

СЕЛСКОСТОПАНСКА АКАДЕМИЯ – СОФИЯ
ИНСТИТУТ ПО ПОЛСКИ КУЛТУРИ – ЧИРПАН

РАНГЕЛ ГЕОРГИЕВ ДРАГОВ

**ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННИ ИЗСЛЕДВАНИЯ НА
КОЛИЧЕСТВЕНИ ПРИЗНАЦИ СВЪРЗАНИ С
ПРОДУКТИВНОСТТА ПРИ ТВЪРДАТА ПШЕНИЦА
(*TRITICUM DURUM* DESF.)**

АВТОРЕФЕРАТ

НА ДИСЕРТАЦИЯ ЗА ПРИДОБИВАНЕ НА ОБРАЗОВАТЕЛНА И
НАУЧНА СТЕПЕН „ДОКТОР“

Професионално направление: 6.1. Растениевъдство

по научна специалност

„Селекция и семепроизводство на културните растения“

научен ръководител:
доц. д-р Дечко Дечев

Чирпан, 2019 година

Дисертационният труд е написан на 175 страници и съдържа 33 таблици и 8 фигури. Списъкът на използваната литература включва 314 заглавия.

Защитата на дисертационния труд ще се състои на от часа в заседателната зала на Институт по полски култури – Чирпан.

Рецензии:

Проф. дн Ана Стоилова

Проф. д-р Дарина Вълчева

Становища:

Проф. д-р Виолета Божанова

Доц. д-р Дечко Дечев

Доц. д-р Златина Ур

Материалите по защитата са на разположение на интересуващите се в библиотеката на ИПК-Чирпан.

Моля, отзивите и бележките си изпращайте на адрес:

Институт по полски култури

Бул. Г. Димитров № 2

6200 гр. Чирпан

1.Увод

Твърдата пшеница (*Triticum durum*) притежава качества, които я правят много специална на световния пшеничен пазар. Тя има твърдо зърно с висока стъкловидност, здрав глутен с голяма разтегливост и малка еластичност, високо съдържание на протеин и каротеноиди, които придават кехлибареножълт цвят на изделията, получени от нея. Твърдата пшеница е традиционна култура, служеща като материал за производство на макаронени изделия и е незаменима в това отношение от обикновената пшеница.

Използването на диалелни кръстоски от селекционерите е системен метод за получаване на информация за генното действие. Знанието за естеството и нивото на генното действие в експресията на количествените признаци е основен елемент за успешно разработване на нов сорт твърда пшеница. Диалелният анализ има предимство в изучаването на количествените признаци. Той изисква относително повече работа, но дава една много ефективна оценка. От диалелните кръстоски може да се получи по-подробна информация с едно поколение F_1 .

Повишаването на познанията ни относно генетичната природа на количествените признаци позволяват оптимизация на селекционния процес при твърдата пшеница. Ще се създаде възможност за правилно построяване на селекционната стратегия и ускоряване на селекционния процес.

2.Цел и задачи

Целта на настоящото изследване е да се проучи генетичната природа на количествени признаци свързани с продуктивността на растенията от твърда пшеница, наследяването на елементите на добива, техните взаимовръзки и оптимизиране на селекционната стратегия за ускоряване на селекционния процес.

За постигането на целта сме си поставили следните задачи:

1. Провеждане на диалелен анализ на признаците свързани с продуктивността на растенията и установяване на тяхната генетична природа.
2. Изчисляване и интерпретиране на генетичните компоненти и вариансите им във връзка с тяхната природа и ниво на проявление.
3. Установяване на коефициентите на наследяемост в широк и тесен смисъл за изследваните количествени признаци свързани с продуктивността.
4. Проучване на корелационните зависимости между изследваните количествени признаци свързани с продуктивността.
5. Определяне генетичната отдалеченост между изследваните генотипове чрез клъстерен анализ.
6. Насоки и препоръки за водене на ефективен отбор и ускоряване на селекционния процес при твърдата пшеница.

3.Материал и методи

В изследването, като родителски сортове, необходими за диалелната кръстоска са включени пет сорта твърда пшеница. Сортовете са подбрани сред новите български твърди пшеници, включващи стария и новия стандарт на ИАСАС и австрийския сорт Superdur, който напоследък намира разпространение у нас. Осъществявана е диалелна комбинация, при която всички описани сортове са кръстосвани помежду си без реципрочните комбинации. Кръстосването е проведено в началото на изкласяване при полски условия, кастрирането и опрашването е извършено ръчно по метода на CIMMYT-Мексико.

Включени сортове:	Хибридни комбинации:	
1. Виктория (11) – България	1. Виктория x Дени (12)	6. Дени x Прогрес (24)
2. Дени (22) – България	2. Виктория x Супердур (13)	7. Дени x Предел (25)
3. Superdur (33) – Австрия	3. Виктория x Прогрес (14)	8. Супердур x Прогрес (34)
4. Прогрес (44) – България	4. Виктория x Предел (15)	9. Супердур x Предел (35)
5. Предел (55) – България	5. Дени x Супердур (23)	10. Прогрес x Предел (45)

От всяка комбинация са кастрирани и опрашени по 30 класа. Получавани са над 90-100 хибридни семена F_1 . От реколтираните растения F_1 произволно са отбрани семената необходими

за засяването на F_2 генерация. Родителите са представени във всяко повторение с парцелка от 2 реда, F_1 хибридите от два реда а F_2 хибридите от пет реда. Родителите, F_1 и F_2 материалите са засявани ръчно на полето в лехи. Дължина на реда - 2 метра, междуредово разстояние - 20 см и вътре в реда – 5 см по блокова схема в три повторения. След фаза пълна зрялост са отскубвани и прибирани за биометрични изследвания необходимите растения от всяко повторение. От родителите и F_1 генерация са отбирани по 20 растения и от F_2 генерация по 30 растения на случаен принцип. Диалелната кръстоска е изпълнявана в три последователни години. По този начин, са осигурени потомства F_1 за три и F_2 за две години. Реколтните години на опита са от 2014 до 2016 г. Опитът е изведен в селекционното поле на Института по полски култури гр. Чирпан по приетата технология за отглеждане на твърда пшеница. Предшественикът е пролетен грах.

Почвеният тип е излужена смолница (Средиземноморски чернозем). Климатът е умерено континентален. Климатичните условия са повлияни от планинските вериги на Стара планина (на север) и на Родопите (на юг), които спират ветровете. Средната годишна температура е около 12°C. Зимата е по-студена в сравнение с другите райони на Старозагорска област и с по-устойчива снежна покривка. Лятото е сухо и горещо. Метеорологичните условия през трите години на изследване се характеризират с по-високи от многогодишната норма температури. Първите две реколтни години 2014 и 2015 са били благоприятни по отношение на влага в почвата и валежи надвишаващи средните многогодишни. Третата реколтна година се характеризира като най-гореща и същевременно с 20 % по-малка сума на валежите от нормата.

Изследвани са следните признаци:

1. Височина на растението (см) - Измерена е от повърхността на земята до края на класа без осилите върху главното стъбло в сантиметри.
2. Продуктивна братимост (бр.) - Изброени са фертилните класове на едно растение.
3. Дължина на класа (см) – измерена на главното стъбло от основата на класа до върха на най-горното класче.
4. Брой класчета в клас (бр.) – изброени са класчетата в главния клас.
5. Брой зърна в клас (бр.)- Преброени са всички зърна от класа на главното стъбло, след ръчно овършаване.
6. Тегло на зърната в клас (g) – Претеглени са зърната от главния клас.
7. Маса на 1000 зърна в грамове (g) - е изчислена по формулата (маса на зърно в клас / брой зърна в клас)*1000

Математико-статистически методи и обработка на резултатите.

При обработката на експерименталните данни са използвани следните математико-статистически методи за постигане на поставените цели.

За извършване на диалелен анализ са използвани:

- Степен на доминантност (d/a), определена по Огнянова (1975).
- Анализ на комбинативна способност – при диалелните кръстоски - по метод 2 модел I на Griffing (1956) (програма на Mark Burow and James G. Coors 1993).
- Анализ на варианса (ANOVA) по признаци - изведен чрез същата програмата на Mark Burow and James G. Coors 1993.
- Диалелен анализ, проведен по Hayman (1954; 1954b; 1957; 1958; 1960), Jinks (1954), Mather (1967). Използвана е програма за пълен диалелен анализ създадена от Aksel and Johnson (1962).
- Пригодността на данните за диалелен анализ е оценявана с регресионния коефициент b и $t(Wr-Vr)$ (Mather and Jinks, 1982; Singh and Chaudhary, 1985).
- Параметричен и графичен диалелен анализ са проведени по метода на Hayman (1954) и Jinks (1954).
- Вариационен и корелационен анализ - по Лидански (1988).
- Клъстерен анализ - за групиране на генотиповете по сходство е приложен традиционен йерархичен клъстерен анализ по метода на Ward (1963), като данните са предварително стандартизирани.

За последните три анализа е използван програмния продукт “STATISTICA 10”

Определени и анализирани са следните генетични компоненти (параметри) и показатели.

D - адитивен компонент на изменчивост.

F - параметричен компонент на изменчивост, отразяващ относителната честота на доминантните и рецесивните алели и посоката.

H_1 - компонент на изменчивост, обусловен от доминантните ефекти на гените.

H_2 - компонент на изменчивост, обусловен от доминирането, свързан с разпределението на положителните и отрицателните ефекти на гените.

h_2 - доминантен ефект като алгебрична сума по всички локуси, намиращи се в хетерозиготно състояние във всички хибриди.

E - паратипичен компонент на изменчивост (изменчивост, дължаща се на влиянието на условията на средата).

Въз основа на посочените компоненти са изчислени следните показатели:

$(H_1/D)^{1/2}$ - мярка за средната степен на доминиране във всеки локус (< 1 - непълно (частично) доминиране; $= 1$ - пълно доминиране; > 1 - свръхдоминиране);

$H_2/4H_1$ - съотношение на положителните и отрицателните алели на локусите показващи доминиране в родителите. При равни честоти има максимална стойност 0,25.

$Kd/Kr = (4DH_1)^{1/2} + F / (4DH_1)^{1/2} - F$ - показва съотношението на доминантните към рецесивните гени в родителите: > 1 преобладават доминантните, < 1 преобладават рецесивните;

h_2/H_2 - брой на ефективните фактори (брой на групите/гените, които контролират признака и изразяват доминиране). Според Науман (1954a) това отношение ще бъде вярно, само когато доминирането на гените е в една посока;

H^2 и h^2 - наследяемост в широк и тесен смисъл са изчислени по Mather and Jinks (1982), Singh and Chaudhary (1985).

Варианс на редовете (V_r), коварианс на редовете (W_r), и регресионен коефициент (b).

За определяне на генетичните системи на наследяването на количествени признаци е използван графичен регресионен анализ по метода на Науман (1954) и Jinks (1954).

Графичното изразяване и тълкуване на резултатите е извършено върху координатната система V_r/W_r и построяването на регресионната линия $W_r = a + bV_r$. При отсъствие на междудокусни взаимодействия, точките на сортовете по диаграмата трябва да се намират вътре в ограничаваща парабола изчислена по формулата $W_r^2 = V_r \cdot V_p$, както и разпределени по дължината на регресионна линия ($b=1$). Ако коефициентът на регресия b е достоверно по-голям или по-малък от 1 се приема наличието на неалелни взаимодействия (епистаз). Ако наклонът на регресията (стойността на b) е достоверно по-малък от 1 има проява на комплементарен епистаз т.е. епистаз на рецесивни гени. Ако коефициентът на регресия е по-голям от 1 има прояви на дубликатен епистаз т. е. епистаз на доминантни гени.

Степента на доминиране се определя от точката на пресичане на линията на регресия с ординатата W_r . Когато D е по-голямо от H_1 точката на пресичане показва непълно доминиране и се намира над началната точка на координатната система. Когато $D=H_1$ имаме пълно доминиране и точката на пресичане съвпада с началото на координатната система. Ако D е по-малко от H_1 тогава точката на пресичане на линията на регресията с ординатата се намира под началото на координатната система и показва свръхдоминиране. При отсъствие на доминиране $H_1=0$, всички точки на родителите са разположени в една точка.

Разположението на точките на сортовете по дължина на регресионната линия показва разпределението на доминантните и рецесивните гени в родителите. Точките разположени по-близо до началото на координатната система показват родители с по-голям брой доминантни гени, докато точките разположени по-близо до пресечната точка на линията на регресията с ограничаващата парабола, показват родители с повече рецесивни гени.

Коефициентът на корелация $r_{Y_r(W_r+V_r)}$ между стойността на признака на родителите и съответната им сума W_r+V_r показва посоката на действие на доминантните или рецесивните фактори. Когато $r_{Y_r(W_r+V_r)}$ е положително число, това означава, че по-големите стойности на признака са свързани с натрупване на рецесивни гени. Когато $r_{Y_r(W_r+V_r)}$ е отрицателен по-големите стойности на признака се свързват с натрупване на доминантните гени. Варирането на количествените признаци съдържа вариране дължащо се на генетичните причини, което се наследява и вариране дължащо се на условията на средата, което не се наследява.

4. Резултати и обсъждане

4.1. Височина на растенията

4.1.1. Комбинативна способност на генотиповете

Стойностите на вариансите за ОКС и СКС са добре доказани по години и генерации (таблица 1). Следователно, достоверно значение при наследяване на признака имат както адитивните, така и неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Съотношението на вариансите на ОКС и СКС за трите години на F_1 е по-голямо от единица. Наблюдава се превес на адитивните генни ефекти над неадитивните в наследяването на признака височина на растенията при твърдата пшеница. През изпитваните две години за F_2 генерацията, се променят съотношенията на генните ефекти, като за F_2 -2015 преобладават неадитивните, а за F_2 -2016 преобладават адитивните генни ефекти. В четири от петте случая на нашето изследване, се приема главно значение на адитивните генни ефекти при наследяването на признака височина на растенията при твърдата пшеница. Това кореспондира с получените и от редица други изследователи резултати (Torral et al., 2004; Yao et al., 2011; Hannachi, 2013).

Проведеният анализ за стойностите на ОКС на родителите и СКС на хибридите за F_1 и F_2 по години е представен на таблица 1. Сорт Виктория за F_1 и F_2 през годините има доказана положителна стойност за ОКС. Подобни са резултатите и при сорт Прогрес. В четири от пет случая има доказана положителна стойност за ОКС. Единствената му отрицателна стойност е статистически недоказана за F_1 -2014. Следователно сортовете Виктория и Прогрес повишават височината на растенията в хибридите, в които участват като родители. С отрицателни доказани стойности на ОКС са сортовете Супердур и Предел. Тези сортове се проявяват като родители намаляващи височината на растенията при хибридите в които участват.

От селекционна гледна точка по-ценни се явяват генотиповете с по-ниска стойност за височина на растенията поради връзката с полягането. Тези резултати следва да се имат предвид при водене на комбинативна селекция при твърда пшеница за признака височина на растенията. По отношение СКС най-ценна се явява хибридната комбинация Прогрес x Предел (45), с доказани най-ниски стойности. Наблюдават се и прояви на отрицателен хетерозис или доминиране при тази комбинация. Останалите кръстоски имат различни стойности за СКС, като през различните години и генерации са различно доказани и променят значите си според условията на средата. Кръстоската с достоверни и най-високи СКС ефекти е комбинация от родители с ниска x висока ОКС.

Таблица 1. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за височината на растенията и отношение на вариансите.

Код	2014 г. F_1	2015 г. F_1	2016 г. F_1	2015 г. F_2	2016 г. F_2
Родители \ ОКС	***	***	***	***	***
11 Виктория	7,69*	7,08*	5,48*	6,21*	5,43*
22 Дени	0,08 n.s.	-1,13*	0,30 n.s.	-2,23*	-0,74 n.s.
33 Супердур	-4,75*	-4,89*	-4,95*	-3,53*	-3,55*
44 Прогрес	-0,22 n.s.	1,91*	3,01*	2,21*	3,78*
55 Предел	-2,80*	-2,96*	-3,85*	-2,65*	-4,91*
Кръстоски \ СКС	***	***	***	***	***
12 Виктория x Дени	-4,82*	1,86 n.s.	3,07*	3,49*	1,72 n.s.
13 Виктория x Супердур	6,55*	3,92*	-0,46 n.s.	6,93*	4,07*
14 Виктория x Прогрес	-1,64 n.s.	3,25*	2,63*	0,24 n.s.	-2,4*
15 Виктория x Предел	-1,42 n.s.	3,13*	-0,69 n.s.	1,64 n.s.	2,96*
23 Дени x Супердур	4,63*	6,03*	5,88*	4,08*	3,92*
24 Дени x Прогрес	-3,59*	-0,03 n.s.	-0,58 n.s.	-0,09 n.s.	1,14 n.s.
25 Дени x Предел	-0,78 n.s.	-1,55 n.s.	1,98*	-1,99*	2,17*
34 Супердур x Прогрес	0,84 n.s.	-2,23*	-4,18*	2,30*	5,95*
35 Супердур x Предел	-4,73*	-0,92 n.s.	5,48*	2,50*	1,15 n.s.
45 Прогрес x Предел	-4,23*	-2,89*	-2,55*	0,45 n.s.	-4,25*
σ_g^2 / σ_s^2	1,32	1,60	1,156	0,77	1,09

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$; *** - $P \leq 0,001$ n.s. – не достоверно (no significant)

4.1.2. Параметричен диалелен анализ

Резултатите от провеждането на диалелния анализ по Hayman (1954) и Jinks (1954) са представени в таблица 2. Данните показват, че изменчивостта обусловена от адитивното действие на гените D е високо достоверна за годините на изпитване в F_1 и F_2 . Това отразява голямото значение на адитивния вариант в контрола на височината на растенията при твърдата пшеница. Подобни резултати са получени и от редица други автори (Peng et al., 2011; Yao et al., 2011; Zanke et al., 2014; Shehzad et al., 2015). Стойностите на параметъра H_1 , отразяващ варирането дължащо се на доминантно действие на гените, са статистически достоверни за всички години на изследване. Това показва голямата роля на доминирането в определяне на признака височина на растенията при твърдата пшеница. Нашите резултати потвърждават получените от Kutlu and Olgun (2015). Изследователите Dhayal et al. (2003) и Kutlu and Olgun (2015) установяват доказани адитивни и доминантни параметри и съобщават, че и двата компонента са от значение в наследяването на признака, както е и в нашия случай. Цялостното измерване на доминирането се изразява от показателя $(H_1/D)^{0.5}$. Във всички генерации F_1 стойностите са около 0,9 (близки до единица, но по-малки от нея). Това говори за голяма роля на непълното доминиране в наследяването на признака. За генерацията F_2 в една от годините показателят е почти равен на единица, а през другата е значително по-малък от единица. Това показва, че в F_2 през 2015 г. доминирането е непълно, а през 2016 - почти пълно. Авторите Menon and Sharma (1997) също съобщават за непълно доминиране в изражението на признака височина на растението.

