

UDK

METODE REKURENTNE SELEKCIJE I EKSPLOATACIJA HETEROZISA KUKURUZA

ŽIVANOVIĆ T., ŠURLAN MOMIROVIĆ GORDANA I KRSTANOVIĆ S.¹

Izvod: Metode rekurentne selekcije imaju za cilj poboljšanje agronomskih vrednosti populacija uz postepeno povećanje frekvencije poželjnih alela osobina i održavanje genetičke varijabilnosti. U procesu selekcije neophodna je dovoljna genetička varijabilnost koja će omogućiti ovim populacijama da budu iskorišćene u procesu dugotrajnog oplemenjivanja. Stvaranje hibrida je u direktnoj vezi sa visokim heterozisom. Nivo heterozisa između dve populacije je uslovljen njihovom genetičkom konstitucijom i divergentnošću. Inbred linije koje daju visok heterozis u hibridnim kombinacijama su poreklom iz različitih populacija, genetički udaljenih, koje čine heterotične parove. Cilj ovog rada je: (i) da pokaže efekte rekurentne selekcije pri stvaranju hibrida, (ii) da pokaže promene u heterozisu pri različitim metodama rekurentne selekcije, (iii) da uporedi razlike pri inter i intra populacijskoj rekurentnoj selekciji i (iiii) da na osnovu ovih rezultata predloži novi modifikovani metod rekurentne selekcije. Obzirom na različitu efikasnost recipročne rekurentne selekcije (RRS) i half-sib rekurentne selekcije (HSRS) u inter i intra populacijskoj rekurentnoj selekciji, neophodno je primenjivati novi modifikovani metod rekurentne selekcije (test-cross half-sib rekurentnu selekciju, tj. TCHSRS). Ovaj metod selekcije u manjem procentu povećava heterozis nego RRS, ali poboljšanje međupopulacijskih hibrida i populacija per se je veće nego posle primene RRS i HSRS. TCHSRS metod se sastoji u tome da se jedna (prva) populacija koristi kao tester za drugu populaciju, te se poboljšava putem inter-populacijske rekurentne selekcije, dok se druga populacija poboljšava primenom intra-populacijske selekcije. Iz tih razloga ovaj modifikovani metod može biti nova strategija za postizanje savremenih zabteva u oplemenjivanju.

Ključne reči: kukuruz, heterozis, rekurentna selekcija, rekurentna selekcija, polusrodnici.

UVOD: Metode rekurentne selekcije su nastale sa ciljem poboljšanja agronomskih važnih osobina populacija uz postepeno povećanje frekvencije poželjnih alela i održavanje genetičke varijabilnosti (Coors, 1999). Da bi se ostvarili ovi ciljevi neophodno je vršiti ocenjivanje potomstava, selekcionisanje i rekombinovanje kroz cikluse. Poboljšane populacije rekurentnom selekcijom mogu biti superiorno popravljene verzije koje imaju dovoljno genetičke varijabilnosti osobina za nastavljajanje selekcionog procesa. Ovakve populacije se mogu koristiti kao baza za dugoročne selekzione programe (Coors, 1999). Stvaranje hibrida je povezano sa visinom heterozisa, koji se ispoljava na bazi kombinacionih sposobnosti inbred linija. Za efikasnije iskorišćavanje heterozisa populacije

se grupišu u heterotične parove i grupe (Živanović i sar., 1994), koje se određuju na bazi njihovog međusobnog ukrštanja. Što je nivo heterozisa viši to su date populacije bolji heterotični parovi. Komercijalni hibridi nastaju ukrštanjem inbred linije poreklom iz različitih populacija, tj. iz heterotičnih grupa.

Rekurentna selekcija ima efekat u postepenom, postupnom, poboljšanju populacija (Smith, 1983; Hallauer i sar., 1988.). Takođe, rekurentna selekcija može poslužiti za dobijanje linija i hibrida kroz cikluse (Russell, 1985; Betran i Hallauer, 1996.). Dakle, programi rekurentne selekcije su povezani sa programima selekcije hibrida, jer poboljšane populacije mogu biti iskorišćene kao izvor nesrodnih inbred linija dobijenih najčešće reSelekcijom linija preko pedigri metoda selekcije.

Pregledni rad (Review paper)

¹Dr TOMISLAV ŽIVANOVIĆ docent; dr GORDANA ŠURLAN MOMIROVIĆ, profesor; Poljoprivni fakultet Univerziteta u Beogradu, Dr SAŠA KRSTANOVIĆ, naučni saradnik; INI Agroekonomik, Beograd

Cilj ovog rada je da pokaže promene heterozisa pod uticajem različitih metoda rekurentne selekcije, da uporedi razne metode rekurentne selekcije i da na bazi rezultata predloži najbolje metode, kao i da da neke modifikacije već postojećih metoda rekurentne selekcije.

Da li rekurentna selekcija može da poboljša međupopulacijske hibride?

Rekurentna selekcija se može koristiti za stvaranje hibrida, tj. za dobijanje novih, boljih verzija inbred linija iz sintetičkih populacija. Za ocenu efikasnosti rekurentne selekcije na poboljšanje hibrida posmatraćemo dve genetički različite populacije (P_1 i P_2). Njihove početne ciklus obeležimo sa P_{10} i P_{20} , a n -ti ciklus rekurentne selekcije sa P_{1n} i P_{2n} .

