

Генетичка структура популације

Популација је скуп индивидуа исте врсте, које се налазе у одређеном времену, на одређеном простору, у међусобном односу слободне оплодње (сваки гамет има могућност оплодње са сваким другим).

Основна разлика између велике и мале популације није, како то многи истичу у броју индивидуа него је следеће: **у великој популацији постоји слободна оплодња, а у малој популацији нема слободне оплодње**, па је присутан инбридинг (укрштање у сродству). С тога је мала популација узорак из велике популације.

Генетика популације математичким терминима приказује наслеђивање у популацији. Популацију чине генотипови и гени, а генетика популације наслеђивање приказује преко фреквенција гена и генотипова. При томе је фреквенција доминантног гена $A = p$, фреквенција рецесивног гена $a = q$, фреквенција доминантних хомозигота $AA = p^2$, фреквенције хетерозигота $Aa = 2pq$ и фреквенције рецесивних хомозигота $aa = q^2$.

Основни закон равнотежног стања популације су дали Харди и Вајнберг (Hardy and Weinberg) који гласи: збир фреквенција доминантних хомозигота, фреквенције хетерозигота и фреквенције рецесивних хомозигота је једнак 0.

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$$

Исто тако, збир фреквенције доминантног и рецесивног гена је 1 ($p+q=1$).

Популација се налази у равнотежном стању ако не дође до промене фреквенције гена и генотипова.

Промене фреквенције гена у популацији

Фактори који ремете равнотежно стање популације су: миграција, мутација и селекција.

Природна селекција је процес који се сматра основним у теорији еволуције за мењање, еволуцију, врста и стварање нових. Ова селекција је последица реакције организама на промене услова средине. То је однос пластичности организма и интензитета и дужине трајања одређених спољних утицаја. Интензитет у дужина трајања појединих чинилаца који делују на организам као део укупне спољне средине чини **селекциони притисак**. Правило је да што су селекциони притисци јачи то су и промене организма бурније и неизвесније по правцу и исходу. Супротно наведеном, слабији селекциони притисци доводе до постепених, често веома малих промена организама. Ове промене могу да се фиксирају у генотипу **мутацијама**, наследним променама гена у геному. Ако те мутације значе бољу прилагођеност условима средине изражену кроз већу адаптивну и репродуктивну способност, онда такви организми имају предност у односу на оне код којих није дошло до мутације и природна селекција их фаворизује, чиме се они шире.

Мера репродуктивне способности генотипа упоређена са другим генотиповима у популацији представља АДАПТИВНУ или СЕЛЕКЦИОНУ ВРЕДНОСТ, чије су главне

компоненте преживљавање и фертилноћ. Селекција може да делује на адаптивну вредност у целини или на њене компоненте.

Деловање селекције у популацији може да буде: селекција против рецесивних хомозигота, селекција против рецесивних хомозиготних индивидуа, селекција која фаворизује хетерозиготне генотипове, селекција против хетерозигота, а може да се установи и процена генетичке добити од селекције.

Мала популација и узгој у сродству

Мала популација је узорак из велике популације и основна карактеристика је одсуство слободне оплодње, тј постојање инбрединга. То је укрштање у сродству, тј. укрштање индивидуа које су у ужем сродству од просека сродства популације.

Степен сродства се израчунава преко Рајтовог (Wright) коефицијента инбрединга, који представља вероватноћу да су два алелна гена неке индивидуе идентична по свом пореклу (воде порекло од истог претка).

Из познатог педигреа (родослова) се израчунава коефицијент инбрединга по формули:

$$F_I = \sum (1/2)^n$$

или ако је заједнички предак већ укрштан у сродству: $F_I = [\sum (1/2)^n \times (1 + F_A)]$