Параметърът F е свързан с посоката на доминиране. В петте случая на изследването тези стойности са статистически доказани. През всичките случаи параметъра F е с положителен знак и единствено през F_1 -2015 е с отрицателен знак. В положителните случаи доминирането е в посока увеличаване стойностите за височината на растението. Смяната на посоката се дължи вероятно на условията на средата. Доминирането за височина на растенията в нашия набор от родителски сортове преобладава доминиране на по-голямата височина. През всички изследвани случаи параметърът H_1 е по-голям от H_2 . Това предполага, че положителните и отрицателните алели по локусите, показващи доминиране в родителите, не са в равни пропорции. Още повече, че H_1 и H_2 се различават достоверно и са доказани величини (таблица 2). Това се потвърждава и от стойностите по показателя $H_2/4H_1$, което осигурява оценка на средната чистота на положителните и отрицателните алели в локусите показващи доминиране. За всички случаи на изследване $H_2/4H_1$ има значително по-малки стойности от 0,25 т.е. има асиметричност в разпределението на положителните и отрицателни гени на родителите. Това съответства с получените резултати от Dhayal et al. (2003). Изключение прави случая F_2 -2015 година когато се наблюдава симетричност на разпределението. Това е в съгласие с резултатите относно показателя $(H_1/D)^{0.5}$ през тази година. Показателят Kd/Kg измерва съотношението на доминантни към рецесивни гени определящи признака. За трите години на F_1 два от случаите имат стойности 1,56 и 1,76, което показва преобладаване на доминантни гени и е в синхрон с получените резултати от Singh et al. (2007). Изключение прави резултатът през втората година, когато стойността е 0,84, т.е. са преобладавали рецесивни гени. В F_2 генерацията също стойностите са по-големи от единица и следователно превъзходство вземат доминантните гени. През всички години за F_1 отношението h_2/H_2 е по-малко от единица. Следователно може да се приеме, че височината на растенията при твърдата пшеница в нашия набор от родители се определя от една група гени показващи доминиране, която действа в зависимост от условията на средата. За действието на един ген или една група гени съобщават и авторите Gami et al. (2010). През двете години за F_2 стойността на този показател е по-голям от единица, което говори за участието на два главни гена или групи гени в наследяването на височината на растенията. При смяна на генерацията вероятно се проявява действие на нов ген или група гени, контролиращи признака. Тази стойност не дава никаква информация за групите гени не проявяващи доминиране. Според Hayman (1954) това отношение ще бъде вярно, когато доминирането на гените е в една посока. Тези резултати потвърждават още веднъж явлението „Преопределяне на генетичната формула на признака”, особено в случаите на количествени признаци, които се контролират от голям брой малки полигени, които значително се влияят от условията на средата. Наличието на това явление може да затрудни в известна степен воденето на ефективен отбор по височина на растенията в различните години и генерации.

Интересно е да се проследи взаимовръзката между стойността на признака при отделните родители Y_r и тяхната сума ($W_r + V_r$), която показва с натрупването на какъв вид гени е свързано нарастването на стойността на признака. Както се вижда от таблица 2 корелационните коефициенти $r_{Y_r; (W_r+V_r)}$ са средни по стойност и с отрицателен знак. Очертава се ясно изразена тенденция, че натрупването на доминантни гени е свързано с увеличаване височина на растенията при твърдата пшеница. В таблица 2 са поместени и получените стойности за коефициентите на наследяемост в широк H^2 и тесен h^2 смисъл. Коефициентите на наследяемост в широк смисъл са високи по години и по генерации. Това показва преобладаване на варирането дължащо се на генетични причини в общото вариране на признака. Следователно може да се води ефективен отбор на генотип по фенотип за височина на растенията при твърдата пшеница. Сравнително високите стойности за коефициентите на наследяемост в тесен смисъл сочат голямото участие на адитивните генни ефекти в наследяването на признака и дават възможност за започване на ефективен отбор в по-ранните разпадни генерации. Подобни високи коефициенти на наследяемост за височината на растенията при пшеница съобщават много други автори (Ismail et al., 2003; Houshmand and Vanda, 2008; Gami et al., 2010; Hannachi, 2013; Hannachi et al., 2017).

Таблица 2. Генетични параметри и показатели за височината на растенията от диалелната кръстоска.

Параметри и показатели	F ₁ - 2014 г.	F ₁ - 2015 г.	F ₁ - 2016 г.	F ₂ - 2015 г.	F ₂ - 2016 г.
D	102,6 ± 4,89	70 ± 3,59	102,81 ± 5,94	70,20 ± 4,82	101,99 ± 3,06
F	37,82 ± 12,22	-10,65 ± 8,98	44,5 ± 14,28	15,55 ± 12,06	39,89 ± 7,64
H ₁	71,95 ± 13,21	56,4 ± 9,71	63,27 ± 16,04	65,19 ± 13,04	61,68 ± 8,26
H ₂	50,85 ± 11,98	39,13 ± 8,81	48,82 ± 14,55	49,49 ± 11,82	48,38 ± 7,49
h ₂	13,16 ± 1,99	23,82 ± 1,46	25,16 ± 2,46	86,36 ± 1,97	54,81 ± 1,24
E	7,70 ± 9,24	2,87 ± 6,79	1,37 ± 11,23	2,56 ± 9,12	2,46 ± 5,78
(H ₁ /D) ^{1/2}	0,84	0,89	0,78	0,96	0,77
H ₂ /4H ₁	0,18	0,17	0,19	0,25	0,19
Kd/Kr	1,56	0,84	1,76	1,25	1,67
h ₂ / H ₂	0,26	0,60	0,51	1,74	1,13
$r_{Y_r; (W_r+V_r)}$	-0,78	-0,53	0,72	-0,94*	-0,78
Коефициенти на наследяемост					
H ² (широк смисъл)	0,87	0,95	0,97	0,94	0,95
h ² (тесен смисъл)	0,67	0,79	0,72	0,70	0,72

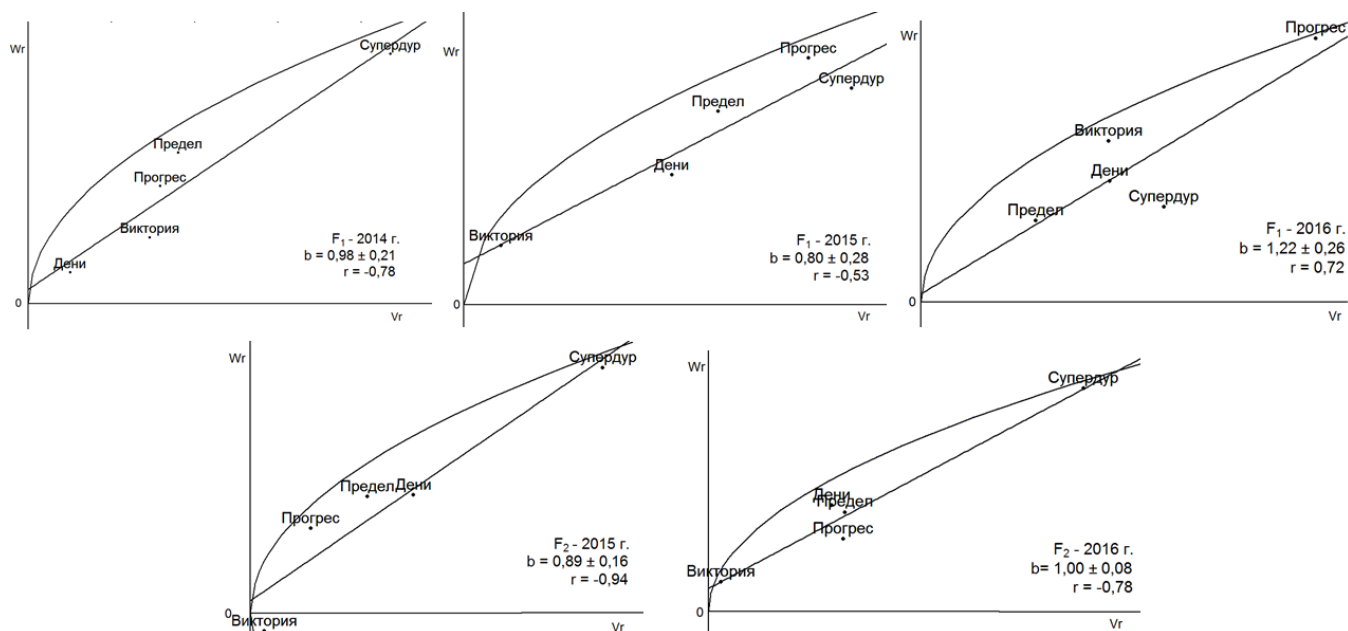
* - $P \leq 0,05$

4.1.3. Графичен диалелен анализ

Графичният анализ ни дава пълна представа за проявлението на доминанти и рецесивни ефекти и характеризира участието на отделните родители в наследяването на признака. Той е свързан с изграждането на координатна система между варианса на редовете на родителите V_r по коварианса на редовете W_r . На фигура 1 е показан графичният анализ за трите години F_1 и за двете години F_2 . На отделните графики по години линията на регресия показва наклон, който се различава достоверно от нула и не се различава съществено от единица. Тези резултати удовлетворяват предварителните условия на Науман (1954) за провеждане на диалелен анализ. Следователно можем да приемем, че признакът височина на растенията се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система. Това потвърждава установеното и от редица други изследователи (Gami et al., 2010;; Kutlu and Olgun, 2015; Shehzad et al., 2015).

Линията на регресията за F_1 и F_2 в годините на изследване пресича ордината на координатната система над началната точка. Изключение прави графиката за F_1 през 2016 година, където пресича ординатата почти до началото. За четирите случаи пресичащи над нулата наследяването е свързано с непълно доминиране, а през F_1 -2016 е пълно доминиране. Може да се направи извода, че преобладава непълно доминиране в контрола на признака височина на растенията при твърдата пшеница. Авторите Kashif et al. (2003) съобщават за подобни резултатите по изпитвания признак.

Тези родители, които се намират до началото на координатната система, притежават повече доминантни гени. Тези които са по отдалечени и се намират близо до пресечната точка на линиите на параболата с регресията притежават повече рецесивните гени. На фигура 1 наблюдавайки конфигурацията на графиките през години се вижда, че сорт Виктория се намира до началната точка на координатната система. Може да се предполага, че този сорт е носител на най-голям брой доминантни гени от изследваните сортове. От друга страна, сортът с натрупани най-много рецесивни гени е сорт Супердур и това се проявява в повечето от годините на изпитване. По този начин можем да приемем, че неговата нискоствъленост се определя от действието на рецесивните генетични фактори. Тук трябва да отбележим голямата селекционна ценност на сорт Супердур. Когато той е използван като родител се получават нискоствъблени растения още в F_2 , които вероятно повече няма да разпадат в следващите поколения. В отделните годините, останалите три сорта заемат междинно положение и правят по-големи размествания в координатната система при смяна на годините. Впечатление прави, че родителите определени като добри комбинатори от анализа за комбинативната способност, през годината (F_1 -2016) с непълно доминиране са били с повече доминантни гени и признакът се е увеличил с натрупването им. От тук може да се заключи, че при F_1 -2016 са наблюдавани генотипове, които намаляват височината на растението и съдържат доминантни гени, като в определени условия тяхното увеличаване довежда до увеличаване на признака.



Фигура 1. Графичен анализ за признака височина на растенията

Заклучение

Признакът височина на растенията в изследвания набор от сортове твърда пшеница се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система.

В наследяването на височината се наблюдава доказано голямо участие на доминирането, степента на което чувствително се влияе от условията на средата и се проявява от непълно доминиране до пълно доминиране с прояви на хетерозис.

Доказано влияние в наследяването на височината имат както неадитивните, така и адитивните генни ефекти. Като превес имат адитивните генни ефекти.

Намаляването на височината на растенията е свързано с натрупването на рецесивни гени в генотипа при твърдата пшеница. Като добри комбинатори от селекционна гледна точка са определени Супердур и Предел. Според СКС стойностите най-добра е комбинацията Прогрес x Предел.

Стойностите за коефициентите на наследяемост за височината на растенията са високи и показват възможност за водене на ефективен отбор на генотип по фенотип в ранните разпадни генерации (F_2 - F_3).

4.2. Продуктивна братимост

4.2.1. Комбинативна способност на генотиповете

Доказаните стойности за ОКС и СКС в F₁-2014 и F₁-2015 показват, че в наследяването на признака продуктивна братимост имат влияние както адитивните така и неадитивните генни ефекти (таблица 3). Редица други автори получават същите резултати (Topal et al., 2004; Akinci, 2009; Pansuriya et al., 2014; Kalhoro et al., 2015). Отношението на вариансите на ОКС и СКС, са със стойности под единица и показват, че по-голямо влияние имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз) в наследяването на признака. Данните показват, че за F₁-2016 не е доказана ОКС, вероятно поради условията на годината. Отношението на вариансите ОКС < СКС сочи преобладаване на неадитивните генни ефекти в контрола на признака. През трите години на изпитване на F₁ при наследяването на признака участват основно неадитивните генни ефекти. До сходни резултати, по отношение на продуктивната братимост, с преобладаване на неадитивните генни ефекти над адитивните съобщават и други изследователи (Akinci, 2009; Hannachi, 2013).

От друга страна в F₂ и през двете години са доказани ОКС ефектите, докато няма доказани СКС ефекти. Това може би се дължи на намаляването на неадитивните ефекти при преминаване в следваща генерация на хибридите. Според отношението на вариансите в F₂-2015 основно влияние имат неадитивните генни ефекти без доказано СКС, но $\sigma_g^2 / \sigma_s^2 = 0,90$ предполага, че адитивността е нараснала чувствително. За F₂-2016 също са доказани само адитивните генни ефекти и отношението на вариансите определя, че точно те са отговорни за наследяването на признака. И други автори установяват, че влиянието на адитивните генни ефекти се увеличава с увеличаване на поколението (Mahantashivayogayya et al. 2004). Това явление се обяснява с повишаването на хомозиготността на хибридите с напредването на генерациите.

На таблица 3 са представени стойностите за ОКС на родителите и СКС на кръстоските за признака продуктивна братимост. По-голямата част от стойностите са недоказани. Достоверни стойности на ОКС за повишаване на признака продуктивна братимост имат сорт Дени и сорт Предел за F₁ през 2014 и 2015, докато за третата година в F₁ е недоказан. Тези два сорта са добри комбинатори, които повишават продуктивната братимост при твърдата пшеница. Сорт Виктория има отрицателна ОКС през двете от годините и намалява стойностите на признака. В F₂ генерацията е установена една доказана отрицателна стойност за Виктория, една доказана положителна за Дени и една отрицателна за Предел. При всички останали случаи стойностите са недоказани и не може да се разчита на информация от тях.

Таблица 3. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за продуктивната братимост и отношение на вариансите.

Код	2014 г. F ₁	2015 г. F ₁	2016 г. F ₁	2015 г. F ₂	2016 г. F ₂
Родители \ ОКС	***	***	n.s.	**	*
11 Виктория	-0,56*	-1,28*	-0,02 n.s.	-0,53*	0,01 n.s.
22 Дени	0,18*	0,28*	0,22 n.s.	0,16 n.s.	0,42*
33 Супердур	0,12 n.s.	0,33*	-0,03 n.s.	0,09 n.s.	-0,14 n.s.
44 Прогрес	0,01 n.s.	0,04 n.s.	-0,08 n.s.	0,09 n.s.	0,03 n.s.
55 Предел	0,23*	0,62*	-0,08 n.s.	0,17 n.s.	-0,32*
Кръстоски \ СКС	***	***	*	n.s.	n.s.
12 Виктория x Дени	-0,84*	-0,74 *	-1,02*	0,39 n.s.	-0,41 n.s.
13 Виктория x Супердур	0,52*	0,4 n.s.	0,36 n.s.	0,25 n.s.	-0,71*
14 Виктори x Прогрес	-0,41*	-0,27 n.s.	-0,41 n.s.	0,26 n.s.	0,006 n.s.
15 Виктория x Предел	0,05 n.s.	-0,22 n.s.	-0,24 n.s.	-1,08*	0,26 n.s.
23 Дени x Супердур	-0,17 n.s.	-0,07 n.s.	-0,28 n.s.	-0,33 n.s.	0,83*
24 Дени x Прогрес	1,51*	2,95*	-0,43 n.s.	-0,39 n.s.	-0,04 n.s.
25 Дени x Предел	0,19 n.s.	0,63*	0,10 n.s.	0,28 n.s.	-0,77*
34 Супердур x Прогрес	-0,27 n.s.	-0,06 n.s.	-0,50 n.s.	0,23 n.s.	-0,44 n.s.
35 Супердур x Предел	1,49*	3,18*	-0,33 n.s.	-0,01 n.s.	-0,54 n.s.
45 Прогрес x Предел	0,24 n.s.	-0,05 n.s.	0,58*	0,22 n.s.	0,51 n.s.
σ_g^2 / σ_s^2	-0,009	0,04	0,187	0,90	1,26

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$; *** - $P \leq 0,001$ n.s. – не достоверно (no significant)

По-голям интерес представляват хибридните комбинации и техните СКС значения, тъй като се установи, че преобладаваща роля имат неадитивните ефекти. Хибридните комбинации (таблица 3) показват, че две от кръстоските Дени х Прогрес и Супердур х Предел имат по две от три доказани положителни стойности за СКС в F_1 и недоказани в F_2 . Кръстоската Виктория х Дени има доказани отрицателни стойности за трите години F_1 . Останалите стойности за СКС не са доказани и би следвало да не се вземат под внимание.

От изследването могат да се излъчат два добри комбинатора сорт Дени и сорт Предел за повишаване на признака продуктивната братимост при твърдата пшеница. Интерес представляват кръстоските Дени х Прогрес и Супердур х Предел, които имат доказани стойности и биха били ценни за създаване на трансгресивни форми. Резултатите от анализа за комбинативната способност показват, че основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Излъчени са два добри комбинатори за повишаване продуктивната братимост и две комбинации с висока стойност на СКС.

4.2.2. Параметричен диалелен анализ

На таблица 4 са представени резултатите от диалелния анализ провеждан по Hayman (1954) и Jinks (1954). От таблицата се вижда, че доминантните параметри H_1 и H_2 са по-високи и доказани от адитивния вариант D в петте случая на изследване, което удостоверява твърдението за силното участие на доминирането в изражението на признака. Адитивният вариант е доказан през F_1 -2016 и за двете години изпитване в F_2 , което сочи за увеличаване на адитивността в следващите генерации. Много автори съобщават за достоверни адитивни и доминантни параметри в наследяването на признака (Dhayal et al., 2003; Singh et al., 2007; Ahmad et al., 2011; Sadeghzadeh-Ahari et al., 2015). Редица изследователи намират доказани по-големи доминантни параметри над адитивните (Singh et al., 2003; Inamullah et al., 2006; Gami et al., 2010; Vanda and Houshmand, 2011). Общата оценка на доминирането се установява от $(H_1/D)^{0.5}$. В нашия експеримент този показател показва едно свръхдоминиране в наследяването на продуктивната братимост. За такива резултати съобщават и други изследователите Menon and Sharma (1997) и Gami et al. (2010).

Параметърът F , показващ посоката на доминиране за F_1 генерацията, е с положителна и доказана стойност за F_1 -2016. Докато през другите две години F_1 е с отрицателен знак и недоказан за F_1 -2014 и доказан за F_1 -2015. Доказаната и положителна стойност в едната година за генерация F_1 , показва преобладаването на положителни гени в този случай. В генерацията F_2 има една недостоверна положителна за (2015) и една отрицателна достоверна за (2016) стойност. Наблюдаваното голямо разнообразие по години на параметъра F може да се обясни с преопределяне на генетичните формули на признака със смяната на условията по години. Съотношението на Kd/Kg посочва едно приблизително равенство на доминантни и рецесивни гени в родителите за F_1 -2014, F_1 -2015 и F_2 -2016. За останалите случаи е по-голямо от единица и означава преобладаване на доминантните гени. За превъзходство на доминантни гени съобщават и авторите Singh et al. (2007). При петте случая на изследване компонентът H_1 е по-голям от H_2 , което определя, че положителните и отрицателните алели по локусите показващи доминиране в родителите, не са пропорционално разпределени, тъй като H_1 и H_2 се различават достоверно и са доказани величини. От отношението $H_2/4H_1$ се потвърждава, че през всички години има асиметричност в разпределението на положителните и отрицателните гени в родителите. Такива резултатите съобщават и авторите Dhayal et al. (2003). При всички случаи без F_2 -2016, показателят h_2/H_2 говори за 1 един ген или група гени, които контролират признака и показват някакво доминиране. Изключение прави случаят F_2 -2016, където участват два гена. Следователно може да се приеме, че продуктивната братимост при твърдата пшеница се определя от 1-2 гена или групи гени, показващи доминиране, които се проявяват според условията на средата. Gami et al. (2010) също съобщават за действието на един ген или група гени показващи доминиране за изпитвания признак.