Očekivani prosek populacija su P_{10} , P_{20} , odnosno P_{1n} i P_{2n} . Očekivani prosek hibrida (OPH) među početnm populacijama će biti: $OPH_0 = (P_{10} + P_{20})/2 + b_0$, a među popravljenim populacijama posle n ciklusa rekurentne selekcije: $OPH_n = OPH_0 + n(ORS_1 + ORS_2)/2 + n\Delta b$, gde je b_0 = početni heterozis, Δb = promena heterozisa u toku selekcije i ORS_1 i ORS_2 = odgovor na rekurentnu selekciju jedne odnosno druge

$$\Delta OOPHS = OPH_n + OPHS_n (OPH_0 + OPHS_0)$$

$$\Delta OOPHS = OPH_n + OPHS_n OPH_0 - OPHS_0$$

$$\Delta OOPHS = OPH_0 + n(ORS_1 + ORS_2)/2 + n\Delta b + i\sigma_{Gn}^2/\sigma_{Fn} - OPH_0 - i\sigma_{Go}^2/\sigma_{Fo}$$

$$\Delta OOPHS = n(ORS_1 + ORS_2)/2 + n\Delta b + i\sigma_{Gn}^2/\sigma_{Fn} - i\sigma_{Go}^2/\sigma_{Fo}$$

$$\Delta OOPHS = n((ORS_1 + ORS_2)/2 + \Delta b) + i\sigma_{Gn}^2/\sigma_{Fn} - i\sigma_{Go}^2/\sigma_{Fo}$$

ako se pretpostavi da u toku selekcionog procesa nije došlo do smanjenja interpopulacione fenotipske varijanse, σ_{Fn}^2 σ_{Fo}^2 , onda

$$\Delta OOPHS = n((ORS_1 + ORS_2)/2 + \Delta b) + i/\sigma_{Fn} (\sigma_{Gn}^2 - \sigma_{Go}^2),$$

Sve ovo ukazuje da poboljšanje međupopulacijskih hibrida zavisi od poboljšanja populacija *per se*, a povećanje njihovog heterozisa zavisi od održavanja i/ili povećanja interpopulacione genetičke varijanse Šurlan i sar, 1996). Polazeći od pretpostavke da rekurentna selekcija nije značajnije smanjila varijabilnost populacija koje se popravljaju možemo pretpostaviti da je pored približno jednakih vrednosti interpopulacionih fenotipskih varijansi postoji i približno jednake interpopulacione genotipske varijanse. U slučaju da je ova pretpostavka ispunjena imamo σ_{Gn}^2 σ_{Go}^2 , te će prethodni izraz biti:

populacije. Odgovor na rekurentnu selekciju za heterozis će biti: $ORS(b) = ORS(OPH - (P_{1n} + P_{2n})/2)$, gde je ORS = odgovor na selekciju, OPH = očekivana prosečna vrednost osobine međupopulacijskih hibrida.

Odgovor na pojedinačna ukrštanja selekcija ($OPHS$) originalnih odnosno popravljenih populacija metodama rekurentne posle n ciklusa selekcije biće: $OPHS_0 = i\sigma_{Go}^2/\sigma_{Fo}$, odnosno $OPHS_n = i\sigma_{Gn}^2/\sigma_{Fn}$, gde jc: i = standardni selekcionni diferencijal, σ_{Go}^2 i σ_{Gn}^2 = interpopulaciona genetička varijansa, σ_{Fo} i σ_{Fn} , interpopulaciona fenotipska varijansa.

Očekivani odgovor pojedinačnih ukrštanja selekcionisanih ($OOPHS$) originalnih i popravljenih populacija se mogu izračunati na osnovu formula: $OOPHS_0 = OPH_0 + OPHS_0$ za originalne populacije i $OOPHS_n = OPH_n + OPHS_n$, a za hibride posle n ciklusa rekurentne selekcije. Iz ovoga sledi da je $OOPHS_n = OPH_0 + n((ORS_1 + ORS_2)/2 + \Delta b) + OPHS_n$. Razlika između očekivanih odgovora pojedinačnih ukrštanja originalnih i popravljenih populacija se može izraziti: $\Delta OOPHS = OOPHS_n - OOPHS_0$, odavde sledi posle zamene:

se prethodna jednakost može izraziti na sledeći način:

$$\Delta OOPHS = n((ORS_1 + ORS_2)/2 + \Delta b), \text{ tj.}$$

$\Delta OOPHS = n((ORS_1 + ORS_2)/2) + n\Delta b$, te je poboljšanje hibrida direktno zavisi od odgovora na rekurentnu selekciju. Suprotno ovome je ako je interpopulaciona genetička varijansa smanjena zbog delovanja rekurentne selekcije $\sigma_{Gn}^2 < \sigma_{Go}^2$, te imamo da je $\Delta OOPHS < n((ORS_1 + ORS_2)/2 + \Delta b)$, tj. $\Delta OOPHS < n((ORS_1 + ORS_2)/2) + n\Delta b$. Ovo nam ukazuje, da u slučaju kada se smanjuje interpopulaciona genetička varijansa, nije moguće vršiti poboljšanje hibrida i heterozisa. Stoga održavanje interpopulacione genetičke varijanse za vreme rekurentne selekcije je

veoma važno za poboljšanje međupopulacijskih hibrida i njihove heterotične interakciji. Iz tih razloga uticaj selekcionera je jasan i nedvosmislen, jer moraju naći kompromis između selekcionog intenziteta i efektivnog nivo poboljšanja populacija sa ciljem izbegavanja smanjenja genetičke varijanse usled velikog intenziteta selekcije i slučajnog genetičkog drifta (Živanović, 1997a).

