/ipedb/grains.htm>

Vacaro E., J. Fernandes, B. Neto, D.G. Pegoraro, C.N. Nuss and L.H. Conceicao, (2002): Combining ability of twelve maize populations. *Pesq. Agropec. Bras., Brasilia*, 37: 67–72

Van Inghelandt, D., Melchinger A.E., Lebreton C., Stic B. (2010): Population structure and genetic diversity in a commercial maize breeding program assessed with SSR and SNP markers- Theoretical and Applied Genetics. Volume 120, Issue 7, pp 1289-1299

Vančetović J., Drinić G. (1993): Combining ability for yield components of local and synthetic populations of maize (*Zea mays* L.). *Genetika*, 35, 193-205.

Vasal, S.K., G. Srinivasan, G.C. Han and C.F. Gonzales, (1992): Heterotic patterns of eighty-eight white subtropical CIMMYT maize lines. *Maydica*, 37: 319–27

Visscher P.M., W.G. Hill and N.R. Wray (2008): Heritability in the genomics era -concepts and misconceptions. *Nature reviews. Genetics*. Vol 9 p 255-266

Wannows, A. A., Sabbouh M. Y., AL- Ahmad S. A.(2015): Generation Mean Analysis Technique for Determining Genetic Parameters for some Quantitative Traits in Two Maize Hybrids (*Zea mays* L.). *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, Volume 11, No.1

Wolf, D. P., and A. R. Hallauer. (1997): Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. *Crop Sci.* 37:763–70.

Wright S (1922) Coefficients of inbreeding and relationship. Am Nat 56:330–338

Xia, X. C.; Reif, J. C.; Hoisington, D. A.; Melchinger, A. E.; Frisch, M.; Warburton, M. L.(2004): Genetic Diversity among CIMMYT Maize Inbred Lines Investigated with SSR Markers. Crop Science. Vol.44, N6

Zarei B., Kahrizi D., Pour Aboughadareh A. and Sadeghi F. (2012): Correlation and path coefficient analysis for determining interrelationships among grain yield and related characters in corn hybrids (*Zea mays* L.). Intl J Agri Crop Sci. Vol., 4 (20), 1519-1522

Živanović T., Sečanski M., Šurlan-Momirović G., Prodanović S. (2005) Combining abilities of silage maize grain yield. Journal of Agricultural Sciences 50(1): 9-18.16(2):175-184.

Živanović T., Sečanski M., Prodanović S., Šurlan Momirović G. (2006): Combining ability of silage maize ear length. Journal of agricultural sciences 51(1): 15-24.

Živanović T., Sečanski M., Filipović M (2007): Kombinacione sposobnosti za broj redova zrna silažnog kukuruza. Selekcija i semesarstvo 13(3-4): 13-19.

Živanović T., Branković G., Radanović S. (2010): Combining abilities of maize inbred lines for grain yield and yield components. Genetika 42(3): 565-574.

BIOGRAFIJA KANDIDATA

Nikola Grčić je rođen 22.12. 1981. u Beogradu, gde je završio osnovnu i srednju školu. Diplomirao je na Poljoprivrednom fakultetu Univerziteta u Beogradu 2008., odsek za ratarstvo, sa prosečnom ocenom 8,97 i ocenom 10 iz diplomskog rad pod nazivom „Kvalitet semena italijanskog ljulja“. Doktorske studije na Poljoprivrednom fakultetu u Beogradu upisuje 2008. godine. Kao stipendista Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj bio je angažovan na projektu Ministarstva: TR 20007 „Razvoj tehnologije gajenja kukuruza sa ekološkim pristupom“ u Institutu za kukuruz „Zemun Polje“.

Od oktobra 2009. godine sklopio je radni odnos u Institutu za kukuruz „Zemun Polje“ u svojstvu mlađeg istraživača u Grupi za selekciju ranih hibrida kukuruza.

Autor je 34 naučno-istraživačka rada publikovana u naučnim i stručnim časopisima, kongresima i simpozijima. Govori engleski i francuski jezik.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а _____ Никола Грчић _____

број уписа _____ 08/2 _____

Изјављујем

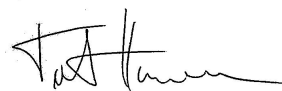
да је докторска дисертација под насловом:

„Генетичка анализа наслеђивања квантитативних особина кукуруза применом метода диалела и генерацијских просека“

- резултат сопственог истраживачког рада,
- да предложена дисертација у целини ни у деловима није била предложена за добијање било које дипломе према студијским програмима других високошколских установа,
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

Потпис докторанда

У Београду, 08.03.2016



Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора: Никола Грчић

Број уписа: 08/2

Студијски програм: Пољопривредне науке- Ратарство и повртарство

Наслов рада: „Генетичка анализа наслеђивања квантитативних особина кукуруза применом метода диалела и генерацијских просека“

Ментор : проф др Гордана Шурлан-Момировић

Потписани Никола Грчић

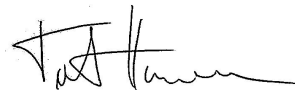
изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског звања доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

У Београду, 08.03.2016

Потпис докторанда



Прилог 3.

Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

„Генетичка анализа наслеђивања квантитативних особина кукуруза применом метода диалела и генерацијских просека“

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

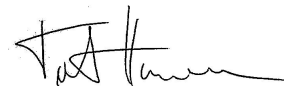
Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство
2. Ауторство - некомерцијално
3. Ауторство – некомерцијално – без прераде
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима
5. Ауторство – без прераде
6. Ауторство – делити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на полеђини листа).

У Београду, 08.03.2016

Потпис докторанда



1. Ауторство - Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.
2. Ауторство – некомерцијално. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.
3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.
4. Ауторство - некомерцијално – делити под истим условима. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.
5. Ауторство – без прераде. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.
6. Ауторство - делити под истим условима. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.