Коефициентите на корелация r са положителни и недоказани с изключение на F_1 -2014 – доказан. Това показва, че увеличаването стойностите на признака е резултат от натрупването на рецесивни гени. Това съответства с получените резултати на Inamullah et al. (2006). Изчислените коефициенти на наследяемост в широк смисъл са високи в F_1 и F_2 генерации, което показва, че може да се води ефективен отбор на генотип по фенотип. Това съответства с получените резултати от други автори (Ismail et al., 2003a; Vanda and Houshmand, 2011). Коефициентите на наследяемост

в тесен смисъл за F_1 са ниски, а за F_2 средни. Следователно отборът по признака продуктивна братимост трябва да започне в по-късните разпадни генерации. Много автори също съобщават за ниски коефициенти на наследяемост в тесен смисъл (Gami et al., 2010; Vanda and Houshmand, 2011; Hannachi, 2013). В изследванията си с твърда пшеница Houshmand and Vanda (2008) и Hannachi et al. (2017) съобщават за подобни коефициенти на наследяемост в тесен и широк смисъл.

Таблица 4. Генетични параметри и показатели за продуктивната братимост от диалелната кръстоска.

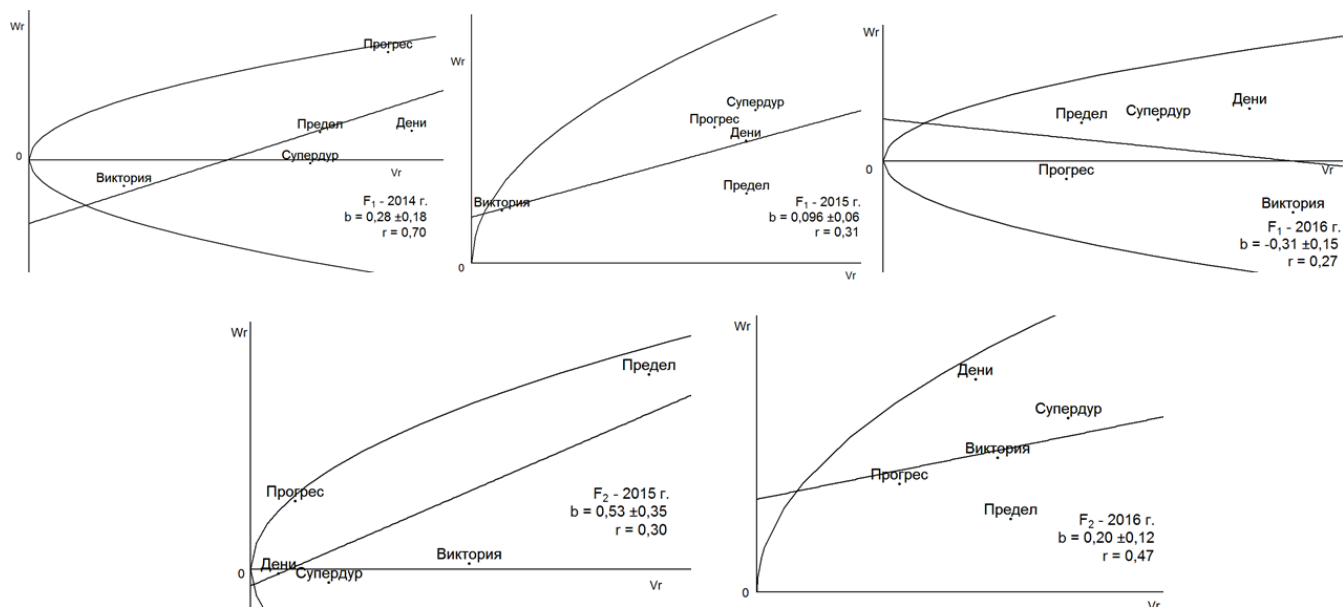
Параметри и показатели	F_1 - 2014 г.	F_1 - 2015 г.	F_1 - 2016 г.	F_2 - 2015 г.	F_2 - 2016 г.
D	$-0,02 \pm 0,13$	$-0,1 \pm 0,78$	$0,19 \pm 0,09$	$0,29 \pm 0,09$	$0,20 \pm 0,04$
F	$-0,23 \pm 0,34$	$-2,04 \pm 1,95$	$0,33 \pm 0,24$	$0,19 \pm 0,24$	$-0,14 \pm 0,1$
H_1	$2,86 \pm 0,37$	$9,85 \pm 2,11$	$0,94 \pm 0,25$	$0,81 \pm 0,26$	$0,43 \pm 0,11$
H_2	$2,41 \pm 0,34$	$8,51 \pm 1,91$	$0,81 \pm 0,23$	$0,55 \pm 0,23$	$0,31 \pm 0,10$
h_2	$1,16 \pm 0,05$	$7,21 \pm 0,31$	$0,22 \pm 0,03$	$-0,0001 \pm 0,03$	$0,54 \pm 0,01$
E	$0,11 \pm 0,26$	$0,47 \pm 1,48$	$0,1 \pm 0,18$	$0,08 \pm 0,18$	$0,09 \pm 0,08$
$(H_1/D)^{1/2}$	1,68	3,12	2,22	1,67	1,46
$H_2/4H_1$	0,21	0,21	0,21	0,16	0,18
Kd/Kr	0,75	0,89	2,27	1,5	0,6
h_2 / H_2	0,48	0,84	0,28	-0,0001	1,74
$r_{YR(WR+VR)}$	0,70	0,31	0,27	0,30	0,47
Коефициенти на наследяемост					
H^2 (широк смисъл)	0,89	0,88	0,66	0,79	0,77
h^2 (тесен смисъл)	0,31	0,38	-0,01	0,45	0,57

4.2.3. Графичен диалелен анализ

Графичният диалелен анализ е представен на фигура 2. Видно е, че признакът продуктивна братимост при твърдата пшеница се определя от генетична система включваща комплементарен епистаз във всички случаи на изследване с изключение на F_2 -2015. Това се вижда от регресионния коефициент „b“, който има стойности достоверно по-малки от единица и изкривява наклона на регресионната линия надолу към обцисната ос Vg. Изключение прави единствено F_2 -2015, където наклона на регресията е достоверно неразличаващ се от 1.

В три от случаите F_1 -2015, F_1 -2016, F_2 -2016 регресионната линия пресича ординатната ос над началната точка и сочи за прояви на непълно доминиране в наследяването на признака. В останалите два случая регресията пресича под началната точка на координатната система за (F_1 -2014) и около началната точка за (F_2 -2015), което говори съответно за свръхдоминиране и пълно доминиране в изражението на признака. Прояви на свръхдоминиране за признака съобщават и други изследователи (Kashif et al., 2003; Inamullah et al., 2006; Vanda and Houshmand, 2011).

Точките на родителите се разпръскват чувствително в голямото разстояние между регресионната линия и ограничаващата парабола (фигура 2). Това показва голямото влияние на средата върху изражението на признака. Точките на родителите си разменят своите места в различните години и генерации, което се обяснява с взаимодействието на генотипа със средата. Преместването на точките в F_1 генерация на сорт Виктория в противоположните краища показва, че със смяната на условията на средата се включват различни генетични системи контролиращи признака продуктивна братимост. Според разположението на точките на родителите в началото и края на пресичане на линията на регресията с параболата, може да се заключи кои сортове са с повече доминантни и кои с повече рецесивни гени. Впечатление прави, че във всички случаи на изпитване точките са разположени близо до началото, което би следвало да означава, че използваните родители в изследването притежават повече доминантни гени.



Фигура 2. Графичен анализ за признака продуктивна братимост

Заклучение

Признакът продуктивна братимост се контролира от генетична система с преобладаване на неадитивните генни ефекти - доминиране и прояви на комплементарен епистаз.

При наследяването на продуктивната братимост се наблюдава доказано голямо участие на доминирането, степента на което чувствително се влияе от условията на средата и се проявява от непълно доминиране до пълно доминиране и свръхдоминиране.

Сортовете Дени и Предел са добри общи комбинатори за повишаване продуктивната братимост при твърдата пшеница. От стойностите на хибридни комбинации интерес представляват кръстоските Дени x Прогрес и Супердур x Предел, които имат доказани стойности и са ценни за създаване на трансгресивни форми.

Увеличаването на стойностите на признака продуктивна братимост е свързано с натрупване на рецесивни гени в генотипа.

Възможно е провеждането на ефективен отбор на генотип по фенотип, но той трябва да започне в по-късните разпадни генерации, когато доминантните ефекти намаляват.

4.3. Дължина на класа

4.3.1. Комбинативна способност на генотиповете

На таблица 5 е представен анализът на варианса по комбинативна способност за трите години F_1 и двете години F_2 . За F_1 -2014 и F_1 -2015 се вижда доказани както ОКС така и СКС. Това предполага, че участие в наследяването вземат както адитивните така и неадитивните генни ефекти. Такъв резултат съобщават и други автори (Topal et al., 2004; Joshi et al., 2004; Pansuriya et al., 2014; Patel et al., 2016). Отношението на вариансите на ОКС към СКС показва, че при наследяването в F_1 -2014 са преобладавали неадитивните генни ефекти, докато за F_1 -2015 основно участие имат адитивните генни ефекти. За F_1 -2016 се наблюдават недоказани СКС ефекти за сметка на високо достоверни ОКС ефекти. Според отношението на вариансите (σ_g^2 / σ_s^2) се установява, че при наследяването за F_1 -2016 участват основно адитивните генни ефекти. За двете години F_2 генерация са намерени доказани ОКС ефекти и недоказани СКС ефекти което предполага, че неадитивните ефекти имат по-слаба намеса в наследяването на признака в късни генерации. Това се потвърждава и от отношенията на стойностите на вариансите им, които са значително над единица. Намерените отношения на вариансите определят, че основна роля в наследяването в F_1 и F_2 генерации имат адитивните генни ефекти. Много автори също съобщават преобладаване на адитивните генни ефекти в наследяването на признака дължина на класа (Hassan et al., 1996; Topal et al., 2004; Housmand and Vanda, 2008; Padhar et al., 2013).

В таблица 5 са представени стойностите за общата и специфичната комбинативна способност на родителите и хибридите респективно. Данните представят доказаните и недоказаните стойности за ОКС. Сортовете Дени и Прогрес са с положителни и доказани

стойности за ОКС във всичките случаи на изпитване. Определяме ги като добри общи комбинатори в посока увеличаване на признака дължина на класа. Сорт Супердур има една положителна и доказана стойност за F_1 -2014, както и положителни и доказани стойности за F_2 през двете години. Данните показват доказани и отрицателни стойности за (ОКС) на сорт Виктория през петте случая на изпитване. Следователно, сорт Виктория скъсява дължината на класа в хибридите, в които участва. От стойностите за СКС на хибридите се вижда, че две кръстоски са показали високи стойности в F_1 за годините F_1 -2014 и F_1 -2015 : Дени х Супердур и Дени х Прогрес, докато за третата са недоказани. Останалите оценки за СКС по кръстоски и години са недоказани. За F_2 генерацията през двете години на изпитване няма доказани СКС ефекти (таблица 14). Изключение прави отбелязаната по-горе в F_1 кръстоската Дени х Супердур за F_2 -2015.

От анализа за комбинативната способност се установява, че основна роля за наследяването в F_1 и F_2 имат адитивните генни ефекти. Според недоказаните стойности на СКС се съди, че главна и основна роля в наследяването в F_2 имат адитивните генни ефекти. Излъчени са три добри комбинатора за увеличаване дължина на класа сортовете Дени, Прогрес и Супердур. Сорт Виктория достоверно води до намаляване на дължината на класа в хибридите. От стойностите на хибридите за СКС са излъчени две добри комбинации които са доказани като такива в два или три от петте случая респективно Дени х Прогрес и Дени х Супердур.

Таблица 5. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за дължината на класа и отношение на вариансите.

Код	2014 г. F_1	2015 г. F_1	2016 г. F_1	2015 г. F_2	2016 г. F_2
Родители \ ОКС	***	***	***	***	***
11 Виктория	-0,83*	-0,85*	-0,65*	-0,87*	-0,68*
22 Дени	0,20*	0,39*	0,39*	0,3*	0,41*
33 Супердур	0,18*	0,047 n.s.	0,1 n.s.	0,16*	0,19*
44 Прогрес	0,33*	0,257*	0,2 *	0,38*	0,21*
55 Предел	0,11n.s.	0,161*	0,05 n.s.	0,03 n.s.	-0,13 n.s.
Кръстоски \ СКС	***	***	n.s.	n.s.	n.s.
12 Виктория х Дени	0,22 n.s.	0,10 n.s.	-0,20 n.s.	0,17 n.s.	0,2 n.s.
13 Виктория х Супердур	0,37*	0,11 n.s.	0,26 n.s.	-0,07 n.s.	-0,03 n.s.
14 Виктория х Прогрес	0,72*	0,13 n.s.	-0,03 n.s.	-0,12 n.s.	-0,15 n.s.
15 Виктория х Предел	0,57*	0,16 n.s.	0,195 n.s.	-0,01 n.s.	0,3 n.s.
23 Дени х Супердур	0,47*	0,39*	0,03 n.s.	0,24*	0,20 n.s.
24 Дени х Прогрес	0,39*	0,51*	-0,02 n.s.	0,02 n.s.	-0,01 n.s.
25 Дени х Предел	0,80*	0,01 n.s.	0,171 n.s.	-0,16 n.s.	-0,23 n.s.
34 Супердур х Прогрес	0,14 n.s.	-0,304*	-0,4*	0,2 n.s.	0,07 n.s.
35 Супердур х Предел	-0,04 n.s.	0,123 n.s.	-0,16 n.s.	-0,08 n.s.	-0,08 n.s.
45 Прогрес х Предел	0,14 n.s.	0,01 n.s.	0,4*	0,26*	0,12 n.s.
σ_g^2 / σ_s^2	0,32	2,83	10,86	250	4,42

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$; *** - $P \leq 0,001$ n.s. – не достоверно (no significant)

4.3.2. Параметричен диалелен анализ

Данните за генетичните параметри (компоненти) и показатели от диалелния анализ са представени на таблица 6. Изменчивостта, обусловена от адитивното действие на гените D, е високо достоверна за петте случая на изпитване. За доказан адитивен параметър D съобщават и редица други авторите (Inamullah et al., 2006; Farooq et al., 2011; Nazeer et al., 2011; Singh and Sharma, 2012). Доказаните стойности за този параметър сочат, че адитивният вариант има голямо значение в контрола на признака дължина на класа при твърдата пшеница, тъй като той е по-голям от доминантния параметър H_1 . Farooq et al. (2011) и Sadeghzadeh-Ahari et al., 2015 съобщават, че адитивният вариант D е с по-големи стойности от доминантния. Доказани са стойности за параметъра H_1 , който отразява варирането дължащо се на доминантното действие на гените. За доказани доминантни параметри съобщават и други изследователи (Kashif et al., 2003; Inamullah et al., 2006a; Singh et al., 2007; Farooq et al., 2011; Nazeer et al., 2011). Най-ясна представа за измерването на доминирането се определя от израза за средната степен на доминиране $(H_1/D)^{0.5}$. В два случая F_1 -2015 и F_1 -2016 показателят сочи, че доминирането е непълно, докато за F_1 -2014 е

установено свръхдоминиране. За двете години на изпитване на F_2 генерацията стойностите са под единица и определят генното действие като непълно доминиране. За прояви на непълно доминиране съобщават и други автори (Menon and Sharma, 1997; Ismail et al., 2003; Singh et al., 2007; Sadeghzadeh-Ahari et al., 2015). Средната степен на доминиране показва, че в наследяването на признака дължина на класа при твърдата пшеница основна роля има непълното доминиране.

Параметърът F е доказан за F_1 -2014, F_1 -2016 и F_2 -2015. За F_1 в доказаните два случая показва преобладаване на честотата на положителните гени. За F_2 генерацията и двете стойности са отрицателни, но само за F_2 -2015 е доказана, което сочи обратното. По-голямата стойност на H_1 от H_2 предполага, че положителните и отрицателните алели по локусите, показващи доминиране в родителите не са в равни пропорции. Това се потвърждава и от показателя $H_2/4H_1$, който показва, че има асиметричност в разпределението на положителни и отрицателни гени в родителите, с изключение на F_1 -2014. Показателят Kd/Kr сочи, че през F_1 -2014 и F_1 -2016 са преобладавали доминантните гени, а през останалите рецесивните гени. За преобладаване на доминантни гени в родителите съобщават и други (Ismail et al., 2003; Singh et al., 2007). По отношение на показателя измерващ броя гени, контролиращи признака и показващи доминиране намираме, че основно признака дължина на класа се определя от един до три главни гена или групи гени в зависимост от условията на средата. За действието на един ген или една група гени съобщават и авторите Gami et al. (2010). Измененията на броя гени участвали в наследяването се променя както в F_1 , така и в F_2 генерации. Тези резултати потвърждават още веднъж явлението „Преопределяне на генетичната формула на признака“. Това явление е твърде често, особено в случаите на количествени признаци, които се контролират от голям брой малки полигени, които значително се влияят от условията на средата. До голяма степен появата на това явление може да наруши ефективното водене на отбора за признака дължина на класа.

Получените коефициенти на корелация сочат, че в F_1 генерацията увеличаването на дължината на класа е резултат от натрупване на доминантни гени. За две от годините F_1 генерация - F_1 -2014 и F_1 -2015 те са достоверни и това твърдение може да се вземе под внимание. Коефициентите на корелация в F_2 разменят знака си и са недостоверни през двете години на изпитване. Изчислените коефициенти на наследяемост са представени на таблица 6. Получените високи стойности за коефициенти на наследяемост в широк смисъл сочат възможност за водене на ефективен отбор на генотип по фенотип. За такива резултати съобщават и други изследователи (Ismail et al., 2003; Basciftci et al., 2013). Установените средни до високи коефициенти на наследяемост в тесен смисъл показват, че отборът би следвало да започне в по-ранните разпадни генерации F_2 - F_3 . Установеното потвърждава твърденията на Gami et al. (2010).

Таблица 6. Генетични параметри и показатели за дължината на класа от диалелната кръстоска.