Kakva je efikasnost inter- i intra populacionih metoda rekurentne selekcije?

Metode rekurentne selekcije mogu obuhvatiti poboljšanje samo jedne populacije ili međupopulacijsku popravku. U početnim fazama razvoja metoda rekurentne selekcije istican je njihov značaj za poboljšanje populacija *per se*, a kasnije i za međupopulacijsko poboljšanje. Promene nastale kao rezultat delovanja metoda bilo inter- ili intrapopulacione rekurentne selekcije kod populacionih ukrštanja i populacija *per se* su poželjne kao indirektni odgovori na ove

$$\sigma^2_{A12} = \sigma^2_{A11} + \sigma^2_{\tau12} + 4 Cov_{(A1\tau12)} \quad i \quad \sigma^2_{A21} = \sigma^2_{A22} + \sigma^2_{\tau21} + 4 Cov_{(A2\tau21)}$$

Aditivne genetičke kovarijanse intra- i interpopulacionih genotipova (σ^2_{A1A2} i σ^2_{A2A1}) se mogu dobiti na osnovu izraza:

$\sigma^2_{A1A2} = \sigma^2_{A11} + 2Cov_{(A1\tau12)}$ i $\sigma^2_{A2A1} = \sigma^2_{A22} + 2Cov_{(A2\tau21)}$, gde je: σ^2_{A11} i σ^2_{A22} su interpopulacione aditivne varijanse, $\sigma^2_{\tau12}$ i $\sigma^2_{\tau21}$ su devijacije varijanse od intra- i intrapopulacionih aditivnih efekata i $Cov_{(A1\tau12)}$ i $Cov_{(A2\tau21)}$ su kovarijanse intrapopulacionih aditivnih efekata sa odstupanjem od intra i interpopulacionih aditivnih efekata.

$$\sigma^2_{\tau12} = 8pq(p-r)^2d^2 \quad i \quad \sigma^2_{\tau21} = 8r\sigma(p-r)^2d^2;$$

$$Cov_{(A1\tau12)} = 2pq(p-r)a_1d \quad i \quad Cov_{(A2\tau21)} = 2r\sigma(r-p)a_2d.$$

Te će za $p > r$ biti $Cov_{(A1\tau12)} > 0$ i $Cov_{(A2\tau21)} < 0$, a za $p < r$ biti $Cov_{(A1\tau12)} < 0$ i $Cov_{(A2\tau21)} > 0$. Takođe za osobine čiji se stepen dominacije približava jedinici važi ovaj odnos $\sigma^2_{\tau} > Cov_{A\tau} > 0$. Takva osobina je prinos kukuruza (Souza, 1993).

$$ORS_{RRS} \quad ORS_{HS} = i_1(\sigma^2_{\tau12} + 2Cov_{A1\tau12})/4\sigma_F + i_2(\sigma^2_{\tau21} + 2Cov_{A2\tau21})/4\sigma_F$$

Za populacije *per se*:

$$ORS_{RRS} \quad ORS_{HS} = i_1Cov_{A1\tau12}/\sigma_F \text{ za prvu i}$$

$$ORS_{RRS} \quad ORS_{HS} = i_2Cov_{A2\tau21}/\sigma_F \text{ za drugu}$$

populaciju *per se*;

Za heterozis:

metode selekcije. To je pokazalo da poboljšanje međupopulacijskih hibrida zavisi od popravke populacija *per se* i heterozisa uz održavanje genetičke varijanse za vreme rekurentne selekcije (Todorović i sar., 1997 i Todorović i sar., 1997). Prema tome poređenje inter- i intrapopulacione rekurentne selekcije su neophodna za ocenu njihove efikasnosti u poboljšanju heterozisa i populacija *per se*.

Ako nastavimo da posmatamo već navedene dve genetički divergentne populacije (P_1 i P_2) u stanju genetičke ravnoteže, posle delovanja recipročne rekurentne selekcije polusrodnika (*HSRRS*; Comstock i sar., 1949.) i intrapopulacione rekurentne selekcije polusrodnika (*HSRS*; Empig i sar., 1972.) Obe selekzione metode koriste *HS* potomstvo polusrodnika (inter i intra) za selekciju, a S_1 potomstva za ocenu rekombinacija gena (Živanović, 1997a). Takođe u ovim razmatranjima polazimo od pretpostavke da su inter- i intrapopulacione fenotipske varijanse jednake, te se interpopulaciona genetička varijansa (σ^2_{A12} σ^2_{A21}) može prikazati:

Za jedan lokus, tj. za dvoalelni model gde p predstavlja frekvenciju poželjnih, a q predstavlja frekvenciju nepoželjnih alela u prvoj populaciji, dok r predstavlja frekvenciju poželjnih, a σ nepoželjnih alela u drugoj populaciji. Sa a i d se obeležava polovina razlike genetičke vrednosti između homozigota i heterozigota, a sa a_1 i a_2 aditivni efekti jedne odnosno druge populacije. Na osnovu ovih parametara varijansa i kovarijanse se računaju:

Razlike u odgovoru na interpopulacionu *RRS* i na intrapopulacionu *HSRS* rekurentnu selekciju za hibride, populacije *per se* i heterozis između *HS* inter- i intrapopulacijske rekurentne selekcije su:

Za međupopulacijske hibride:

$$ORS_{RRS} \quad ORS_{HS} = i_1\sigma^2_{\tau12}/4\sigma_F + i_2\sigma^2_{\tau21}/4\sigma_F$$

Direktni i indirektni očekivani odgovori na interpopulacionu (*RRS*) i intrapopulacionu (*HSRS*) selekciju i očekivane promene

heterozisa formulisane preko parametara σ_v^2 , σ_p^2 , σ_A^2 i Cov_{At} su date u tabeli 1 i 2.