Код биљака, максимални ниво инбрединга је самооплодња. Код оних биљака којима је самооплодња природан начин размножавања (пшеница, соја), инбрединг није штетан. Међутим, код странооплодних врста (кукуруз, сунцокрет) укрштање између сродника има штетне последице и доводи до инбрединг депресије. Код странооплодних биљака које подносе самооплодњу, стварају се инбред линије процесом самооплодње кроз шест и више генерација. Најчешће након 6-8 генерација присилне самооплодње, постиже се око 96% хомозиготности, али настаје појава инбрединг депресија. Добијене биљке-инбред линије су знатно ниже, лошијег квалитета и измењеног изгледа. Међутим, укрштањем инбред линија међусобно добија се хетерозис, тј. појава бујности F_1 генерације и добијају се хибриди (кукуруз, сунцокрет). Генетички- хетерозис је стање максималне хетерозиготности који се постиже укрштањем две самооплодне (инбред) линије. Постоје три хипотезе којима се објашњава хетерозис: 1) хипотеза физиолошке стимулације, 2) хипотеза о доминантно везаним генима и 3) хипотеза супердоминантности.

Настале инбред линије се укрштају, а провера које од њих ће дати најбољи хетерозис се изводи помоћу тестирања комбинационих способности.

Компоненте фенотипске варијабилности и херитабилност

Како фенотип представља спољашњи изглед индивидуе- сачињен од генотипа и услова спољне средине, тако и варијансу фенотипа чини збир генотипске и еколошке варијансе:

$$S^2_F = S^2_G + S^2_E$$

а генотипску варијансу чини збир адитивне варијансе (укупан ефекат свих минор гена), доминантне варијансе (ефекат интраалелне интеракције), варијансе интеракције (ефекат интералелне интеракције) и варијанса погрешке :

$$S^2_G = S^2_A + S^2_D + S^2_I + S^2_{\text{error}}$$

Сличност између родитеља и потомака може да се одреди израчунавањем херитабилности. У ширем смислу представља удео генетичке у укупној фенотипској варијанси $h^2 = S^2_G/S^2_F$, а у ужем смислу удео адитивне у укупној фенотипској варијанси $h^2 = S^2_A/S^2_F$. Што је вредност херитабилности већа, мањи је удео еколошких фактора, а већи удео генетичке варијансе, те ће потомци више личити на родитеље.

Херитабилност може да се рачуна и по проширеним формулама, из популација укрштања

Barton:

$$h^2 = \frac{S^2_{F_2} - S^2_{F_1}}{S^2_{F_2}}$$

Mahmud i Kramer:

$$h^2 = \frac{S^2_{F_2} - \sqrt{S^2_{P_1} \times S^2_{F_{P_2}}}}{S^2_{F_2}}$$

Mather:

$$h^2 = \frac{S^2_{F_2} - (S^2_{P_1} + S^2_{F_{P_2}} + S^2_{F_1}) / 3}{S^2_{F_2}}$$

Адаптабилност и стабилност генотипа

Адаптабилност и **стабилност** су два типа понашања организма који је подвргнут променама услова животне средине. Познавање ових типова реакције је веома важно и за схватање начина понашања организама у природних средине, али и у широкој пољопривредној производњи, као и у процесу оплемењивања врста и селекције економски пожељних генотипова.

Адаптабилност, у најширем смислу, значи прилагођавање организма условима средине. Оваква реакција на варијацију услова средине се назива и пластичном реакцијом. Добра способност адаптације, подразумева јачу интеракцију генотип/спољна средина. Што је ова интеракција већа, то је момент реакције организма на промене услова средине бржи. Адаптабилност се често сусреће у природним условима. Природна селекција, која се спонтано дешава у природи, фаворизује адаптабилне генотипове, односно организме који се добро прилагођавају условима средине. У смислу репродукције то значи да адаптабилни организми у повољним условима средине се репродукују боље, користећи своје генетичке потенцијале што више. Међутим, у условима стреса, у неповољним условима околне средине, ови организми се репродукују у минимуму, да би опстали и продужили врсту. Адаптабилност представља логично и економично понашање организма, који се прилагођавају условима средине да би испунили основну сврху, а то је репродукција – продужење врсте.