Параметри и показатели	F_1 - 2014 г.	F_1 - 2015 г.	F_1 - 2016 г.	F_2 - 2015 г.	F_2 - 2016 г.
D	$1,04 \pm 0,038$	$0,95 \pm 0,025$	$0,74 \pm 0,019$	$0,94 \pm 0,011$	$0,69 \pm 0,011$
F	$0,29 \pm 0,095$	$-0,04 \pm 0,06$	$0,14 \pm 0,049$	$-0,12 \pm 0,028$	$-0,018 \pm 0,029$
H_1	$1,24 \pm 0,1$	$0,23 \pm 0,067$	$0,11 \pm 0,053$	$0,098 \pm 0,030$	$-0,053 \pm 0,032$
H_2	$1,21 \pm 0,093$	$0,20 \pm 0,061$	$0,088 \pm 0,048$	$0,078 \pm 0,027$	$-0,004 \pm 0,029$
h_2	$3,31 \pm 0,015$	$0,28 \pm 0,010$	$-0,02 \pm 0,008$	$-0,007 \pm 0,004$	$-0,011 \pm 0,004$
E	$0,050 \pm 0,07$	$0,022 \pm 0,04$	$0,05 \pm 0,037$	$0,024 \pm 0,021$	$0,08 \pm 0,022$
$(H_1/D)^{1/2}$	1,09	0,49	0,38	0,32	0,27
$H_2/4H_1$	0,24	0,21	0,19	0,19	0,01
Kd/Kr	1,29	0,91	1,67	0,65	-1
h_2 / H_2	1,65	0,18	0,47	-0,08	2,75
$r_{Yr(Wr+Vr)}$	-0,97**	-0,83	-0,03	0,20	-0,28
Коефициенти на наследяемост					
H^2 (широк смисъл)	0,93	0,96	0,87	0,95	0,82
h^2 (тесен смисъл)	0,52	0,87	0,81	0,92	0,82

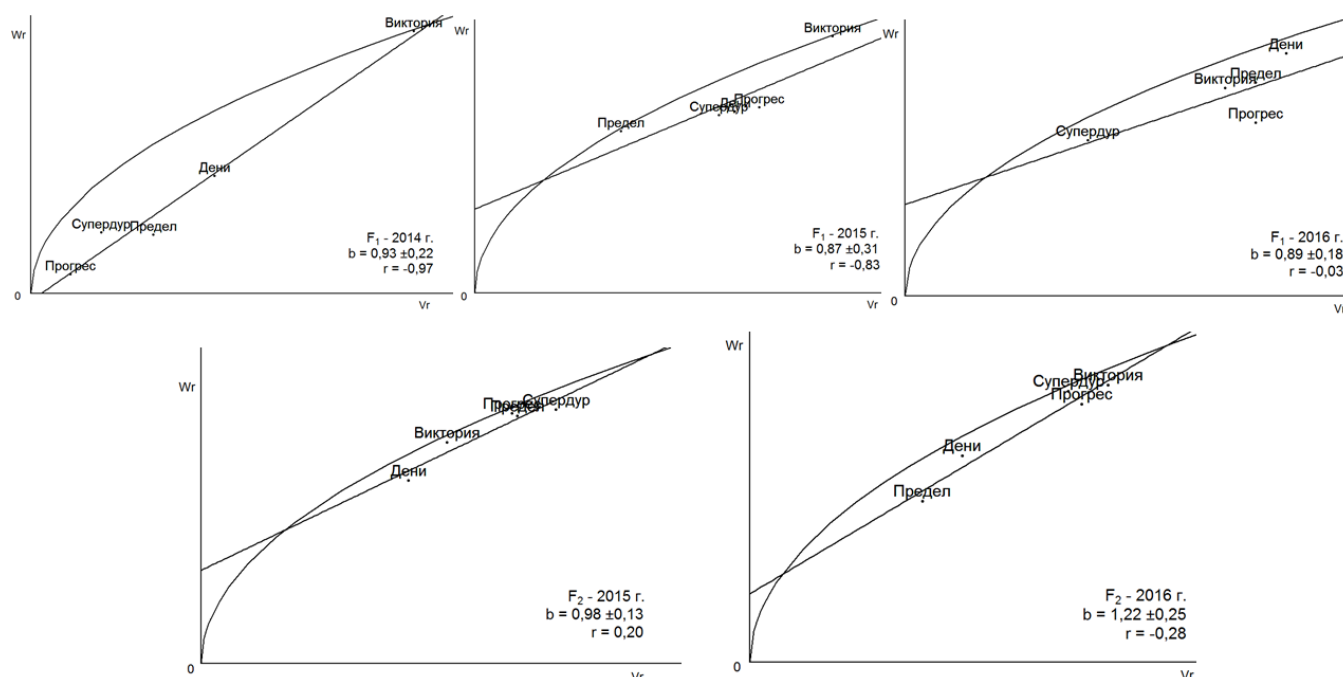
** - $P \leq 0,01$

4.3.3. Графичен диалелен анализ

Графичният диалелен анализ на признака дължина на класа е представен на фигура 3. Линията на регресията за трите F_1 и двете F_2 години показва наклон, който се различава достоверно от 0 и недостоверно от единица. Този резултат показва изпълнение на предварителните условия на Науман (1954) за провеждане на диалелен анализ. Следователно генетичния контрол на дължината на класа при твърдата пшеница се изпълнява от обикновена адитивно-доминантна генетична система. Това съответства с получените резултати от други автори (Gami et al., 2010; Nazeer et al., 2011; Shehzad et al., 2015).

В повечето случаи на изпитване регресионната линия пресича началото на координатната система Vr/Wr над нулата и сочи за непълно доминиране в контрола на признака дължина на класа. Изключения прави F_1 -2014, където регресията пресича около нулата и показва, че в наследяването има контрол пълното доминиране.

От графиката на Wr/Vr регресията (фигура 3) се виждат най-ясно родителите, които притежават доминантни и рецесивни гени. Сортите с ниски стойности на $(Wr+Vr)$, намиращи се близко до началото на координатната система са Прогрес, Супердур и Предел за F_1 -2014, Предел за F_1 -2015 и Супердур за F_1 -2016. Те съдържат повече доминантни гени в контрола на дължината на класа. В два от случаите в F_1 сорт е Виктория носител на повече рецесивни гени, тъй като е разположен по-близо до пресечната точка на параболата с регресията. През трите години на F_1 останалите сортове се намират в средата, което говори за приблизително равно съотношение на доминантни и рецесивни гени, контролиращи признака в тях. В условията на различните години някои сортове сменят местата си и променят отношението на съдържанието на доминантни и рецесивни гени. Това се дължи на явлението преопределяне на генетичните формули на признака. В F_2 генерацията ситуацията е идентична с размяната на местата на сортовете, но прави впечатление, че сортовете се намират по-скоро в средата и имат балансирано съдържание на доминантни и рецесивни гени.



Фигура 3. Графичен анализ за признака дължина на класа

Заклучение

От изследването се вижда, че признакът дължина на класа в изследвания набор от сортове се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система.

В наследяването на признака се наблюдава непълно доминиране с превъзходство на адитивното над неадитивното генетично вариране.

Излъчени са три добри комбинатора сорт Дени, сорт Прогрес и сорт Супердур за увеличаване дължина на класа. Сорт Виктория, използван като родител, води до намаляване

стойността на този признак. Перспективни кръстоски по този признак са Дени х Супердур и Дени х Прогрес.

Наблюдава се тенденция при която натрупването на доминантни гени е отговорно за повишаването на признака дължина на класа при твърдата пшеница.

Стойностите на коефициентите на наследяемост за дължина на класа са високи и посочват възможността за водене на ефективен отбор по този признак в ранните разпадни генерации F₂-F₃.

4.4. Брой класчета в клас

4.4.1. Комбинативна способност на генотиповете

Стойностите на ОКС и СКС за трите реколтни години и в двете генерации са статистически доказани (таблица 7). Това показва, че при наследяването на признака брой класчета в клас имат влияние както адитивните, така и неадитивните генни ефекти. Такива резултати докладват и други автори (Kulshreshtha and Singh, 2011; Adel and Ali, 2013; Singh et al., 2013; Pansuriya et al., 2014; Patel et al., 2016). Отношението на вариансите на ОКС и СКС са под единица и показват, че по-голямо влияние имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). През трите години на изпитване на F₁ и двете години F₂ в наследяването на признака участват основно неадитивните генни ефекти. Резултати с преобладаване на неадитивните генни ефекти над адитивните получават и много други автори (Akinci, 2009; Singh et al., 2012; Padhar et al., 2013; Божанова и Дечев, 2014; Tiwari et al., 2017; Ahmad et al., 2017).

Стойностите за ОКС на родителите и СКС на кръстоските за признака броя класчета в клас са представени на таблица 7. По-голямата част от стойностите са недоказани. Достоверни стойности за повишаване на признака брой класчета в клас има сорт Дени през всичките години и генерации. Сорт Прогрес и сорт Супердур имат отрицателни ОКС и действат като намаляват стойностите на признака. За останалите сортове в експеримента стойностите са недоказани, което показва тяхната несъществена роля.

Таблица 7. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за брой класчета в клас и отношение на вариансите.

Код	2014 г. F ₁	2015 г. F ₁	2016 г. F ₁	2015 г. F ₂	2016 г. F ₂
Родители \ ОКС	***	***	***	***	***
11 Виктория	0,12 n.s.	0,09 n.s.	0,20*	0,005 n.s.	0,29*
22 Дени	0,61*	0,58*	0,72*	0,448*	0,58*
33 Супердур	-0,30 n.s.	-0,25*	-0,35*	-0,09 n.s.	-0,12 n.s.
44 Прогрес	-0,22 n.s.	-0,49*	-0,53*	-0,35*	-0,41*
55 Предел	-0,21 n.s.	0,06 n.s.	-0,02 n.s.	-0,003 n.s.	-0,34*
Кръстоски \ СКС	***	***	***	**	**
12 Виктория х Дени	0,98*	0,41 n.s.	0,65*	0,87*	0,54*
13 Виктория х Супердур	0,80*	0,44 n.s.	0,13 n.s.	-0,01 n.s.	1,22*
14 Виктория х Прогрес	1,06*	1,05*	0,45*	0,37 n.s.	-0,02 n.s.
15 Виктория х Предел	0,88*	0,16 n.s.	-0,05 n.s.	-0,006 n.s.	0,04 n.s.
23 Дени х Супердур	0,27 n.s.	0,83*	0,15 n.s.	0,47 n.s.	-0,23 n.s.
24 Дени х Прогрес	-0,39 n.s.	0,43 n.s.	-0,30 n.s.	0,09 n.s.	-0,15 n.s.
25 Дени х Предел	0,69*	-0,41 n.s.	0,02 n.s.	-1,18*	-0,04 n.s.
34 Супердур х Прогрес	0,15 n.s.	-1,22*	-1,22*	-0,28 n.s.	0,02 n.s.
35 Супердур х Предел	-1,42*	-0,25 n.s.	0,53*	-0,23 n.s.	-0,23 n.s.
45 Прогрес х Предел	-0,92*	-0,21 n.s.	0,35 n.s.	-0,04 n.s.	0,05 n.s.
σ_g^2 / σ_s^2	0,018	0,183	0,77	0,166	0,899

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$; *** - $P \leq 0,001$ n.s. – не достоверно (no significant)

По-голям интерес в хибридните комбинации представляват кръстоските, тъй като се установи, че основна роля в наследяването имат неадитивните генни ефекти. Хибридната комбинация Виктория х Прогрес показва през трите години F₁, висока специфична комбинативна способност. С най-много достоверни СКС стойности е кръстоската Виктория х Дени. Всички останали кръстоски имат по една или две доказани стойности, което е крайно недостатъчно за тяхната оценка. Сорт Дени може да се препоръча като добър комбинатор за повишаване броя

класчета в клас. От кръстоските две комбинации са с висок СКС ефект Виктория х Прогрес и Виктория х Дени и могат да послужат като инициатори за повишаване броя на класчета в клас при техните сегреганти. От анализа за комбинативната способност се вижда, че основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Излъчен е добър общ комбинатор за повишаване признака брой класчета в клас и една комбинации с висока СКС стойност по този показател.

4.4.2. Параметричен диалелен анализ

В таблица 8 са дадени резултатите от проведения диалелен анализ по Hayman (1954) и Jinks (1954). Параметърът D е достоверен и сочи, че в наследяването на признаците участие вземат и адитивните генни ефекти. За доказан адитивен параметър съобщават и други изследователи (Singh et al., 2007; Nazeer et al., 2011; Kutlu and Olgun, 2015). Доминантните параметри H_1 и H_2 са достоверни и много по-високи от адитивния вариант D в петте случая на изследване, което доказва голямата роля на доминирането в изражението на признака. Подобни резултати съобщават и други изследователи (Gami et al., 2010; Kutlu and Olgun, 2015). За по-големи стойности на H_1 и H_2 съобщават също Farooq et al. (2011). От средната степен на доминиране $(H_1/D)^{0.5}$ се вижда, че свръхдоминирането взема основна роля в наследяването на признака брой класчета в клас. Това съответства на получените резултати от Singh et al. (2007) и Gami et al. (2010).

Параметърът F показващ посоката на доминиране, за F_1 -2014 е доказан и положителен. За F_1 -2015 е недоказан и отрицателен, а за F_1 -2016 е доказан и отрицателен. През двете години в F_2 генерацията е недоказан и сменящ знака си. Според доказаните стойности може да се съди, че през едната година доминирането е в посока повишаване на признака, а през другата в обратната посока. Съотношението на Kd/Kr показва едно приблизително равенство на доминантни и рецесивни гени в родителите за F_1 -2016 и F_2 -2016. При останалите случаи е по-голямо от единица и сочи за превъзходство на доминантните гени над рецесивните. За превес на доминантни гени съобщават и Singh et al. (2007). През петте години на изследване компонента H_1 е по-голям от H_2 т.е. положителните и отрицателните алели по локусите, показващи доминиране в родителите, не са в пропорция, тъй като H_1 и H_2 се различават достоверно и са доказани величини. От отношението $H_2/4H_1$ се потвърждава, че във всичките години има асиметричност в разпределението на положителните и отрицателните гени в родителите. Това съответства на получените резултати от Dhayal et al. (2003). Показателят h_2/H_2 сочи групите гени, които контролират признака и показват някакво доминиране. От стойностите му може да се приеме, че броя класчета в клас при твърдата пшеница се определя от един ген или група гени, показващи доминиране. Според Fellahi et al. (2015) контролът на признака брой класчета в клас се осъществява от 2 до 3 гени или група гени, показващи доминиране.

Таблица 8. Генетични параметри и показатели за брой класчета в клас от диалелната кръстоска.

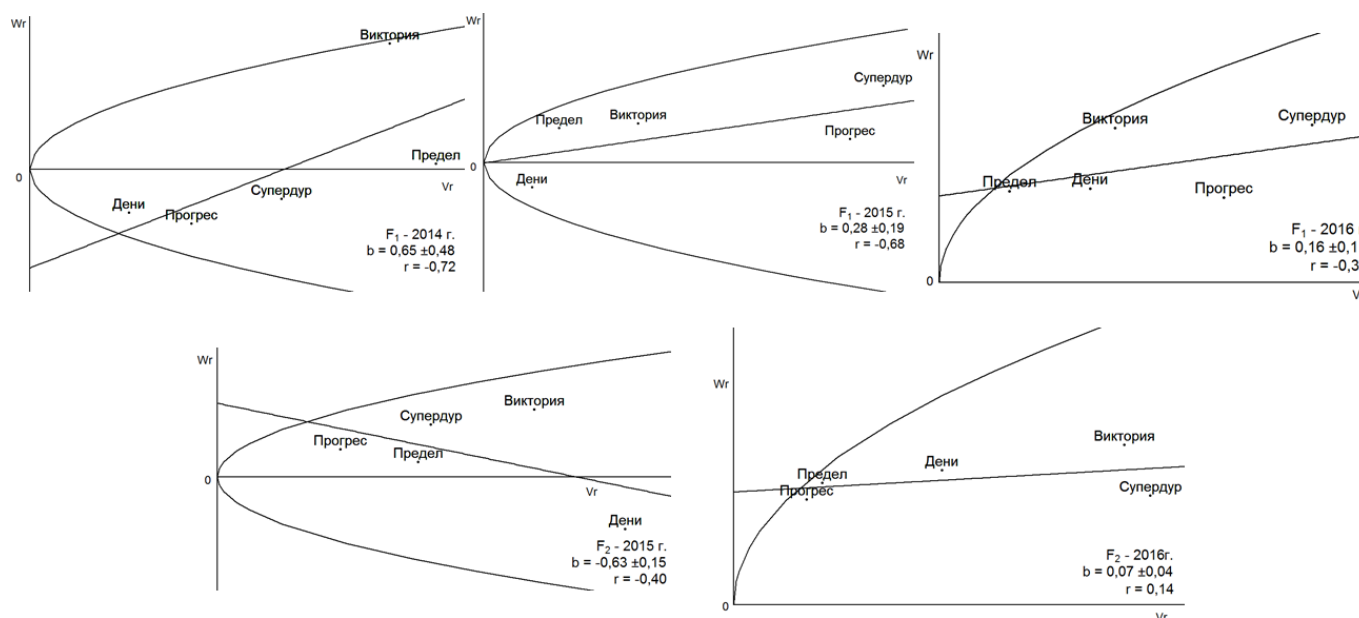
Параметри и показатели	F_1 - 2014 г.	F_1 - 2015 г.	F_1 - 2016 г.	F_2 - 2015 г.	F_2 - 2016 г.
D	$0,22 \pm 0,23$	$0,34 \pm 0,23$	$0,4 \pm 0,16$	$0,33 \pm 0,18$	$0,34 \pm 0,16$
F	$0,73 \pm 0,59$	$0,06 \pm 0,58$	$-0,57 \pm 0,41$	$0,37 \pm 0,47$	$-0,30 \pm 0,40$
H_1	$4,09 \pm 0,64$	$2,05 \pm 0,63$	$0,89 \pm 0,44$	$1,19 \pm 0,50$	$0,51 \pm 0,43$
H_2	$2,66 \pm 0,58$	$1,51 \pm 0,57$	$0,71 \pm 0,4$	$0,84 \pm 0,46$	$0,35 \pm 0,39$
h_2	$0,78 \pm 0,097$	$0,23 \pm 0,096$	$-0,036 \pm 0,06$	$-0,11 \pm 0,07$	$0,16 \pm 0,06$
E	$0,36 \pm 0,45$	$0,18 \pm 0,44$	$0,22 \pm 0,31$	$0,18 \pm 0,35$	$0,27 \pm 0,30$
$(H_1/D)^{1/2}$	4,31	2,45	1,49	1,89	1,22
$H_2/4H_1$	0,16	0,18	0,19	0,17	0,17
Kd/Kr	2,25	1,07	0,35	1,85	0,47
h_2 / H_2	0,29	0,39	0,22	-0,13	0,45
$r_{YR}(W_r+V_r)$	-0,72	-0,68	-0,35	-0,40	0,14
Коефициенти на наследяемост					
H^2 (широк смисъл)	0,75	0,81	0,77	0,66	0,64
h^2 (тесен смисъл)	0,3	0,42	0,59	0,28	0,52

Коефициентът на корелация r показва, че увеличаването стойностите на признака брой класчета в клас е свързано с натрупването на доминантни гени в генотипа. Авторите Gami et al. (2010) съобщават също, че увеличаването стойностите на този признак става с натрупване на доминантни гени. Единствено за F_2 -2016 коефициентът сменя знака си, но стойността му е ниска и корелацията е несъществена. Изчислените коефициенти на наследяемост в широк и тесен смисъл са представени в таблица 8. Стойностите им показват, че коефициентите в широк смисъл са високи в F_1 , докато в F_2 са средни. Подобни стойности за коефициентите на наследяемост съобщават и авторите Ismail et al. (2003a); Başçiftçi et al. (2013). Това показва, че е възможен ефективен отбор на генотип по фенотип. Коефициентите в тесен смисъл са от ниски до средни което предполага, че отбор по признака брой класчета в клас трябва да започне в по-късните разпадни генерации. Авторите Gami et al. (2010) и Fellahi et al. (2015) докладват за намерени ниски коефициенти на наследяемост в тесен смисъл, докато Farooq et al. (2011) за средни такива. Fellahi et al. (2015) заключават, че ефективен отбор по този признак трябва да започне в по-късните разпадни генерации.