Tab. 1. Direktni i indirektni odgovori na recipročnu rekurentnu selekciju (RRS) i half-sib rekurentnu selekciju (HSRS)

Tab. 1. Direct and indirect responses to reciprocal recurrent selection (RRS) and half-sib recurrent selection (HSRS)

	RESPONSE (ODGOVOR)
Popualtion crosses	RRS - $i_1(s^2_{(A11)} + s^2_{(I12)} + 4Cov_{(A1I12)})/4s_{F12} + i_2(s^2_{(A22)} + s^2_{(I21)} + 4Cov_{(A2I21)})/4s_{F21}$
Populacioni hibridi	HSRS - $i_1(s^2_{(A11)} + s^2_{(I12)} + 2Cov_{(A1I12)})/4s_{F12} + i_2(s^2_{(A22)} + s^2_{(I21)} + 2Cov_{(A2I21)})/4s_{F21}$
Population 1 (P ₁)	RRS - $i_1(s^2_{(A11)} + 2Cov_{(A1I12)})/2s_{F12}$
Populacija 1 (P ₁)	HSRS - $i_1s^2_{(A11)}/2s_{F12}$
Population 2 (P ₂)	RRS - $i_2(s^2_{(A22)} + 2Cov_{(A2I21)})/2s_{F21}$
Populacija 2 (P ₂)	HSRS - $i_2s^2_{(A22)}/2s_{F21}$
Heterosis (h)	RRS - $i_1(s^2_{(A11)} + 2Cov_{(A1I12)})/4s_{F12} + i_2(s^2_{(A22)} + 2Cov_{(A2I21)})/4s_{F21}$
Heterozis (h)	HSRS - $i_12Cov_{(A1I12)}/4s_{F12} + i_22Cov_{(A2I21)}/4s_{F21}$

Tab. 2. Odgovori populacija per se, populacioni hibrida i heterozis na recipročnu rekurentnu selekciju za prinos kukuruza (Souza, 1999; modifikovano)

Tab. 2. Responses for populations per se, population crosses and heterosis following reciprocal recurrent selection for grain yield in maize (Adapted from Souza 1999)

Populations Populacije	Number of cycles Broj ciklusa	Response(%) / cycleodgovor(%) / ciklusu		Heterosis (%) Heterozis (%)	
		Population Populacije	Population crosses Populacioni hibridi	h ₀	h _n
BS10 ⁽¹⁾	8	3.0	7.6	2.5	21.1
BS11 ⁽¹⁾	8	1.6			
Jarvis ⁽²⁾	10	2.4	2.0	13.5	29.2
I Chief ⁽²⁾	10	-0.9			
BSSS ⁽³⁾	7	2.2	3.6	29.3	41.6
SCB1 ⁽³⁾	7	0.7			
NSS ⁽⁴⁾	2	4.1	6.0	13.8	27.4
NBS ⁽⁴⁾	2	-3.4			
NSS ⁽⁴⁾	2	4.1	2.6	11.2	26.4
NKS ⁽⁴⁾	2	-1.4			

⁽¹⁾Hallauer (1989); ⁽²⁾Moll i Hanson (1984); ⁽³⁾Hallauer i sar., (1983); ⁽⁴⁾West i sar., (1980)

Na osnovu direktnih i indirektnih odgovora na selekciju i razlika između inter i intrapopulacione selekcije vidi se jasno da se od recipročne rekurentne selekcije očekuje veća efikasnost nego od HSRS za poboljšanje međupopulacijskih hibrida, jedne od populacija i heterozisa, ali RRS je manje efikasna od HSRS za poboljšanje druge populacije, naročito za popravku osobina čiji stepen dominacije teži odnosu $d/a = 1$, jer je $\sigma_v^2 > \sigma_A^2 > Cov_{At}$ (Souza, 1993). Prema tome, efikasnost RRS će biti veća kod populacija koje sadrže veću frekvenciju poželjnih alela, jer je $Cov_{At} > 0$, ali će HSRS biti efikasnija u poboljšanju populacija koje imaju nižu frekvenciju poželjnih alela, jer je $Cov_{(At)} < 0$.