Стабилност се карактерише слабом интеракцијом генотипа и спољне средине. Реакција организма на варијацију услова средине је мала. Што је интеракција генотип/спољна средина мања, стабилнија је реакција организма на околне промене животних услова. Оваква реакција организма се ретко среће у природним условима, јер природна селекција не фаворизује организме слабе реакције на варијацију средине

Постоје различити модели којима се испитује стабилност генотипова: адитивни модел- анализа варијансе (ANOVA) и различити мултипликативни модели. Сви модели су детаљно приказани и објашњени у уџбенику:

Генетичка детерминација квантитативних особина

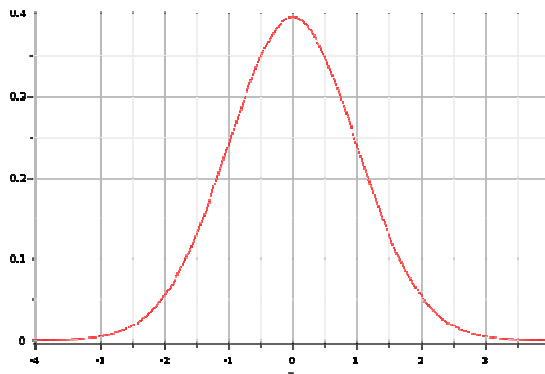
Полигено наслеђивање је оно при коме је једна особина детерминисана већим бројем гена (**полигени**). Ови гени имају слаб појединачни ефекат (па се зову и **минор** гени), те да би се испољила нека особина, неопходно је заједничко деловање већег броја гена. Особине које се наслеђују полигенима се називају **квантитативне**. На овај начин се наслеђују тзв. метричке особине у агрономији, као што су: маса биљке, број зрна по класу, број зрна по клипу, маса зрна, садржај протеина, висина стабљике, дужина плода, дебљина леђне сланине, продукција јаја и млека и сл. Код човека се такође наслеђују особине као што су: висина тела, маса тела, обим груди, обим кукова, дужина ногу, ширина рамена и сл. Наслеђивање ових особина је у великој мери зависно од услова спољне средине.

Исто тако, постоје и тзв. **квалитативне** особине. Оне се наслеђују **мајор** генима, којих је мало и имају јак појединачни ефекат. Овако се наслеђују боја цвета, боја листа, тип листа, тип раста стабла и сл. Квалитативне особине карактерише дисконтинуисана варијабилност. На пример, укрштањем родитељских биљака са црвеним и белим цветовима, у потомству се добија 25% биљака црвеног, 50% биљака ружичастог и 25% биљака белог цвета. То значи да су јасно дефинисани фенотипови потомства и вероватноћа њиховог појављивања.

Генотип представља укупну наследну основу индивидуе, односно генски фонд. Интеракцијом наследне основе и животне средине, коју чине околни биотички и абиотички фактори, добија се испољавање појединих особина које збирно дају спољашњи изглед индивидуе, или **фенотип**. Фенотипска варијабилност квантитативних особина

садржи висок удео еколошке варијабилности у односу на генетичку варијабилност и по томе се знатно разликује од варијабилности квалитативних особина.

Квантитативне особине карактерише континуисана варијабилност, тј. крива нормалне дистрибуције фреквенција (сл. 1).



Слика 1. Крива нормалне дистрибуције фреквенција (Гаусова крива)

Наслеђивање квантитативних особина се представља различитим статистичким параметрима, као што су: аритметичка средина (средња вредност), стандардна грешка аритметичке средине, стандардна девијација, варијанса и коефицијент варијације.

Аритметичка средина је највише коришћен показатељ централне тенденције. Изражава се у јединицама мерења. За негруписане податке се рачуна по формули:

$$\bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_n}{n} \quad \text{односно}$$

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

где су x_1, \dots, x_n вредности јединица мерења, а n укупан број јединица мерења.

За израчунавања аритметичке средине груписаних података се користи формула:

$$\bar{x}_p = \frac{\sum (fx)}{\sum f}$$

где је f фреквенција појединих група, а x средина групних интервала.