4.4.3. Графичен диалелен анализ

Графичният диалелен анализ е представен на фигура 4. Регресионният коефициент b се различава достоверно от 0 и недостоверно от 1 и отговаря на изискванията на Науман (1953) само за F_1 -2014 година. Във всички останали случаи той не се различава достоверно от 0 и се предполага наличие на неалелни взаимодействия под формата на комплементарен епистаз.

В три от случаите F_1 -2016, F_2 -2015 и F_2 -2016 линията на регресията пресича координатната система над началната точка, което означава, че в контрола на признака се проявява непълното доминиране. За прояви на непълно доминиране в контрола на признака съобщават и други автори (Khan et al., 2003; Habib and Khan, 2003; Kashif et al., 2003; Nazeer et al., 2011). В другите два случая F_1 -2014 и F_1 -2015 линията пресича съответно под началната точка и в началната точка, което предполага, че в различни условия признакът се контролира от свръхдоминиране и пълно доминиране. Тези резултатите отговарят на получените от други автори (Habib and Khan, 2003; Fellahi et al., 2015; Shehzad et al., 2015).



Фигура 4. Графичен анализ за признака брой класчета в клас

От разположението на точките на сортовете в координатната система става видно, че в F_1 генерацията повече доминантни гени съдържат сортовете Дени, Предел и Виктор. Останалите сортове се намират също по-близо до началото на координатната система и би следвало да съдържат повече доминантни гени в техния генотип. От графиките за F_2 генерацията се вижда, че точките на родителските сортове са разположени до началото и съответно също съдържат повече доминантни гени, като с най-голям брой са сортовете Дени, Виктор и Предел. Впечатление

прави и разпръскването (отдалечаването) на точките от регресионната линия, което показва голямото влияние на средата върху изражението на признака брой класчета в клас.

Заклучение

От изнесените резултатите се вижда, че признакът брой класчета в клас се контролира от адитивно-доминантна генетична система с прояви на неалелни взаимодействия под формата на комплементарен епистаз.

Варирането, дължащо се на доминантните генни ефекти, е по-силно и се дължи на голямото доминиране в извадката от родителските сортове.

Преобладаващото влияние на неадитивните генни ефекти се дължи до голяма степен на условията на средата и това довежда до преопределяне на генетичните формули, контролиращи признака брой класчета в клас.

Добър общ комбинатор за повишаване стойностите на признака брой класчета в клас е сорт Дени. Хибридни комбинации Виктория х Прогрес и Виктория х Дени имат най-много достоверни СКС ефекти.

Получените коефициенти на корелация показват, че увеличаването броя на класчетата в клас се осъществява с натрупването на доминантни гени.

Коефициентите на наследяемост предполагат възможност за водене на ефективен отбор, който трябва да започне в по-късните разпадни генерации.

4.5. Брой зърна в клас

4.5.1. Комбинативна способност на генотиповете

На таблица 9 е поместен анализът на варианса за ОКС и СКС. Анализът на варианса показва доказани ОКС ефекти и доказани СКС ефекти. Следователно, наблюдаваме достоверно участие както на адитивните генни ефекти (ОКС), така и на неадитивните генни ефекти (СКС) в наследяването на признака. Изследванията на редица автори показват подобни резултати (Torral et al., 2004; Akinci, 2009; Pansuriya et al., 2014; Patel et al., 2016). Съотношението на вариансите на ОКС и СКС показва, преобладаване на неадитивните генни ефекти над адитивните във всичките години и генерации на изпитване. Голям брой автори намират, че в наследяването на признака брой зърна в клас по-голяма роля имат неадитивните генни ефекти (Akinci, 2009; Singh et al., 2012; Petrovich et al., 2012; Ali and Sulaiman, 2014; Tiwari et al., 2017). Следователно ефективен отбор в селекцията за признака брой зърна в клас при твърдата пшеница следва да се води в по-късните разпадни генерации, когато намалява влиянието на неадитивните генни ефекти.

Таблица 9. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за брой зърна в клас и отношение на вариансите.

Код	2014 г. F ₁	2015 г. F ₁	2016 г. F ₁	2015 г. F ₂	2016 г. F ₂
Родители \ ОКС	***	***	***	***	***
11 Виктория	-0,29 n.s.	-1,57*	1,5*	-0,41 n.s.	0,68 n.s.
22 Дени	-2,52*	-1,61*	-1,82*	-1,7*	-2,04*
33 Супердур	2,9*	-0,32 n.s.	3,75*	-0,27 n.s.	2,94*
44 Прогрес	-1,6 n.s.	-1,45*	-3,21*	-0,96 n.s.	-2,52*
55 Предел	1,52 n.s.	4,97*	-0,22 n.s.	3,36*	0,93*
Кръстоски \ СКС	***	***	***	**	**
12 Виктория х Дени	4,86*	-0,31 n.s.	1,01 n.s.	-1,82 n.s.	3,12*
13 Виктория х Супердур	6,42*	-0,38 n.s.	3,8*	-1,92 n.s.	-0,10 n.s.
14 Виктория х Прогрес	4,1*	-0,8 n.s.	2,46*	1,26 n.s.	1,64 n.s.
15 Виктория х Предел	6,94*	-1,04 n.s.	0,74 n.s.	-3,29*	0,34 n.s.
23 Дени х Супердур	5,79*	2,22*	4,33*	4,43*	3,66*
24 Дени х Прогрес	-1,4 n.s.	5,42*	-0,13 n.s.	1,16 n.s.	-2,82*
25 Дени х Предел	4,3*	4,29*	1,43 n.s.	-0,36 n.s.	2,07 n.s.
34 Супердур х Прогрес	9,2*	5,16*	-0,5 n.s.	2,83*	1,14 n.s.
35 Супердур х Предел	-3,02 n.s.	5,26*	1,9*	-0,76 n.s.	1,81 n.s.
45 Прогрес х Предел	-1,54 n.s.	1,33 n.s.	-1,04 n.s.	-0,03 n.s.	3,72*
σ_g^2 / σ_s^2	0,006	0,21	0,74	0,72	0,60

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$; *** - $P \leq 0,001$ n.s. – не достоверно (no significant)

В таблица 9 са поместени стойностите за ОКС на родителите и СКС на кръстоските за признака. Като добри комбинатори за повишаване броя на зърна в клас се определят сортовете Предел и Супердур. Тези генотипове съдържат повече гени с адитивни ефекти и съответно могат успешно да се използват в селекцията на твърдата пшеница за повишаване признака брой зърна в клас. Само родителският сорт Дени има отрицателна и доказана стойност за всичките години на изследване и същият води до намаляване броя на зърната в клас в хибридите получени с него. Установени са и други сортове с отрицателни ОКС ефекти. В кръстоските се наблюдава една ясно очертана добра комбинация по отношение на СКС ефектите. Комбинацията е Дени х Супердур (2х3), която показва доказани и положителни стойности за СКС във всички случаи на изследване по този признак. За отбелязване е, че нейните родители са носители на висока и ниска обща комбинативна способност. Подобен резултат е получен и от Ljubichich et al. (2014) при обикновена пшеница. Други кръстоски с високи СКС ефекти за две години на изпитване са Виктория х Супердур, Виктория х Прогрес, Дени х Предел, Супердур х Прогрес и Супердур х Предел. Според анализа за комбинативната способност основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Излъчени са два добри комбинатора за повишаване признака брой зърна в клас и няколко много добре доказани кръстоски с високи СКС ефекти.

4.5.2. Параметричен диалелен анализ

На таблица 10 са представени генетичните параметри и показатели по Науман (1954) и Jinks (1954) от диалелната кръстоска за всички от случаите на изпитване. Параметърът D, измерващ адитивния вариант, е с доказани стойности за всичките години на изследване. Това потвърждава съществената роля на адитивното действие на гените в контрола на признака. За такива резултатите съобщават и други автори (Singh et al., 2003; Inamullah et al., 2006; Nazeer et al., 2011; Sadeghzadeh-Ahari et al., 2015). Доминантните параметри H_1 и H_2 са доказани и много по-високи от адитивния вариант D в петте случая на изследване, което доказва по-голямото значение на доминирането в изражението на признака в хибридите. Редица автори намират за броя зърна в клас, доказани доминантни параметри (Singh et al., 2007; Ahmad et al., 2011; Farooq et al., 2011; Kutlu and Olgun, 2015). Vanda and Houshmand (2011) и Farooq et al. (2011) получават, че доминантният вариант е по-голям от адитивния $H_1 > D$. От средната степен на доминиране $(H_1/D)^{0.5}$ се вижда, че в нашето изследване свръхдоминирането има основна роля в наследяването на признака брой зърна в клас.

Параметърът F показва посоката на доминиране за F_1 -2014, F_1 -2015. Той е положителен и недоказан, докато F_2 -2016 е доказан и с отрицателен знак. Двете недоказани стойности свидетелстват, че положителните гени са в относителен баланс. Според доказаната стойност можем да съдим, че доминирането е в посока увеличаване на признака. В генерацията F_2 и за двете години стойностите на F са доказани, но с различни знаци и сочат, че в различните среди се променя посоката на доминиране. Стойностите за показателя $H_2/4H_1$, (които се различават от 0,25) говорят за неравномерно разпределение на гените с положителен и отрицателен ефект в родителите. Авторы Dhayal et al. (2003) и Singh and Sharma (2012) също отбелязват, че гените в родителите са неравномерно разпределени за изпитвания признак. Отношението на броя доминантни към броя на рецесивни гени Kd/Kr показва, че превъзходство имат доминантните гени над рецесивните. За превъзходство на доминантни гени съобщават и авторите Singh et al. (2007). Единствено в F_1 -2016 превъзходство имат рецесивните гени. През трите години F_1 и F_2 -2015 на изследване компонента H_1 е по-голям от H_2 което показва, че положителните и отрицателните алели по локусите показващи доминиране в родителите, не са в пропорция, тъй като H_1 и H_2 се различават достоверно и са доказани величини. От отношението $H_2/4H_1$ се потвърждава, че във повечето години има асиметричност в разпределението на положителните и отрицателните гени в родителите. Показателят h_2/H_2 говори за участие на 2 - 3 главни гена или групи малки гени в контрола на признака брой зърна в клас при твърдата пшеница, с изключение на F_2 -2015, където е оперирал един ген.

Отрицателният корелационен коефициент r между стойността на признака при родителите и тяхната стойност ($W_r + V_r$) разкрива, че нарастването на броя на зърната в клас е свързано с натрупване на доминантни гени в генотипа. Това съответства с получените резултати от Inamullah et al. (2006). Единствено изключение прави отново годината F_2 -2015, през която

посоката е обратна. Получените коефициенти на наследяемост в широк смисъл H^2 са високи в F_1 и показват възможностите за водене на ефективен отбор на генотип по фенотип. Това отговаря на получените резултати от други изследователи (Vanda and Houshmand, 2011; Basciftci et al., 2013). Докато в F_2 те са със средни стойности. Коефициентите на наследяемост в тесен смисъл h^2 са ниски за F_1 -2014 и средни за F_1 -2015 и F_1 -2016 и определят необходимостта от започването на отбора в по-късните разпадни генерации. Такива резултатите за коефициентите на наследяемост в тесен смисъл получават и други автори (Farooq et al., 2011; Vanda and Houshmand, 2011; Hannachi, 2013). Това предполага, че в отделни години условията на средата могат да подпомагат селекционния процес. През F_2 генерацията и в двете години коефициентите са със средни стойности. За високи коефициенти на наследяемост в широк смисъл и средни в тесен смисъл съобщават и авторите Hannachi et al. (2017).

Таблица 10. Генетични параметри и показатели за брой зърна в клас от диалелната кръстоска.

Параметри и показатели	F_1 - 2014 г.	F_1 - 2015 г.	F_1 - 2016 г.	F_2 -2015 г.	F_2 -2016 г.
D	16,15 ± 5,99	31,24 ± 6,12	12,58 ± 2,15	30,31 ± 2,32	9,47 ± 1,54
F	11,0 ± 14,98	13,16 ± 15,29	-18,93 ± 5,38	31,45 ± 5,8	-13,23 ± 3,85
H_1	151,1 ± 16,2	73,45 ± 16,53	22,01 ± 5,82	25,49 ± 6,28	11,28 ± 4,16
H_2	137,89 ± 14,6	56,5 ± 14,99	18,23 ± 5,27	14,46 ± 5,69	14,58 ± 3,78
h_2	285,7 ± 2,44	100,89 ± 2,49	42,11 ± 0,87	-2,26 ± 0,94	43,61 ± 0,63
E	9,93 ± 11,34	3,46 ± 11,57	4,41 ± 4,07	4,26 ± 4,39	7,58 ± 2,91
$(H_1/D)^{1/2}$	3,05	1,14	1,2	0,91	1,09
$H_2/4H_1$	0,22	0,19	0,20	0,14	0,32
Kd/Kr	1,24	1,31	0,27	3,6	0,21
h_2 / H_2	2,07	1,78	2,31	0,15	2,99
$r_{Yr(Wr+Vr)}$	-0,96**	-0,93*	-0,68	0,60	-0,93*
Коефициенти на наследяемост					
H^2 (широк смисъл)	0,81	0,90	0,83	0,66	0,63
h^2 (тесен смисъл)	0,17	0,49	0,66	0,38	0,46

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$

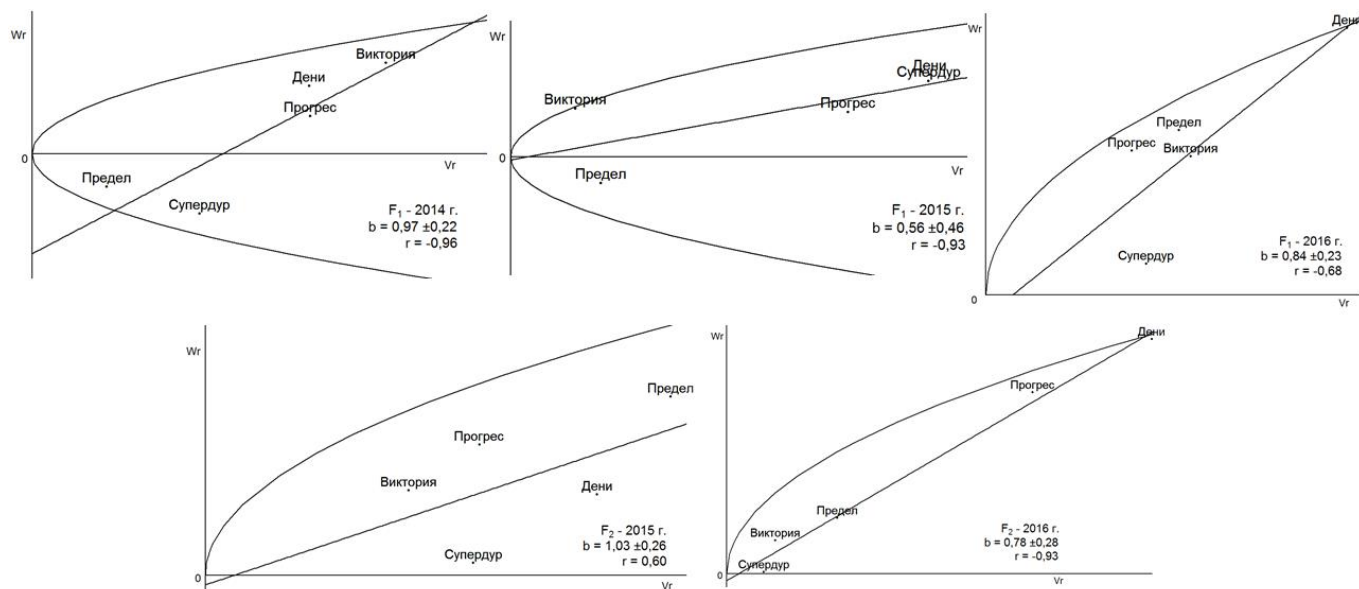
4.5.3. Графичен диалелен анализ

Графичният диалелен анализ е представен на фигура 5 и са отбелязани съответните регресионни коефициенти b по години и поколения. Те показват, че само в един случай при F_1 -2015 има участие на неалелни взаимодействия, тъй като регресионния коефициент не се различава от 0 и линията на регресия се наклонява надолу към абсисната ос Vr . В останалите случаи в наследяването на признака няма проявени неалелни взаимодействия, тъй като b не се различава достоверно от 1. Следователно, признакът брой зърна в клас се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система с прояви на епистаз. Редица изследователи също съобщават, че наследяването на признака брой зърна в клас се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система (Kashif et al., 2003; Nazeer et al., 2011; Fellahi et al., 2015a; Kutlu and Olgun, 2015; Shehzad et al., 2015).

На фигурата Wr/Vr регресионната линия пресича ординатната ос под началото за F_1 -2014 и F_1 -2016, което свидетелства за свръхдоминиране в наследяването на признака. В случая F_1 -2015 регресионна линия се намира много близо до началната точка на ордината и сочи за пълно доминиране. За прояви на свръхдоминиране за признака брой зърна в клас съобщават и други автори (Ismail et al., 2003a; Akram, 2009; Vanda and Houshmand, 2011; Shehzad et al., 2015). В F_2 генерацията и през двете години е установено пълно доминиране в наследяването на признака.

Точките на родителите в координатната система са разхвърляни по дължина на линията на регресия и показват генотипни различия между тях по изследвания признак. Разположението на точките на родителите е свързано с преобладаване на доминантни или рецесивни гени в техния генотип. Тези, които се намират по-близо до началото на координатната система притежават повече доминантни гени, а най-отдалечените повече рецесивни. Преместването на точките на родителите в различните случаи на изследване се дължи на промяната на условията по години. Погледнато общо върху F_1 и F_2 поколенията се вижда, че сорт Дени се намира в най-отдалечената

част на регресията и носи повече рецесивни гени. Сортовете Прогрес и Супердур се намират в средата на графиките, което показва едно по-балансирано състояние на доминантни към рецесивни гени. Сорт Предел в три от годините показва преобладаване на доминантни гени (F_1 -2014, F_1 -2015 и F_2 -2016), а в две от годините е балансиран в това отношение. В различните години и генерации сорт Виктория заема различно положение от преобладаване на доминантни до преобладаване на рецесивни гени. Разместването на родителите в различните години се дължи на взаимодействието генотип - среда.



Фигура 5. Графичен анализ за признака брой зърна в клас

Заклучение

Признакът брой зърна в клас се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система с прояви на неалелни взаимодействия.

Установено е пълно доминиране при наследяването на признака и преобладаване на доминантните генни ефекти в контрола на признака.

Излъчени са два добри комбинатора за повишаване на признака брой зърна в клас – Предел и Супердур. От кръстоските особено интерес представляват комбинациите Дени x Супердур и Супердур x Предел, демонстриращи високи СКС ефекти.

Увеличаването на броя на зърната в клас е свързано с натрупване на доминантни гени в генотипа.

Коефициентите на наследяемост показват, че е възможно водене на ефективен отбор на генотип по фенотип, но този отбор би следвало да започне в по-късните разпадни генерации, където намалява доминирането.

4.6. Тегло на зърната в клас

4.6.1. Комбинативна способност на генотиповете

На таблица 11 са поместени данните от анализа на варианса. Анализът на варианса за комбинативната способност показва достоверни стойности за ОКС и СКС ефектите. Следователно наблюдаваме достоверно участие, както на адитивните генни ефекти (ОКС), така и на неадитивните генни ефекти (СКС), в наследяването на признака. Резултатите съответстват с получените от редица други автори (Topal et al., 2004; Kulshreshtha and Singh, 2011; Adel and Ali, 2013; Singh et al., 2013; Kalhor et al., 2015; Patel et al., 2016).