Može se zaključiti da očekivani odgovor na RRS u povećanju heterozisa zavisi od dva parametra σ_v^2 i Cov_{At} , a selekcijom uglavnom dolazi do povećanja ovih parametara, a samim tim se i sam odgovor na selekciju povećava. Odgovor na HSRS zavisi samo od Cov_{At} i stoga je selekcijom moguće kako njegovo povećanje, tako i smanjenje. Ako su populacije genetički divergentne, tj. $p > r$ imamo da je $Cov_{A2I21}/Cov_{A1I12} > 0$, sa broiocom približno jednakim nuli ili negativnim promene heterozisa preko HSRS će se približavati nuli ili biti negativne. Prethodna teorijska tumačenja rezultata rekurentne selekcije pokazuju da će RRS povećati heterozis, a intrapopulaciona selekcija će smanjiti

heterozis. To potvrđuje više istraživača (Moll i sar., 1976; Souza i Miranda, 1985; Jiang i sar., 1990). Promene heterozisa usled rekurentne selekcije zavisi od razlika između nivoa poboljšanja međupopulacijskih hibrida i populacija *per se* (Živanović i sar., 1998). *RRS* je efikasniji u poboljšanju populacijskih hibrida od popravke samih populacija i stoga je heterozis povećan. Suprotno tome *HSRS* će efikasnije poboljšati populacije *per se* nego njihove hibride i samim tim smanjiti heterozis. Većina istraživanja vezanih za delovanje *RRS* na prinos pokazuje da su populacioni hibridi i jedna od populacija značajno poboljšani, ali druga izvorna populacija nije prihvatljivo poboljšana, ili je odgovor na selekciju bio čak negativan, te je iz tih razloga heterozis obično značajno povećan pod uticajem *RRS*. Kao potvrda mogu se navesti rezultati sledećih istraživanja: Moll i Hanson (1984), koji su posle 10 ciklusa *RRS* dobili da je prinos populacionih hibrida bilo povećan

za 2% po ciklusu, Jarvis populacija je poboljšana za 2,4% po ciklusu, a Indian Chief populacija je bio smanjen za 0,9% po ciklusu, a heterozis je povećan od 13,5% na 29,2%. Hallauer i sar. (1983) na osnovu svoji istraživanja iznosi da su populacioni hibridi, *BSSS* i *BSCB1* populacije popravljene za 3,6%, 2,2% i 0,7% po ciklusu posle sedam ciklusa *RRS*, a heterozis je povećan od 29,3% na 46,1%. Takođe, Hallauer (1989) navodi da je full-sib *RRS* popravila prinos populacionih hibrida za 7,6% po ciklusu, a populacije *BS10* i *BS11* za 3% odnosno 1,6% po ciklusu posle osam ciklusa selekcije, a heterozis je povećan od 2,5% na 21,1%. Slične rezultate navode i drugi autori. Navedene rezultate možemo potvrditi i rezultatima datim u tabeli 3, 4 i 5. Rezultati ovih navedenih istraživanja su u saglasnosti sa napred navedenim teorijskim očekivanjima u ovom radu.

Tab. 3. Odgovori populacija *per se*, populacioni hibrida i heterozis posle pet ciklusa *RRS* za visok prinos kukuruza populacije Golden Glow (Coors, 1999; modifikovano)

Tab. 3. Responses for populations *per se*, populition crosses and heterosis after five cycles of *RRS* for high yield in the maize population Golden Glow (Adapted from Coors, 1999)

Populations and hybrid Populacije i hibridi	Response (%cycle ⁻¹) Reakcija (%ciklus ⁻¹)	Heterosis (%) Heterozis (%)
GGC0		
GG(A)C1	0.6	
GG(A)C2	3.1	
GG(A)C3	2.5	
GG(A)C4	2.9	
GG(A)C5	4.5	
Response (%year ⁻¹) Odgovor (%godina ⁻¹)	0.1	
GG(B)C1	6.4	
GG(B)C2	4.0	
GG(B)C3	5.7	
GG(B)C4	5.2	
GG(B)C5	5.4	
Response (%year ⁻¹) Odgovor (%godina ⁻¹)	0.1	
GG(A)C1 x GG(B)C1	4.0	0.48
GG(A)C2 x GG(B)C2	8.7	9.62
GG(A)C3 x GG(B)C3	6.2	5.61
GG(A)C4 x GG(B)C4	7.4	11.26
GG(A)C5 x GG(B)C5	6.6	6.41
Response (%year ⁻¹) Odgovor (%godina ⁻¹)	0.1	

Ova teorijska tumačenja i prikazani rezultati u tabelama 3, 4 i 5, potvrđuju, za sada, prihvaćeno mišljenje da je nemoguće sa nekom pojedinačnom metodom postići maksimalan učinak u rekurentnoj selekciji (Živanović i sar., 1998; Živanović i sar., 2000). Da bi se ostvarili zahtevi tržišta i ubrzala

selekcija neophodno je da savremena selekcija iznade nove metode, da modifikuje postojeće i/ili da vrši različita kombinovanja opšte prihvaćenih metoda rekurentne selekcije uz uključivanje nove genetičke plazme u selekcionu programe (Živanović i sar., 2001).

Tab. 4. Odgovori populacija per se, populacionih hibrida i heteozis na rekurentnu selekciju za prinos kukuruza (Zivanović, 1993. i 1997; modifikovano)

Tab. 4. Responses for populations per se, populatin crosses and heterosis following recurrent selection for grain yield in maize (Adapted from Zivanović, 1993. i 1997.)

Populations Populacije	Number of cycles Broj ciklusa	Response (%/cycle) Odgovor (%/ciklusu)	Heterosis (%) Heterozis (%)
ZPSinS ₄ C ₁ S ₁	1	-3.4	
ZPSinS ₄ C ₁ FS	1	-2.5	
ZPSinS ₄ C ₁ HS	1	-3.0	
ZPSinS ₄ C ₁ S ₁ x ZPSinS ₄ C ₁ FS	1	-1.7	1.3
ZPSinS ₄ C ₁ S ₁ x ZPSinS ₄ C ₁ HS	1	0.0	3.3
ZPSinS ₄ C ₁ FS x ZPSinS ₄ C ₁ HS	1	3.2	6.1
ZPSinS ₄ C ₁ S ₁ x ZPSinS ₄ C ₁ FS x ZPSinS ₄ C ₁ HS (5)	1	2.6	5.7
ZPSinS ₄ C ₁ S ₁ x ZPSinS ₄ C ₁ FS x ZPSinS ₄ C ₁ HS (10)	1	7.9	11.2

Tab. 5. Očekivana relativna efikasnost (RE%) tri selektione metode populacionih hibrida (H), populacija per se (P₁ i P₂) i heterozis (b) za tri nivoa dominacije (d/a), (Souza, 1999, modifikovano)

Tab. 5. Expected relative effectiveness (RE%) of three selection procedures for the population crosses (H), populations per se (P₁ i P₂) and heterosis (b) for three levels of dominance (d/a) (Adapted from Souza 1999)

Comparisons Poređenja	RE(%)			
	d/a =	0.75	1.00	1.25
RRS and HSRS RRS i HSRS	H	11.25	20.00	31.25
	P ₁	18.56	20.00	18.56
	P ₂	-24.83	-32.00	-38.42
	H	240.00	240.00	240.00
TCHSRS and RRS TCHSRS i RRS	H	7.22	7.14	6.12
	P ₁	0.00	0.00	0.00
	P ₂	33.03	47.06	62.39
	H	-71.43	-71.43	-71.43
TCHSRS and HSRS TCHSRS i HSRS	H	19.29	28.57	39.29
	P ₁	18.56	20.00	18.56
	P ₂	0.00	0.00	0.00
	H	140.00	140.00	140.00

Kako rešiti nastali problem?

Nijedan od napred navedenih metoda rekurentne selekcije ne mogu da ispune najvažnije zahteve selekcije, istovremeno poboljšanje populacijskih hibrida, populacija per se i heterozisa. Stoga je neophodno vršiti modifikacije metoda rekurentne selekcije. Ovakve modifikacije se mogu pokazati kao pogodne za savladavanje napred navedenih nedostataka svake od ispitivane metode rekurentne selekcije. Modifikovanje se može ostvariti tako što će se jedna od dve sintetičke populacije koristiti kao tester za drugu populaciju, interpopulaciona selekcija će se koristiti kao selekcija za jednu od populacija, a intrapopulaciona rekurentna selekcija za popravku druge populacije. Ovaj metod rekurentne selekcije bi se mogao označiti kao

test ukrštanje half-sib rekurentne selekcije (TCHSRS) (testcross half-sib recurrent selection; Souza, 1999). Populacija koja se koristi kao tester biće ona koja ima $Cov_{(A_V)} < 0$ i verovatno će biti sa nižim prinosom, jer je kovarijansa u funkciji razlike u frekvenciji poželjnih i nepoželjnih alela u dve populacije $i(p_i r_i)$. Očekivani odgovor na selekciju za međupopulacione hibride, za populacije per se i za heterozis pri delovanju TCHSRS su isti za interpopulacionu selekciju za jednu populaciju (označenu kao prva) i populacione hibride i isto kao za intrapopulacionu selekciju za drugu populaciju (označenu kao druga).

Brojčano izražena relativna efikasnost (RE%) za RRS, HSRS i TCHSRS (interpopulaciona za prvu i intra populaciona za drugu populaciju) zavisi od genetičke varijanse i

kovarijanse, koje su značajne za odgovor na selekciju i u funkciji su a i d genotipskih vrednosti koje predstavljaju frekvenciju gena populacija uz pretpostavku da raspodela frekvencija gena odgovara Beta distribuciji (Souza, 1999) i da su jednake fenotipske varijanse selekcionih populacija. Na osnovu napred navedenih pretpostavki imamo da je :

$$RE(\%) = ((ORS_1 - ORS_2) / ORS_2) \times 100,$$

gde su ORS_1 i ORS_2 očekivani odgovori na dve metode rekurentne selekcije koje se porede. U tabeli 6 su date $RE(\%)$ vrednosti za tri nivoa dominacije dve genetički različite populacije za različite metode rekurentne selekcije pod pretpostavkom da su prosečne frekvencije poželjnih $p=0,6$ i nepoželjnih gena $r = 0,4$ populacija P_1 i P_2 . Iz tabele 6 se vidi da je procenjena $RE(\%)$ vrednost za selekcionere metode različita. RRS je efikasnija od $HSRS$ za poboljšanje populacionih hibrida populacije P_1 i heterozisa, ali je skoro za 30% manje efikasna od $HSRS$ za popravku populacije P_2 . $TCHSRS$ je efikasniji od $HSRS$ za popravku prve populacije i isto efikasna kao RRS za poboljšanje populacija P_1 i međupopulacijskih hibrida i populacije P_2 . Takođe ovaj metod rekurentne selekcije je isto ili nešto manje efikasan od RRS i izrazito efikasniji od $HSRS$ za povećanje heterozisa. Na kraju treba istaći da je $TCHSRS$ ukupno efikasniji od obe prethodno navedene metode (RRS i $HSRS$). Sa $TCHSRS$ heterozis će biti manje povećan nego sa RRS , ali obzirom da će poboljšanje populacionih hibrida i populacija *per se* biti veće nego sa primenom RRS i $HSRS$ u obe genetički divergentne populacije, što je za selekcionere posebno važno. $TCHSRS$ omogućuje suštinski istovremeno približno isto poboljšanje populacija *per se* i njihovih hibrida, što će verovatno pokazati veću efikasnost u selekciji inbred linija i hibrida. Zato je primena ovog metoda u praksi pogodnija za brže postizanje postavljenih ciljeva savremenih selekcionih programa.