Съотношението на вариансите на ОКС и СКС показва, преобладаване на неадитивните генни ефекти над адитивните във всичките години и генерации на изпитване. За изследвания признак редица изследователи съобщават за подобни резултати (Tawfelis, 1997; Ismail et al., 2001; Shoran et al., 2005; Akinci, 2009; Mostafa et al., 2014; Tiwari et al., 2017). Следователно ефективен

отбор в селекцията по тегло на зърната в клас при твърдата пшеница следва да се води в по-късните разпадни генерации.

На таблица 11 са поместени стойностите за ОКС на родителите и СКС на хибридите. Като добър комбинатор за повишаване теглото на зърна в клас се проявява сорт Виктория в F₁-2014, F₁-2016 и F₂-2016. В останалите случаи сортът действа в посока на намаляване на теглото на зърната в клас. Сорт Дени има две доказани отрицателни стойности през F₁-2015 и F₂-2016 и действа в посока намаляване на признака. Сорт Супердур показва две статистически достоверни стойности за ОКС - една положителна и една отрицателна. Останалите му значения на ОКС са несъществени и не следва да се вземат под внимание. Сорт Прогрес има три доказани положителни стойности и действа в посока увеличаване на признака. Другите две стойности са отрицателни, но само едната е достоверна. За сорт Предел всички стойности са доказани, но в различните години променят знака си. Тези резултати са твърде противоречиви и трудно може да се определи някой от сортовете, като най-добър комбинатор по признака тегло на зърното в клас. Можем да считаме, че сортовете Прогрес и Виктория са добри общи комбинатори по признака с най-много достоверни ОКС ефекти. В кръстоските (таблица 11) се наблюдават няколко достоверно добри комбинации по отношение на СКС ефектите. Като най-перспективни комбинации се очертават Супердур х Прогрес и Супердур х Предел, които притежават най-много достоверни положителни стойности. Комбинациите Виктория х Супердур и Виктория х Предел в F₁ имат доказани и положителни стойности, като за F₂ са съответно недоказани. Комбинациите Дени х Супердур и Дени х Предел имат по две положителни доказани стойности в F₁ и по една в F₂. Тези кръстоски притежават високи СКС ефекти и може да се използват като възможност за постигане на трансгресии в селекцията на твърдата пшеница по тегло на зърната от клас.

От анализа за комбинативната способност се вижда, че основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Излъчени са два добри комбинатори с високи ОКС ефекти за повишаване стойностите на признака тегло на зърната в клас. Посочени са и две перспективни кръстоски с достоверни СКС ефекти.

Таблица 11. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за теглото на зърната в клас и отношение на вариансите.

Код	2014 г. F ₁	2015 г. F ₁	2016 г. F ₁	2015 г. F ₂	2016 г. F ₂
Родители \ ОКС	*	***	***	***	***
11 Виктория	0,08*	-0,130*	0,10*	-0,11*	0,11*
22 Дени	0,04 n.s.	-0,139*	-0,05 n.s.*	-0,06 n.s.	-0,12*
33 Супердур	-0,02 n.s.	-0,134*	0,11*	-0,06 n.s.	0,01 n.s.
44 Прогрес	-0,02 n.s.	0,186*	-0,04*	0,12*	0,056 *
55 Предел	-0,07*	0,21*	-0,12*	0,12*	-0,06*
Кръстоски \ СКС	***	***	***	***	***
12 Виктория х Дени	0,06 n.s.	0,02 n.s.	-0,03 n.s.	-0,05 n.s.	0,11 n.s.
13 Виктория х Супердур	0,27*	0,039 n.s.	0,21*	-0,05 n.s.	-0,07 n.s.
14 Виктория х Прогрес	0,11 n.s.	-0,010 n.s.	-0,07 n.s.	-0,13 n.s.	0,03 n.s.
15 Виктория х Предел	0,36*	0,19*	0,001 n.s.	-0,13 n.s.	0,097 n.s.
23 Дени х Супердур	0,48*	-0,10 n.s.	0,37*	0,20*	0,07 n.s.
24 Дени х Прогрес	-0,04 n.s.	0,51*	0,08 n.s.	0,08 n.s.	-0,0006 n.s.
25 Дени х Предел	-0,12 n.s.	0,33*	0,16*	0,14 n.s.	0,19*
34 Супердур х Прогрес	-0,02 n.s.	0,50*	0,11*	0,29*	0,37*
35 Супердур х Предел	-0,19*	0,44*	0,26*	0,10 n.s.	0,24*
45 Прогрес х Предел	0,04 n.s.	0,04 n.s.	-0,03 n.s.	-0,10 n.s.	0,13*
σ_g^2 / σ_s^2	-0,109	0,049	0,01	0,8	0,005

* - P ≤ 0,05 ; ** - P ≤ 0,01 ; *** - P ≤ 0,001 n.s. – не достоверно (no significant)

4.6.2. Параметричен диалелен анализ

На таблица 12 са дадени генетичните параметри и показатели по Науман (1954) и Jinks (1954) от диалелната кръстоска за всички години на изпитване. Параметърът D, измерващ адитивния вариант, има една доказана стойност за F₁ генерацията през 2015. В F₂ генерацията адитивният вариант е достоверен само за F₂-2016. Това говори, че адитивното действие на гените

участва много слабо в контрола на признака. От таблицата се вижда, че доминантните параметри H_1 и H_2 са много по-високи и доказани във всички случаи на изследване. Тези достоверни параметри сочат, че доминирането има основна роля в наследяването на признака тегло на зърната в клас. До такива резултатите достигат и други изследователи (Dhayal et al., 2003; Singh and Sharma, 2012). Следователно, в изражението на признака тегло на зърната в клас основно влияние има доминирането. Редица автори намират основното влияние на доминирането в наследяването за признака което се изразява с по-големи доминантни параметри (Singh et al., 2003; Vanda and Houshmand, 2011). От средната степен на доминиране представена от показателя $(H_1/D)^{0.5}$ се вижда, че основна роля в наследяването на признака заема свръхдоминирането. За прояви на свръхдоминиране в изражението на признака съобщават и Menon and Sharma (1997).

Недостоверните стойности за параметърът F говорят, че положителните гени са в относителен баланс. Стойностите за показателя $H_2/4H_1$ (който се различават от 0,25) показват неравномерно разпределение на гените с положителен и отрицателен ефект в родителите. Отношението на броя доминантни към броя на рецесивни гени Kd/Kr показва, че превъзходство имат рецесивните гени над доминантните в F_1 и обратното в F_2 генерацията. През всичките години на изследване компонента H_1 е по-голям от H_2 което определя, че положителните и отрицателните алели по локусите показващи доминиране в родителите, не са в пропорции. От отношението $H_2/4H_1$ се потвърждава, че във повечето години има асиметричност в разпределението на положителните и отрицателните гени в родителите. Това съответства с получените резултатите от Dhayal et al. (2003). Показателят h_2/H_2 говори за участие на 2 - 3 гена в контрола на признака тегло на зърното в клас при твърдата пшеница, с изключение на F_2 -2015, където един ген е управлявал проявлението на признака.

Корелационният коефициент $r_{Yr,(Wr+Vr)}$ между стойността на признака при родителите и тяхната стойност $(Wr+Vr)$ показва, че нарастването на теглото на зърната в клас е свързано с натрупване на доминантни гени в генотипа. В случая корелационните коефициенти са достоверни и може да се разчита на получената информация от тях. Единственият случай, в който е недоказан корелационният коефициент, е през F_1 -2016. Получените коефициенти на наследяемост в широк смисъл H^2 са високи в F_1 и F_2 и говорят, че е възможно да се води ефективен отбор на генотип по фенотип. В работата си с твърда пшеница редица автори получават подобни резултати (Vanda and Houshmand, 2011; Başıftçi et al., 2013). Коефициентите на наследяемост в тесен смисъл h^2 са ниски с изключение на F_2 -2015, когато е - среден. Тези коефициенти сочат за необходимост отбора да започване в по-късните разпадни генерации. За ниски коефициенти в тесен смисъл съобщават и други автори (Dhayal et al., 2003; Vanda and Houshmand, 2011; Nazeer et al., 2011).

Таблица 12. Генетични параметри и показатели за теглото на зърната в клас от диалелната кръстоска.

Параметри и показатели	F_1 - 2014 г.	F_1 - 2015 г.	F_1 - 2016 г.	F_2 - 2015 г.	F_2 - 2016 г.
D	$-0,011 \pm 0,02$	$0,063 \pm 0,033$	$0,020 \pm 0,025$	$0,07 \pm 0,007$	$0,04 \pm 0,01$
F	$-0,008 \pm 0,05$	$-0,023 \pm 0,08$	$-0,036 \pm 0,064$	$0,012 \pm 0,019$	$0,02 \pm 0,03$
H_1	$0,26 \pm 0,05$	$0,47 \pm 0,090$	$0,24 \pm 0,069$	$0,1 \pm 0,02$	$0,14 \pm 0,03$
H_2	$0,23 \pm 0,05$	$0,42 \pm 0,081$	$0,21 \pm 0,063$	$0,06 \pm 0,01$	$0,13 \pm 0,03$
h_2	$0,32 \pm 0,008$	$1,01 \pm 0,013$	$0,45 \pm 0,010$	$0,06 \pm 0,003$	$0,32 \pm 0,006$
E	$0,014 \pm 0,04$	$0,025 \pm 0,06$	$0,038 \pm 0,048$	$0,017 \pm 0,014$	$0,01 \pm 0,02$
$(H_1/D)^{1/2}$	4,86	2,73	3,46	1,19	1,87
$H_2/4H_1$	0,22	0,22	0,21	0,15	0,23
Kd/Kr	0,98	0,87	0,59	1,15	1,43
h_2 / H_2	1,39	1,55	2,14	1	2,46
$r_{Yr,(Wr+Vr)}$	-0,93*	-0,98**	-0,51	-0,83	-0,92*
Коефициенти на наследяемост					
H^2 (широк смисъл)	0,83	0,87	0,71	0,79	0,82
h^2 (тесен смисъл)	0,15	0,34	0,32	0,6	0,26

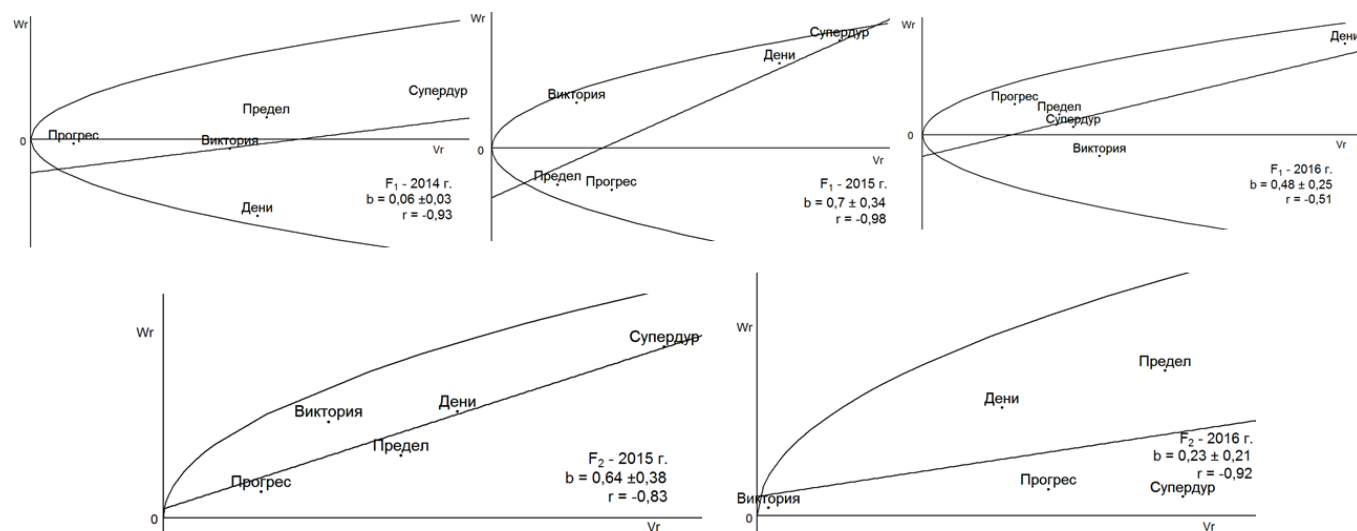
* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$

4.6.3. Графичен диалелен анализ

Графичният диалелен анализ е представен на фигура 6. На фигурата са отбелязани регресионните коефициенти b . От тях се вижда, че в два от случаите (F_1 -2015 и F_2 -2015) контрола на признака тегло на зърната в клас се осъществява от обикновена адитивно-доминантна система, защото b не се различава достоверно от единица. В другите три случая, според регресионният коефициент, който не се различава от нула и се различава от единица, има участие на неалелни взаимодействия (епистаз от комплементарен тип). Прояви на епистаз съобщават и други автори (Zaazaa et al., 2012; Kutlu and Olgun, 2015). От друга страна авторите Nazeer et al. (2011) съобщават, че признакът е под контрола на обикновена адитивно-доминантна генетична система.

Във всичките случаи при F_1 регресионната линия пресича ординатната ос под началото, което показва проява на свръхдоминиране за признака тегло на зърната в клас. Голям брой автори също съобщават, че в наследяването на признака участва свръхдоминиране (Dhayal et al., 2003; Vanda and Houshmand, 2011; Nazeer et al., 2011; Shehzad et al., 2015). В F_2 генерацията регресионната линия пресича ординатата около нула, което говори за наличие на пълно доминиране в наследяването.

Според разположението на точките на родителите може да се съди кои съдържат повече рецесивни и кои повече доминантни гени. Вижда се известно противоположно преместване на точките на сортовете по линията на регресията при смяната на условията. Това говори за вероятно преопределяне на генетичните формули, контролиращи признакът тегло на зърната в клас при твърдата пшеница. От фигурата се виждат, че сортовете Прогрес и Виктория съдържат повече доминантни гени в своя генотип контролиращи този признак. Сорт Супердур заема по-далечно място на графиките и следователно съдържа повече рецесивни гени. Останалите два сорта значително разместват местата си през различните години на изпитване и може да се предположи, че те съдържат доминантни и рецесивни гени в различни пропорции при смяна на условията на отглеждане.



Фигура 6. Графичен анализ за признака тегло на зърната в клас

Заклучение

Получените резултати показват, че признакът тегло на зърната в клас при твърдата пшеница се контролира от адитивно-доминантна система с проявява на епистаз от комплементарен тип.

Наблюдава се свръхдоминиране в наследяването на признака и се установява, че преобладават доминантните генни ефекти в контрола на признака.

От анализа за комбинативната способност се вижда, че основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Излъчени са два добри общи комбинатори сортовете Прогрес и Виктория с високи ОКС ефекти за повишаване стойностите на признака тегло на зърната в клас. Определени са две хибридни комбинации (Супердур х Предел и Супердур х Прогрес), като перспективни кръстоски с достоверни СКС ефекти.

Корелационният коефициент r показва, че увеличаването на теглото на зърната в клас е свързано с натрупване на по-голям брой доминантни гени в генотипа.

Коефициентите на наследяемост за признака тегло на зърната в клас показват възможността за водене на ефективен отбор, който трябва да започва в по-късните разпадни генерации.

4.7. Маса на 1000 зърна

4.7.1. Комбинативна способност на генотиповете

Резултатите от проведения анализ на варианса за ОКС и СКС са представени в таблица 13. Средните квадрати показват достоверност както за ОКС, така и за СКС при двете генерации в трите години. Следователно, при наследяването на масата на 1000 зърна при твърдата пшеница доказано влияние оказват, както адитивното действие на гените контролиращи признака (ОКС), така и неадитивното (доминиране и епистаз - СКС). До такива резултатите достигат и други изследователи (Barnard et al., 2002; Topal et al., 2004; Akinci, 2009; Brahim and Mohamed, 2014; Pansuriya et al., 2014; Kalhor et al., 2015). Отношението на вариансите на ОКС и СКС има стойности по-големи от единица при F_1 -2014 и F_2 -2015, което говори за преобладаване на адитивните генни ефекти над неадитивните. Такива резултати, за преобладаване на адитивните генни ефекти, получават и редица други изследователи (Topal et al., 2004; Housmand and Vanda, 2008; Божанова и Дечев, 2014; Hannachi et al., 2017). През реколтните години и съответните генерации: F_1 -2015, F_1 -2016 и F_2 -2016, стойностите са по-малки от единица, което показва превъзходство на неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз) в тези случаи. В разработките си редица автори също съобщават за преобладаване на неадитивните генни ефекти (Ismail et al., 2001; Akinci, 2009; Seboka et al., 2009; Zahid et al., 2011; Khodadadi et al., 2012; Padhar et al., 2013). Това преобръщане на съотношенията на вариансите на ОКС и СКС е свързано с взаимодействието с околната среда. За доказано взаимодействие генотип - среда в наследяването на признака маса на 1000 зърна съобщават и Wagoire et al. (1998).

На таблица 13 са поместени стойностите за ОКС на родителите и СКС на кръстоските. Като добри общи комбинатори за повишаване стойностите на признака се явяват сорт Прогрес и сорт Виктория. Сорт Прогрес има положителни стойности във всички случаи, като същите са и доказани с изключение на F_1 -2014. Сорт Виктория показва достоверност за ефектите на ОКС за всичките случаи на изследване.

Таблица 13. Стойности за обща комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфична комбинативна способност (СКС) на кръстоските за масата на 1000 зърна.

Код	2014 г. F_1	2015 г. F_1	2016 г. F_1	2015 г. F_2	2016 г. F_2
Родители / Е	***	***	***	***	***
11 Виктория	2,5*	-0,88*	1,59*	-1,75*	1,37*
22 Дени	2,68*	-0,30 n.s.	0,39 n.s.	-0,38 n.s.	-0,55 n.s.
33 Супердур	-2,74*	-2,31*	-1,49*	-1,96*	-2,00*
44 Прогрес	0,01 n.s.	4,5*	2,2*	4,69*	3,27*
55 Предел	-2,45*	-0,99*	-2,69*	-0,58 n.s.	-2,08*
Кръстоски / Е	**	***	***	***	***
12 Виктория x Дени	-4,03*	0,33 n.s.	1,23 n.s.	0,69 n.s.	-0,86 n.s.
13 Виктория x Супердур	5,13*	1,38 n.s.	-0,58 n.s.	0,43 n.s.	-1,44 n.s.
14 Виктория x Прогрес	-2,54 n.s.	1,18 n.s.	0,75 n.s.	0,27 n.s.	-0,72 n.s.
15 Виктория x Предел	0,85 n.s.	4,37*	-0,93 n.s.	0,04 n.s.	1,59*
23 Дени x Супердур	3,90*	1,04 n.s.	3,21*	0,23 n.s.	-1,23 n.s.
24 Дени x Прогрес	-0,31 n.s.	3,24*	0,92 n.s.	-0,66 n.s.	2,27*
25 Дени x Предел	-0,78 n.s.	0,95 n.s.	1,70*	2,66*	2,07*
34 Супердур x Прогрес	-4,30*	0,71 n.s.	1,87*	1,79*	5,71*
35 Супердур x Предел	-1,87 n.s.	2,67*	4,03*	2,41*	3,02*
45 Прогрес x Предел	2,46 n.s.	-0,55 n.s.	-0,53 n.s.	1,58*	-0,41 n.s.
σ_B^2 / σ_s^2	1,7	0,77	0,52	2,55	0,52

* - $P \leq 0,05$; ** - $P \leq 0,01$; *** - $P \leq 0,001$ n.s. – не достоверно (no significant)

Наблюдава се, че при F_1 -2015 и F_2 -2015 тя сменя знака си от положителен в отрицателен, което се дължи на влиянието на годината. Следователно по-добрия комбинатор е сорт Прогрес. От

друга страна, комбинатори, които доказано намаляват едрината на зърното се явяват сортовете Предел и Супердур през трите години F_1 и двете години F_2 . Сорт Дени заема междинно положение, тъй като само през една година има доказана положителна стойност.