Zaključak

Metode rekurentne selekcije su nastale sa ciljem da se poboljšaju agronomski važne

osobine populacija uz postepeno povećanje frekvencije poželjnih alela i održavanje genetičke varijabilnosti. Za ostvarivanje ovih ciljeva vrši se ocenjivanje potomstava, selekcija i rekombinovanje kroz cikluse. Poboľšane populacije rekurentnom selekcijom mogu biti superiorno popravljene verzije koje imaju dovoljnu genetičku varijabilnost osobina za nastavljanje selekcionog procesa. Ovakve populacije se mogu koristiti kao baza za dugoročne selekcionere programe. Stvaranje hibrida je povezano sa visokim heterozisom, koji se ispoljava na bazi kombinacionih sposobnosti inbred linija. Za efikasnije iskorišćavanje heterozisa populacije se grupišu u heterotične parove i grupe, koje se određuju na bazi njihovog međusobnog ukrštanja i visine heterozisa. Rekurentna selekcija ima efekat u postepenom poboljšanju i popravci sintetičkih populacija i može poslužiti za dobijanje linija i hibrida kroz cikluse. Cilj ovog rada je bio da pokaže promene heterozisa pod uticajem različitih metoda rekurentne selekcije, da uporedi intra i inter populacione metode rekurentne selekcije i da na bazi rezultata i teorijskih tumačenja predloži najbolje metode, kao i da ukoliko se nađe za shodno da neke modifikacije već postojećih metoda rekurentne selekcije. S obzirom na različitu efikasnost recipročne rekurentne selekcije (RRS) i half-sib rekurentne selekcije ($HSRS$) u inter i intrapopulacionoj rekurentnoj selekciji, neophodno je primenjivati novi modifikovani metod selekcije, testcross half-sib recurrent selection ($TCHSRS$). Na osnovu datih rezultata i teorijskog tumačenja dolazimo do zaključka da ovaj metod rekurentne selekcije u manjem procentu povećava heterozis nego RRS , ali poboljšanje međupopulacijskih hibrida i populacija *per se* je veće nego posle primene RRS i $HSRS$. $TCHSRS$, kao inovirani metod selekcije kukuruza može biti novi način za postizanje savremenih zahteva oplemnljivanja ove biljne vrste.

LITERATURA

- BETRAN, F. J., HALLAUER, A. R. (1996): Hybrid improvement after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize population. *Maydica* 41: 25-33.
- COMSTOCK, R. E., ROBINSON, H. F. HARVEY, P. H. (1949): A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41: 360-367.

- COORS, J.G. (1999): Selection Methodology and Heterosis. The genetics and exploitation of heterosis in crops. p. 225-245 Copyright, ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI., USA
- EMPRING, L. T., GARDNER, C.O. COMPTON, W.A. (1972): Rheoterical gains for different population improvement procedures, Nebraska Agric. Exp. Stn. Bull. MP26 (revised), Lincoln
- HALLAUER, A. R. (1989): Fifty years of recurrent selection in corn. Illinois Corn Breed School, 25: 39-63.
- HALLAUER, A.R., RUSSEL, W.A. SMITH, O.S. (1983): Quantitative analysis of Iowa Stalf Synthetic. Stadler Genet. Symp. 15: 83-104.
- HALLAUER, A.R., RUSSEL, W.A. LAMKEY, K.R. (1988): Corn breeding, p.463-564. In G.F. Sprague and J.W. Dudley (ed.) Corn and corn improvement Agron. Monogr. # 18, ASA, SSSA, SSSA, Madison, WI., USA.
- JIANG, C., COCKERHAM, C.C. MOLL, R.H. (1990): Inter and intracultural effects of selection on heterosis. Crop Sci. 30: 44-49.
- MOLL, R. H., COCKERHAM, C.C., STUBER, C.W. WILLIAMS, W.P. (1976): Selection responses, genetic environmental interactions and heterosis with recurrent selection for yield in maize. Crop Sci. 18: 599-603.
- MOLL, R.H., HANSON, W.D. (1984): Comparisons of effect of intrapopulation vs. interpopulation selection in maize. Crop Sci. 24:1047-1052.
- RUSSEL, W.A. (1985): Comparison of the hybrid performance of maize lines developed from the original and improved cycles of BSSS. Maydica 30: 407-419.
- SMITH, O.S. (1983): Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1 and BS13 maize populations. Crop Sci. 23:35-40.
- SOUZA, C. L., MIRANDA, J.B. (1985): Changes in heterosis via intra- and interpopulation selection. Pesq. Agropec. Brasil. 20: 1197-1201.
- SOUZA, C. L. (1993): Comparison of intra-interpopulation, and modified recurrent selection methods. Rev. Brasil. Genet. 16: 91-105.
- SOUZA, C.L. (1999): Recurrent selection and heterosis. The genetics and exploitation of heterosis in crops. p. 247-256 Copyright, ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI., USA.
- ŠURLAN MOMIROVIĆ GORDANA, ŽIVANOVIĆ, T., RAKONJAC VERA, RALEVIĆ IVANA, RALEVIĆ, N., PRODANOVIĆ, S. (1996): Genetic variability and cluster analysis of ZP synthetic populations obtained by recurrent selection. Maize and sorghum EUCARPIA XVII Conference on Genetics, Biotechnology and Breeding of Maize and Sorghum. Abstracts p. 131, Thessaloniki, Greece, 20-25. october.
- TODOROVIĆ, G., ŠURLAN MOMIROVIĆ, GORDANA, ŠATARIĆ, I., ŽIVANOVIĆ, T. (1997): Genetic effects of heterosis in yield of maize hybrids. International Meeting Genetics and Exploitation of heterosis in Plant, CIMMYT, Mexico City, 17-23. August, Proceeding: 16-17.
- TODOROVIĆ, G., ŠURLAN MOMIROVIĆ GORDANA, ŠATARIĆ, I., ŽIVANOVIĆ, T., PRODANOVIĆ, S. (1997): Genetic analysis and heterosis of yield in maize hybrids. Genetika 29(3): 163-172.
- WEST, D.P., COMPTON, W.A., THOMAS, M.A. (1980): Comparison of replicate S_1 *per se* vs. Teiprocal full-sib index selection in corn. Crop Sci. 20: 35-42.
- ŽIVANOVIĆ, T. (1993): Uticaj rekurentne selekcije na kombinacionu sposobnost osobina ZPSin S_4 populacije kukuruza. Magistarska teza, Poljoprivreni fakultet Univerziteta u Beogradu.
- ŽIVANOVIĆ, T., ŠURLAN MOMIROVIĆ GORDANA, RALEVIĆ IVANA, RALEVIĆ, N. (1994): Numeričke klasifikacije ZPSin S_4 populacija kukuruza baziranih na kvantitativnim osobinama. I Kongres genetičara Srbije, Abstract S-89, str. 195, 8-11 jun, Vrnjačka Banja.
- ŽIVANOVIĆ, T. (1997): The influence of recurrent selection on the combining ability of ZPSin S_4 population traits in maize. Review of Research Work at Faculty of Agriculture, University of Belgrad: 42(2): 79-90.
- ŽIVANOVIĆ, T. (1997a): Uticaj rekombinacija na varijabilnost kvantitativnih osobina ZPSinEP populacije kukuruza (*Zea mays* L.). Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- ŽIVANOVIĆ, T., ŠURLAN MOMIROVIĆ GORDANA, TODOROVIĆ G., PRODANOVIĆ, S. (1998): Effects of recurrent selection on heterosis and yield stability of maize populations ZPSin S_4 . Abstract, 18th international Congress of Genetics, Beijing, China, August 10-15.
- ŽIVANOVIĆ, T., PRODANOVIĆ S., ŠURLAN, MOMIROVIĆ, G. (2000): Recurrent selec-

tion and heterosis. 3rd Yugoslav Symposium of genetics society, p, 55. Zlatibor.
ŽIVANOVIĆ, T., ŠURLAN, MOMIROVIĆ, G.
(2001): The influence of Genes and Exotic

germplasm on genetic and phenotypic variability yield in maize. Journal of Sci. Agric. Res. 62(220): 67-75.

METHODS OF RECURRENT SELECTION AND EXPLOTTATION OF HETEROSIS IN MAIZE

ŽIVANOVIĆ T., ŠURLAN MOMIROVIĆ GORDANA AND KRSTANOVIĆ S.

SUMMARY

Recurrent selection methods were designed to improve the agronomic value of populations by gradually increasing the frequency of favorable alleles, while maintaining genetic variability. To realize these objectives, progenies are developed, evaluated, selected and recombined in a repetitive manner. Populations improved by recurrent selection are expected to be agronomically superior to unimproved versions and have enough genetic variability for the traits under selection to allow these populations be used for medium or long-term selection. The performance of hybrids is associated with the level of heterosis, i.e., to the superiority of hybrids over their inbred parents. To exploit heterosis efficiently, populations are grouped into heterotic groups, where population crosses within and among groups produce low and high levels of heterosis, respectively. Hybrids are then produced by crossing inbred lines from different heterotic group. Recurrent selection programs should be integrated with hybrid breeding programs so that improved populations can be used as sources of inbred lines not related to that ones developed from recycled lines via pedigree breeding. The objectives of this paper are to present the effects of recurrent selection on hybrid breeding programs; to present the changes in heterosis following recurrent selection; and to compare intra- and inter population recurrent selection. Testcross half-sib recurrent selection (*TCHSRS*) is for hybrid breeding programs, improvement of population crosses as well as the populations *per se* should be as efficient as possible, because their rates of improvement are approximately the same as for as the derived hybrids and inbred lines *per se*, respectively. The use of *TCHSRS* rather than *RRS* or *HSRS* would be the suitable strategy to accomplish the requirements of hybrid breeding programs.

Key words: maize, heterosis, recurrent selection, testcross half-sib recurrent selection