Представени са и резултатите за СКС ефектите на кръстоските по години и генерации (таблица 13). Вижда се, че като интересни в селекционно отношение за признака са кръстоските Супердур х Предел, Дени х Супердур, Супердур х Прогрес и Дени х Предел, които в повечето случаи показват положителни стойности за СКС ефектите. Определяме като най-перспективни комбинации Супердур х Прогрес и Супердур х Предел, които показват най-много достоверни положителни стойности за СКС. От друга страна, някои от тези кръстоски в различните години също имат и недоказани стойности, както положителни, така и отрицателни. Останалите кръстоски в повечето случаи имат само една доказана стойност и по-рядко две. Можем да подчертаем, че от кръстоските носители на високи СКС ефекти може да очакваме по-голяма вероятност за постигане на трансгресивни форми по признака маса на 1000 зърна. От анализа за комбинативната способност се вижда, че основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Излъчени са добри комбинатори с високи СКС ефекти за повишаване стойностите на признака маса на 1000 зърна. Посочени са няколко перспективни кръстоски с достоверни СКС ефекти в повечето от случаите.

4.7.2. Параметричен диалелен анализ

Резултатите от провеждането на диалелния анализ за генетичните параметри и показатели е представен на таблица 14. Изменчивостта обусловена от адитивното действие на гените D е достоверна през трите години F_1 и двете F_2 . Това отразява значимостта на адитивния вариант в определянето на признака маса на 1000 зърна при твърдата пшеница. Такива резултати за достоверно влияние на адитивния вариант, съобщават и редица други автори (Ishlam et al., 2001; Dhayal et al., 2003; Awan et al., 2005; Kamaluddin et al., 2007; Dagustu, 2008; Zanke et al., 2014). Съществена роля за контрола на признака има и доминирането. Компонентът H_1 , отразяващ варирането, което се дължи на доминантното действие на гените, е достоверен и през двете генерации. За достоверен доминантен параметър докладват и много други изследователи (Kashif et al., 2003; Sanjeev et al., 2005; Gami et al., 2010; Ahmad et al., 2011). Цялостното измерване на доминирането се осигурява от показателя $(H_1/D)^{0.5}$. Този показател сочи, че доминирането е непълно за F_1 -2014, F_1 -2015, F_2 -2015 и пълно за F_1 -2016 и F_2 -2016. За прояви на непълно доминиране в наследяването на признака съобщават и Sadeghzadeh-Ahari et al. (2015).

Параметърът F има за F_1 -2016, F_2 -2015 и F_2 -2016 достоверни и положителни стойности. Това показва присъствие на повече доминантни алели по този признак в изследваните сортове. Параметрите за доминиране H_1 и H_2 са доказани и близки по стойности за всичките години на изследването. Имайки предвид и стойностите на $H_2/4H_1$, които за F_1 -2014 и F_1 -2015 имат значения много близки до 0,25, се предполага наличие на симетричност в разпределението на положителните и отрицателните гени в родителите. При другите три случая този показател определя, че това разпределение е асиметрично. За асиметрично разпределение на гените в родителите съобщават и авторите Dhayal et al. (2003) и Singh and Sharma (2012). Това се потвърждава и от показателят Kd/Kr , който показва отношението на доминантни към рецесивни гени. От неговите стойности можем да заключим, че в наследяването на признака преобладават доминантните над рецесивните гени. За преобладаване на доминантни гени съобщават и авторите Singh et al. (2007). Показателят h_2/H_2 говори за участие на 1 до 3 главни гени или групи гени в контрола на признака маса на 1000 зърна при твърдата пшеница. Gami et al. (2010) съобщават за действието на един ген или група в изражението на признака. Според Nauman (1954) това отношение ще бъде вярно, когато доминирането на гените е в една посока. Следователно може да се приеме, че масата на 1000 зърна при твърдата пшеница, в нашия набор от родители, се определя от един до три главни гена или групи гени показващи доминиране, действащи в зависимост от условията на средата. Fellahi et al. (2015) съобщават, че в наследяването на признаците вземат участие от 2 до 5 гена.

Корелационният коефициент $r_{Yr;(Wr+Vr)}$ между стойността на признака при родителите и тяхната стойност ($Wr+Vr$), във всички случаи на изследването е с отрицателен знак и показва, че нарастването на масата на 1000 зърна е свързано с натрупване на доминантни гени в генотипа. В случая корелационните коефициенти са достоверни и може да се разчита на получената

информация от тях. Това съвпада с получените резултати от Inamullah et al. (2006). Получените коефициенти на наследяемост в широк смисъл H^2 са средни за F_1 -2014 и високи в другите случаи и показват, че може да се води ефективен отбор на генотипове по фенотип. Такива коефициенти на наследяемост в широк смисъл получават и други автори (Houshmand and Vanda, 2008; Khodadadi et al., 2012; Başçiftçi et al., 2013; Hannachi et al., 2017). От своя страна коефициентите на наследяемост в тесен смисъл h^2 са средни и сочат, че отборът е необходимо да започне в по-късните разпадни генерации. До такива резултати за коефициентите на наследяемост в тесен смисъл достига и редица други изследователи (Dhayal et al., 2003; Houshmand and Vanda, 2008; Khodadadi et al., 2012; Amin, 2013). Fellahi et al. (2015) съобщават, че ефективен отбор по този признак трябва да се води в по-късните разпадни генерации.

Таблица 14. Генетични параметри и показатели за масата на 1000 зърна от диалелната кръстоска.

Параметри и показатели	F_1 - 2014 г.	F_1 - 2015 г.	F_1 - 2016 г.	F_2 - 2015 г.	F_2 - 2016 г.
D	28,16 ± 3,83	29,82 ± 0,97	18,85 ± 1,35	30,53 ± 0,87	25,07 ± 3,45
F	6,14 ± 9,58	1,2 ± 2,42	12,88 ± 3,39	3,38 ± 2,18	9,32 ± 8,64
H_1	21,63 ± 10,35	24,09 ± 2,61	19,79 ± 3,67	9,39 ± 2,36	29,08 ± 9,34
H_2	22,53 ± 9,39	25,13 ± 2,37	14,94 ± 3,32	8,25 ± 2,14	24,91 ± 8,47
h_2	-4,56 ± 1,59	63,92 ± 0,39	20,33 ± 0,55	19,63 ± 0,35	24,88 ± 1,41
E	8,01 ± 7,24	2,22 ± 1,83	1,86 ± 2,56	1,5 ± 1,65	1,63 ± 6,53
$(H_1/D)^{1/2}$	0,87	0,89	1,02	0,55	1,07
$H_2/4H_1$	0,26	0,26	0,18	0,41	0,21
Kd/Kr	1,28	1,04	1,99	1,22	1,41
h_2 / H_2	-0,20	2,54	1,36	2,37	0,99
$r_{Yr;(Wr+Vr)}$	-0,87*	-0,81	-0,28	-0,84	-0,81
Коефициенти на наследяемост					
H^2 (широк смисъл)	0,66	0,90	0,83	0,91	0,9
h^2 (тесен смисъл)	0,43	0,61	0,49	0,79	0,55

* - $P \leq 0,05$

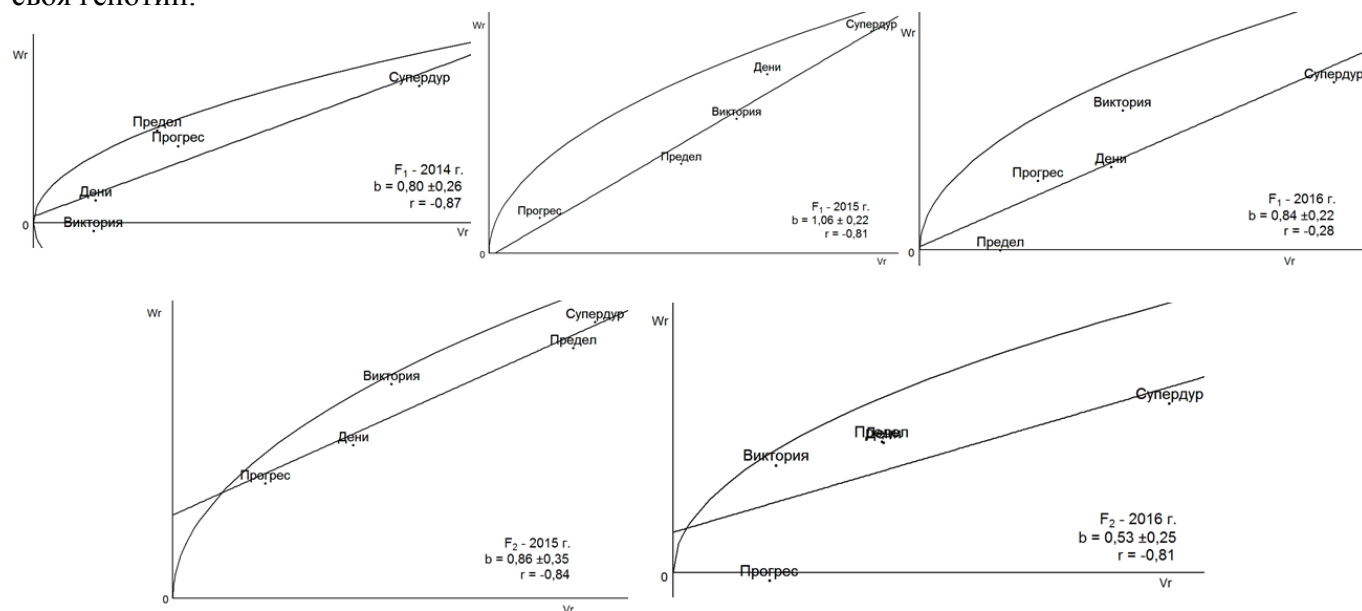
4.7.3. Графичен диалелен анализ

Най-нагледна представа за проявлението на доминантните и рецесивните ефекти по родители дава графичният диалелен анализ, представен на фигура 7. Линията на регресия ($b = 0,80$) за F_1 -2014 показва наклон, който се различава достоверно от нула и не се различава съществено от единица. Линията на регресията ($b = +1,13$) за F_1 -2015 показва наклон, който не се различава достоверно от единица и се различава достоверно от нула. Линията на регресия за F_1 -2016, със стойност ($b = 0,84$) говори, че признакът се контролира от обикновена адитивно-доминантна система. Следователно през трите години F_1 генетичната система контролираща признака маса на 1000 зърна в нашия набор от родителски сортове е обикновена адитивно-доминантна. Този резултат удовлетворява предварителните условия на Науман (1954) за провеждане на диалелен анализ). През изследваните две години F_2 регресионния коефициент $b=0,53$ през 2016 се различава достоверно от нула и единица, което показва, че в F_2 генерация контрола на признака се осъществява от адитивно-доминантна генетична система с прояви на комплементарен епистаз. Редица авторите съобщават, че в наследяването на признака участие има обикновена адитивно-доминантна генетична система (Chaudhry et al., 1975; Khan et al., 1982; Alam et al., 1990; Khaliq et al., 1991; Chowdhry et al., 1992; Kashif et al., 2003; Shehzad et al., 2015).

Линията на регресия пресича ордината на координатната система около началната точка за трите случая F_1 , което сочи за пълно доминиране. При F_2 генерация регресионната линия пресича ординатата над началната точка и показва непълно доминиране за признака маса на 1000 зърна. За прояви на непълно доминиране в наследяването на признака съобщават и други автори (Alam et al., 1990; Khaliq et al., 1991; Chowdhry et al., 1992; Kashif et al., 2003; Inamullah et al., 2006; Fellahi et al., 2015).

В изследвания случай F_1 -2014, родителите Дени, Виктория, Прогрес и Предел показват преобладаване на доминантните над рецесивните гени, защото са разпределени по регресията поблизо до началната точка. Изключение прави сорт Супердур, който се намира на голямо

разстояние от началната точка и показва, че масата му на 1000 зърна се определя от действието на рецесивни гени. При F₁-2015 сортовете Прогрес и Супердур запазват своите места, докато останалите сортове се разпределят около средата на регресията. Това показва, че са по-балансиранни по отношение на доминантни и рецесивни гени. На графиката F₁-2016 се вижда, че сортовете са разположени близо до началото на координатната система и сочат, че същите съдържат повече доминантни гени. Единствено сорт Супердур запазва своето местоположение на графиките в зоната на преобладаващите рецесивни гени. От своя страна сорт Дени през F₁-2015 се доближава до сорт Супердур, като показва повече рецесивност. В F₂ генерация сортовете са разположени сравнително близо до началото и показват, че те съдържат повече доминантни гени в своя генотип.



Фигура 7. Графичен анализ за признака маса на 1000 зърна

Заклучение

Признакът маса на 1000 зърна при твърдата пшеница се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система с частична проява на неалелни взаимодействия в F₂ генерация.

Наблюдава се непълно доминиране в наследяването на признака през всичките случаи на изследването.

От анализа за комбинативната способност се вижда, че основна роля в наследяването на признака имат неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз).

Като добри общи комбинатори за масата на 1000 зърна се проявяват сортовете Прогрес и Виктория. Най-ценни от изследваните комбинации твърда пшеница по отношение маса на 1000 зърна са кръстоските Супердур x Прогрес и Супердур x Препел.

В нашия случай, нарастването на масата на 1000 зърна при твърдата пшеница е свързано с натрупване на по-голям брой доминантни гени определящи признака.

Високите стойности на коефициентите на наследяемост в широк смисъл позволяват воденето на ефективен отбор на генотип по фенотип. Коефициентите на наследяемост в тесен смисъл са средни и насочват отбора да започне в по-късните разпадни генерации F₄-F₅.

4.8. Обобщение на резултатите от диалелния анализ

Получените резултати от диалелния анализ следва да бъдат разгледани комплексно, за да се изяснят възможностите за повишаване на продуктивността, като се подобряват едновременно отделните компоненти. Задълбочаването на изследването позволява да се конкретизират методите на прилаганата селекционна стратегия и да се оптимизира и повиши ефективността на отбора. Не по-назад се нарежда и възможността за оценка на генотиповете и селекционната им ценност като изходен материал за повишаване на продуктивността. Обединяването и разграничаването на

признаци с висока наследяемост и генетична независимост най-често се свързва с повишаването на добива.

Отборът по отделен признак може да повиши добива, но по-значително увеличение би се получило чрез едновременно подобряване на неговите компоненти. Проучените признаци, свързани с добива при твърдата пшеница показват, че в по-голямата си част те се контролират от адитивно-доминантна генетична система, като в някои години има епистаз. Във всички случаи от адитивно-доминантна генетична система се контролират признаците височина на растенията и дължина на класа. При такава генетична система на наследяване отборът е много ефективен и довежда до по-бързо постигане на по-високи стойности за признака. При останалите признаци се наблюдава разнообразие в генетичните системи, които ги контролират. При някои от признаците епистаз от комплементарен тип се появява в различни години, докато в други той основно контролира експресията на признака. Твърдата пшеница е самоопрашваща се култура. Това обяснява повечето случаи в F_2 , които се контролират от обикновена адитивно-доминантна генетична система. Проявите на епистазни взаимодействия на гените при някои признаци като брой зърна в клас, тегло на зърната в клас и маса на 1000 зърна са свързани основно с промяна в условията на средата (годините). Неадитивно наследяване с доминиране и епистаз се установява при признаците: продуктивна братимост, брой класчета в клас, брой зърна в клас, тегло на зърната в клас и маса на 1000 зърна. Наблюдаваните епистатични взаимодействия на гените при твърдата пшеница във всички случаи са от комплементарен тип, като са довели до намаляване ъгъла на регресионната линия при графичния диалелен анализ (фигури 2, 4, 5, 6, 7). Проявленията на комплементарен епистаз влияе върху разпадането, и отборът може да продължи в по-късни потомства. Възможно е отбиране на различни ценни форми през различни години в една и съща кръстоска.

Получените резултатите сочат, че най-подходящи за индивидуален отбор по класическите методи са признаците височина на растенията и дължина на класа. При останалите признаци се отчита само в някои случаи прояви на епистаз. Главно, при повечето случаи на изпитването, те се контролират от обикновена адитивно-доминантна генетична система. За признаците брой зърна в клас и маса на 1000 зърна има само по-един случаи с епистаз (фигури 5, 7). Това показва, че в повечето от случаите е възможно селекционерите да разчитат на по-бързи и високи резултати в подобряване на тези признаци. Би следвало да се отбележи, че основните структурни елементи на добива - брой зърна в клас и маса на 1000 зърна имат само по един случаи на епистаз.

Анализът за параметричните компоненти показва значимост, както на адитивния D , така и доминантния H_1 и H_2 генетичен вариант при повечето признаци. Единствено при продуктивната братимост и теглото на зърната в клас адитивния вариант D е недостоверен в някои случаи (таблици 4 и 12). Адитивният вариант е по-голям от доминантния при три от признаците: височина на растенията, дължина на класа и маса на 1000 зърна. Доминантните параметри са по-големи от адитивните в повечето случаи за признаците продуктивна братимост, брой класчета в клас, брой зърна в клас и тегло на зърната в клас (таблици 4, 8, 10, 12).

Значението на неадитивните генни ефекти се потвърждава и от анализа за комбинативната способност. На таблици 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13 се вижда, че в наследяването значение имат както адитивните генни ефекти ОКС, така и неадитивните СКС (доминиране и епистаз). Установено е, че за признаците продуктивна братимост, брой класчета в клас, брой зърна в клас, тегло на зърната в клас и маса на 1000 зърна превес има варианса на СКС или неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). За останалите два признака основна роля в наследяването имат адитивните генни ефекти (ОКС). Присъствието на адитивно и основно на неадитивно генно действие в наследяването на структурните елементи на добива показва, че за максимално повишаване на продуктивността при твърдата пшеница трябва да се използва система която включва двата варианса едновременно – адитивен и неадитивен. Би следвало кръстосването да бъде между отбрани рекомбинанти в дадена родителска комбинация и кръстосване между отбрани сегреганти от различни родителски комбинации в разпадните генерации за система, позволяваща използването на двата вида генни ефекти при твърдата пшеница. Тези изисквания се изпълняват с използването на тъй наречения рекурентен отбор, препоръчван от някои изследователи (Joshi and Dhawan, 1966; Jensen, 1970; Dhariwal and Singh, 1970; Marais et al., 2001). Използването на този

неконвенционален метод е слабо застъпен в селекционната практиката при твърдата пшеница. Това се дължи на забавянето на селекционния процес, въпреки по-голямата сигурност в резултата.

До голяма степен, по-бързото подобряване на признака зависи от натрупването на какви гени в генотипа, води до увеличаване на неговата стойност. Получените корелационни отношения са представени в таблиците 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14. Коефициентите на корелация в повечето случаи са значими и може да се получи актуална информация от тях. Въпреки недоказаните стойности, може да се направи заключение, че елементите на добива в повечето случаи се увеличават с натрупването на доминантни гени. От съотношението на доминантни към рецесивни гени, определящи признака и показващи някакво доминиране се вижда, че са преобладавали доминантните гени в родителите. В два от изследваните признаци - височина на растенията и продуктивна братимост коефициентите показват, че тяхното селекционно подобряване се свързва с натрупване на рецесивни гени. За признаците, при които рецесивните гени се натрупват за увеличаване на стойностите на признака е възможно да се получат добри резултати и в по-късните разпадни генерации, което дава възможност за по-продължителен отбор. През отделните години на изследване за проявите на някои признаци корелационният коефициент сменя знака си. Това е свидетелство за наличие на явлението преопределяне на генетичните формули на признаците. Когато при наследяването се наблюдава явлението преопределяне на генетичните формули е възможно в отделните години да се отбират различни гени, контролиращи признаците в процеса на селекцията. Това означава, че в различните години се отбират форми, при които признакът се е увеличавал с натрупване на рецесивни или на доминантни гени. При такива признаци са ценни както формите с натрупани доминантни гени, така и формите с натрупани рецесивни гени, които увеличават стойностите.

Коефициентите на наследяемост са пряко свързани с ефекта от отбора и ефективността на селекцията. Коефициентите на наследяемост в широк смисъл са високи и за всички признаци е възможен отбор на генотип по фенотип. От стойностите на коефициентите на наследяемост в тесен смисъл може да се даде най-точна представа за адитивния - селекционно полезен вариант. От тяхната стойност може да се направи заключение за разпадната генерация, от която може да започне ефективен индивидуален отбор. Тяхното разглеждане показва, че за височината на растението и дължината на класа те са - високи, за масата на 1000 зърна са средни, а за останалите изследвани признаци са ниски. За признаците продуктивна братимост и брой зърна в клас в F_2 генерацията коефициентите нарастват, което показва, че за тези два признака по-бързо се увеличава хомозиготността в следващите поколения. Високите коефициенти на наследяемост в тесен смисъл за тези два признака сочат, че е възможно воденето на ефективен отбор в ранните разпадни генерации F_2 - F_3 . Ниските коефициенти на наследяемост в тесен смисъл за останалите признаци показват, че ефективен отбор е възможно да се води в по-късните разпадни генерации F_4 - F_5 . Като доказателство за това се вижда, че за признаците с ниски коефициенти на наследяемост в тесен смисъл в наследяването преобладава доминантният генетичен вариант H_1 . Само за двата признака с високи коефициенти на наследяемост в тесен смисъл е преобладавал адитивният генетичен вариант D.

Получените резултати за общата и специфичната комбинативна способност напълно отговарят на получените резултати от генетичните параметри. За признаците височина на растенията и дължина на класа преобладават адитивните генни ефекти (ОКС), а за признаците продуктивна братимост, брой класчета в клас, брой зърна в клас, тегло на зърната в клас и маса на 1000 зърна преобладават неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Тези съотношения на вариансите в повечето случаи са съпроводени с достоверно участие и значение в наследяването както на адитивните, така и на неадитивните генни ефекти.

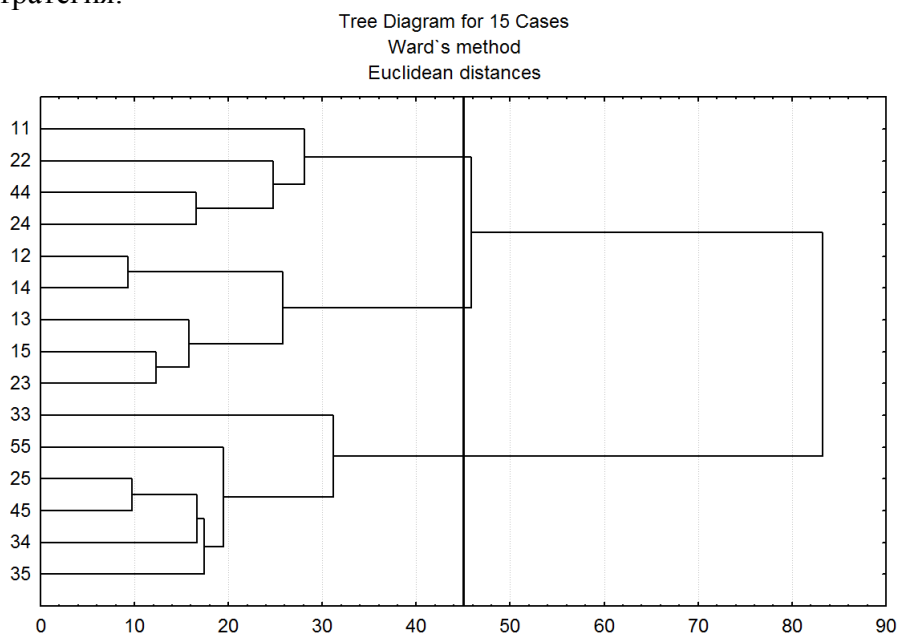
Интерес за селекцията представляват сортовете, които имат доказани ОКС ефекти за повече от един признак (добри комбинатори). Данните за съответните признаци са представени на таблици 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13. От тях се вижда кои са сортовете, които са добри комбинатори по изследваните признаци. Сорт Виктория се явява добър общ комбинатор по маса на 1000 зърна и тегло на зърната в клас и лош комбинатор за признаците височина на растенията, продуктивна братимост и дължина на класа. Сорт Дени е добър общ комбинатор по признаците продуктивна братимост, дължина на класа и брой класчета в клас и лош комбинатор за признаците - брой зърна в клас и тегло на зърната в клас. Сорт Супердур се определя като добър комбинатор за

признаците: височина на растенията, дължина на класа и брой зърна в клас и лош комбинатор за масата на 1000 зърна и броя класчета в клас. Сорт Прогрес показва доказани положителни стойности за ОКС за признаците дължина на класа, тегло на зърната в клас и масата на 1000 зърна, но е лош комбинатор за височината на растенията и брой класчета в клас. Сорт Предел е добър комбинатор за признаците - височина на растенията, продуктивна братимост и брой зърна в клас и лош комбинатор само за два признака - тегло на зърната в клас и маса на 1000 зърна. Добрите комбинатори по 3 признака са сортовете Супердур, Предел, Прогрес и Дени. Само сорт Виктория е добър комбинатор по два признака. Сорт Виктория е лош комбинатор по 3 от изследваните признаци, докато останалите сортове имат само по два признака, в които са лоши комбинатори. Като най-добри общи комбинатори за елементите на добива по повече признаци се очертават сортовете Супердур, Предел, Прогрес и Дени. За повишаване на добива е необходимо едновременно подобряване на няколко ценни признака. Определените комбинативни способности са предпоставка за правилен подбор на родителски форми и тяхното кръстосване за целите на селекционната програма при твърдата пшеница. От възможностите на хетерозиса в селекцията на твърдата пшеница и получаване на трансгресивни форми е необходимо да се разгледат и кръстоските с достоверни СКС ефектите. От изследваните кръстоски като най-перспективни с високи ефекти на СКС са: Прогрес х Предел за височината на растенията, Дени х Прогрес и Супердур х Предел за продуктивната братимост, Дени х Супердур и Дени х Прогрес за дължината на класа, Виктория х Прогрес и Виктория х Дени за броя класчета в клас, Дени х Супердур и Виктория х Супердур и Виктория х Прогрес и Дени х Предел и Супердур х Прогрес и Супердур х Предел за брой зърна в клас, Супердур х Прогрес и Супердур х Предел и Виктория х Супердур и Виктория х Предел за тегло на зърната в клас, Супердур х Прогрес и Супердур х Предел за масата на 1000 зърна. Както се вижда сортовете носители на висока ОКС най-често влизат в кръстоските с висока СКС. По различните признаци се срещат добри кръстоски като са комбинирани родители с висока х висока ОКС и такива, които са комбинирали родители с ниска х ниска ОКС. Някои с високи стойности на СКС са и от комбинация между висока х ниска ОКС. Като най-ценна кръстоска с високи СКС ефекти по няколко признака определяме Супердур Х Предел. Впечатление прави, че добрият общ комбинатор по няколко признака от диалелната кръстоска - сорт Супердур, участва и в най-перспективните кръстоски с високи СКС ефекти. Другият добър комбинатор по повече признаци е сорт Предел, който по същество е национален стандарт в системата на ИАСАС. Това доказва неговото голямо значение за селекционно-подобрителната работа при твърдата пшеница у нас.

4.9. Клъстерен анализ на генотиповете от диалелната кръстоска

Дендрограмата от йерархическият клъстерен анализ е на фигура 8. От фигурата се виждат отделянето на три главни клъстера с достатъчна степен на достоверни различия между тях. Клъстер I включва сорт Виктория (11), сорт Дени (22), сорт Прогрес (44), и кръстоската Дени х Прогрес (24). Този клъстер включва три от родителите, както и кръстоска между два от тях, което говори за наличие на известно генетично сходство помежду им. Клъстер II включва само кръстоски, а именно Виктория х Дени (12), Виктория х Прогрес (14), Виктория х Супердур (13), Виктория х Предел (15) и Дени х Супердур (23). В този кластер попадат всички кръстоски, където участва като родител сорт Виктория (11). Това говори за едно силно влияние на сорт Виктория (11) върху резултатите на хибридите с нея, което ги прави близки помежду си. Клъстер III включва сорт Супердур (33), сорт Предел (55) и кръстоските Дени х Предел (25), Прогрес х Предел (45), Супердур х Прогрес (34) и Супердур х Предел (35). При наблюдаването на този кластер се вижда, че сорт Супердур (33) се отделя чувствително от останалите в групата. Това е лесно обяснимо като се има предвид, че австрийският сорт Супердур (33) е единственият чуждестранен сорт участващ, в диалелната кръстоска. Очаквано, сорт Предел (55) попада в една група с по-голямата част от хибридите, в които е родител. Така представено се наблюдава голямо сходство между сорт Предел (55) и неговите F_1 хибриди. По прецизното разглеждане на дендрограмата показва известно генетично сходство между клъстер I и клъстер II. От друга страна, наблюдаваме висока степен на достоверно генетично разнообразие между клъстерите I и II и клъстер III. Следователно, може да се изтъкне, че диалелната кръстоска води до получаване на сравнително разнообразни генотипове твърда пшеница. Освен това, част от хибридите се различават значително от своите родители.

При водене на селекционния процес трябва да се съобразяваме с генетичната отдалеченост на генотиповете, включвани в комбинативната селекция. За постигане на по-бърз успех е необходимо да се комбинират генетично по-близки генотипове. За постигане на по-голям селекционен напредък, но в по-късните разпадни генерации е препоръчително да кръстосваме генетично по-отдалечени родители (от различни клъстери). В експеримент с използването на клъстерен анализ авторите Khodadadi et al., (2011) достигат до същото заключение за селекционната стратегия.



Фигура 8. Дендрограма на 15 генотипове твърда пшеница от диалелната кръстоска.

Заклучение

Диалелното кръстосване дава възможност да се оцени действието на гените и в същото време допринася за създаване на генетично разнообразие при пълното комбиниране на генетичния материал от група сортове, както и да се оцени тяхната селекционна ценност като донори на ценни качества. Клъстерният анализ може да бъде полезен при създаването на стратегия за водене на ефективен селекционен процес при твърдата пшеница.

5. Изводи

1. Височината на растенията при твърдата пшеница се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система с непълно доминиране. Преобладаването на адитивния генетичен вариант и високите коефициенти на наследяемост сочат, че е възможен ефективен отбор на генотипове по фенотип още в ранните разпадни генерации. Намалването на височината на растенията е свързано с натрупване на рецесивни гени. Добри комбинатори за височината на растенията са сортовете Супердур и Предел.
2. Продуктивната братимост при твърдата пшеница се контролира от генетична система с преобладаване на неадитивното генно действие – доминиране и епистаз от комплементарен тип със свръхдоминиране в някои случаи. Коефициентите на наследяемост са ниски до средни и ефективен отбор по признака следва да се води в по-късните разпадни генерации. Увеличаването стойността на признака е свързано с натрупване на рецесивни гени. Добри комбинатори за продуктивната братимост са сортовете Дени и Предел.
3. Дължината на класа при твърдата пшеница се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система без прояви на епистаз с непълно доминиране. Преобладава адитивния генетичен вариант и коефициентите на наследяемост показват, че е възможен ефективен отбор в ранните разпадни генерации. Увеличаването на признака става с натрупване на доминантни гени в генотипа. Добри общи комбинатори за дължината на класа са сортовете Дени, Прогрес и Супердур.
4. Броят класчета в клас при твърдата пшеница се контролира от генетична система, включваща неалелни взаимодействия от комплементарен тип с непълно доминиране. Установените

коефициенти на наследяемост сочат, че е възможен ефективен отбор, който трябва да започне в по-късните разпадни генерации. Средата има съществено влияние, което води до преопределяне на генетичните формули контролиращи признака. Увеличаването броя на класчета в клас е свързано с натрупване на доминантни гени в генотипа. Добър общ комбинатор по този признак е сорт Дени.

5. Броят зърна в клас при твърдата пшеница се контролира от обикновена адитивно-доминантна генетична система, като в отделните случаи са възможни прояви на комплементарен епистаз. Коефициентите на наследяемост сочат, че ефективен отбор следва да започне в по-късните разпадни генерации. Увеличаването стойностите на признака е свързано с натрупването на доминантни гени в генотипа. Добри комбинатори за броя зърна в клас са сортовете Супердур и Предел.

6. Теглото на зърната в клас при твърдата пшеница се контролира от адитивно-доминантна генетична система, която включва прояви на епистаз от комплементарен тип. Коефициентите на наследяемост са ниски и ефективен отбор може да се води в по-късните разпадни генерации. Нарастването на стойностите на признака е свързано с натрупване на доминантни гени в генотипа. Добри общи комбинатори по този признак са сортовете Прогрес и Виктория.

7. Масата на 1000 зърна при твърдата пшеница се контролира от адитивно-доминантна генетична система в F_1 като в следващите генерации са възможни прояви на епистаз. Коефициентите на наследяемост са ниски и ефективен отбор по масата на 1000 зърна е възможен в по-късните разпадни генерации. По-едри зърна се получават с натрупването на доминантни гени. Добри комбинатори за повишаване масата на 1000 зърна са сортовете Прогрес и Виктория.

8. Адитивните и неадитивните генни ефекти са от значение за наследяването на всички изследвани признаци. В наследяването на два от признаците преобладават адитивните генни ефекти (ОКС), докато при останалите основна роля в наследяването имат неадитивните генни ефекти (СКС).

9. От изследвания набор сортове, включени в диалелната кръстоска, няма такъв, който да е добър общ комбинатор по всички признаци. Сортовете Дени, Супердур, Прогрес и Предел са добри общи комбинатори едновременно по три признака, а сорт Виктория – по два.

10. Перспективна кръстоска с високи СКС ефекти по най-много признаци е комбинацията Супердур х Предел. От нея се очаква получаването на ценни трансгресивни форми по няколко признака едновременно.

11. За постигане на максимални резултати за повишаване на продуктивността в селекционната програма е необходимо използването както на адитивния генетичен вариант, така и на неадитивния.

12. Установено е, че родителите от диалелната кръстоска имат в генотипа си повече доминантни гени за главните признаци свързани с продуктивността.

13. Признаците брой зърна в клас и тегло на зърната в клас са във висока положителна корелационна зависимост. Тази взаимовръзка е от голямо значение за определяне на правилната стратегия за водене на отбор и развиване на селекционната програма по продуктивност.

14. Клъстерният анализ предоставя точна оценка за съществуващото генетично разнообразие. Генетичната близост и отдалеченост на генотиповете в диалелната кръстоска от дендрограмата може да се използват при създаването на стратегия за водене на ефективен селекционен процес при твърдата пшеница.

6. Научни и научно-приложни приноси

1. Установени са типа на наследяването и генетичната природа на основни количествени признаци, свързани с продуктивността при твърдата пшеница в условията на Централна Южна България.

2. Установена е общата комбинативна способност на пет съвременни сорта твърда пшеница и специфичната комбинативна способност на кръстоските от тях.

3. Установени са добри комбинатори по изследваните признаци и са предложени като донори за всеки конкретен признак.

4. Установени са добри комбинатори едновременно по няколко признака които могат да се използват по широко в селекцията на твърдата пшеница.

5. Установени и препоръчани са конкретни кръстоски с високи СКС ефекти за постигане на бързи селекционни резултати.
6. Предложена е стратегия относно началните разпадни генерации от които може да започне ефективен отбор за всеки от изследваните признаци.
7. Установена е генетичната отдалеченост между изпитваните генотипове (сортове и F₁ генерация) въз основа на данните от трите години на изследване чрез клъстерен анализ. Това е дало възможност за включването и на гените свързани с фенотипната стабилност.
8. Резултатите от проведеното изследване са предпоставка за оптимизиране на селекционната програма и ускоряване на селекционния процес при твърдата пшеница.
9. Отбрани са сегреганти с ценни качества и висок добив от кръстоски между различни родители от изследваната диалелна схема и те продължават изпитването си като линии в крайните етапи на селекционния процес при нас.

Научни публикации свързани с дисертацията

1. Драгов, Р., Д. Дечев, (2015). Наследяване на височината на растенията при твърдата пшеница. Аграрен университет – Пловдив, Научни трудове, Том LIX, кн. 2, pp, 65 – 74.
2. Драгов, Р., Д. Дечев, (2016). Диалелен анализ на масата на 1000 зърна при твърдата пшеница. Научни трудове на институт по земеделие Карнобат 2016 - под печат
3. Драгов, Р., (2017). Генетико-селекционно изследване на признака брой зърна в клас при твърдата пшеница. Растениевъдни науки (Bulgarian Journal of Crop Science), 54(2), 24-32.

Abstract

The aim of this study is an investigation of genetic nature and the inheritance of the quantitative traits related to the productivity. The experiments were conducted in field conditions at FCI-Chirpan by block method in three replications during three seasons 2014-2016 year. Diallel cross has been performed with the of five modern durum wheat varieties: Victoria, Deni, Superdur, Progress and Predel. Based on the significant differences between genotypes were conducted analysis for the general and specific combining ability by Griffing (1956), genetic parameters and indicators by Hayman (1954) and a graphical analysis by Jinks (1954). The obtained results show that the plant height is controlled by a simple additive-dominant genetic system. It were identified two good general combiner reduce plant height and dwarf crosses. It was found possibility for conducting of effective selection in earlier segregated generations. Productive tillering is controlled by a simple additive-dominant genetic system with frequent manifestations of complementary epistasis. It was identified two good combiners and two promising crosses with high SCA effects and it is recommended the effective selection to be start in the later generations. The length of main spike is controlled by simply additive-dominant genetic system. There are three good general combiners and two crosses with high SCA effects. It is recommended effective selection to be start in the earlier generations. For trait number of spikes per spike is observed a big participation of complementary epistasis. It was established one good combiner and a cross with high SCA effects. Heritability coefficient indicates that the selection needs to start in later generations. The number of grains per spike is controlled by a genetic system involving non-allelic interactions. There are two good combiners and one cross with high SCA effects and effective selection must be start in later generations. The grain weight per spike is controlled by a simple additive-dominant genetic system with epistasis manifestations in some cases. It is observed two good combiners and two crosses with high SCA effects. It was established the possibility for conducting of effective selection in the later generations. A thousand kernel weight is controlling by a genetic system including a complementary epistasis in some cases. There are two good combiners and two crosses with high SCA effects. The obtained heritability coefficient indicates that an efficient selection is possible in later generations. There is a significant positive correlation between the weights grain per spike and number of grains per spike. The obtained results of cluster analysis allow the creation of a strategy for conducting an efficient selection process for durum wheat breeding. The results of the conducted experiments would lead to optimization of the selection and acceleration of the breeding process in Central South Bulgaria.