Стандардна девијација (S или σ) у узорку говори колико у просеку елементи узорка одступају од аритметичке средине узорка. Изражава се у јединицама мерења. За негруписане податке се израчунава по формули:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$

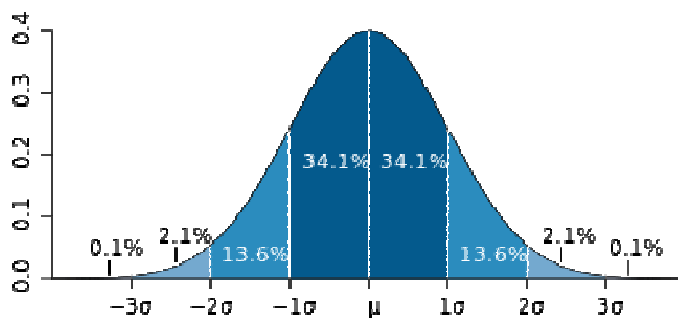
где је:

n - број елемената у узорку

\bar{x} - аритметичка средина узорка

x_i - i -ти члан узорка ($i = 1, 2, \dots, n$)

Око 68% вредности се налази у интервалу од плус-минус једне стандардне девијације од аритметичке средине, око 95% вредности се налази у интервалу од плус-минус две стандардне девијације, а око 99,7% се налази унутар плус-минус 3 стандардне девијације. Ово је познато као **емпиријско правило**.



За груписане податке се стандардна девијација рачуна по формули:

$$s = \sqrt{\frac{\sum fX^2 - \frac{(\sum fX)^2}{N}}{N - 1}}$$

где је f = фреквенција појединих група, x = средина групних интервала, а N = број елемената у узорку

Стандардна грешка аритметичке средине показује колика грешка је учињена при мерењу неке особине. За негруписане податке се користи формула:

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

где је S = стандардна девијација, а n = број елемената у узорку.

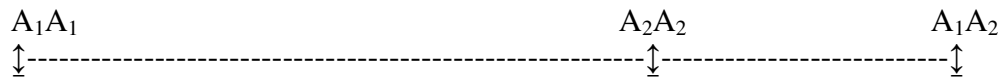
Парцијална доминација – средња вредност потомства A_1A_2 је блиска средњој вредности једног од родитеља A_1A_1 или A_2A_2 .



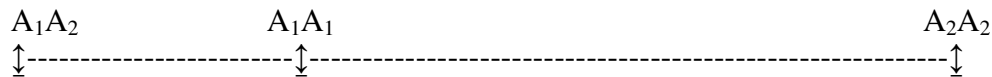
Пуна доминација - средња вредност потомства A_1A_2 је идентична средњој вредности једног од родитеља A_1A_1 или A_2A_2 .



Супер доминација- средња вредност потомства A_1A_2 је већа од средње вредности је родитеља A_2A_2 (*позитивна супердоминација*).



Или је средња вредност потомства A_1A_2 мања од средње вредности родитеља A_1A_1 (*негативна супердоминација*).



Комбинационе способности

Укрштање инбред линија не резултира увек појавом хетерозиса, па је зато неопходно да се испитају комбинационе способности родитеља.

Комбинационе способности могу да буду опште и посебне. Опште (**ОКС**) комбинационе способности представљају просечну вредност једног родитеља на основу његовог понашања у укрштањима са другим родитељем. Посебне комбинационе способности (**ПКС**) представљају понашање родитеља X у укрштању са родитељем Y.

За анализу комбинационих способности могу да се користе тзв. **диалелна укрштања** (укрштање сваког са сваким). Ово се више примењује код самооплодних биљака. Главни недостатак диалелних укрштања је тај што је број укрштања ограничен (максимално 10 родитеља).

Постоје четири метода за израчунавање комбинационих способности из диалелног укрштања (Griffing, 1956):

- 1) Метод 1- обухвата родитеље, F_1 или F_2 генерацију, реципрчна укрштања (број комбинација: p^2)
- 2) Метод 2- обухвата родитеље, F_1 или F_2 генерацију, без реципрчних укрштања (број комбинација $p(p+1)/2$)

- 3) Метод 3- обухвата F_1 или F_2 генерацију и реципрочна укрштања (број комбинација $p(p-1)$)
- 4) Метод 4- обухвата само средње вредности F_1 генерације (број комбинација $1/2 p(p-1)$)

Код странооплодних биљака или у случају када оплемењивач жели да превазиђе проблем ограниченог, малог броја укрштања у диалелу, за анализу комбинационих способности се више користи **модел линија x тестер**. Заснива се на коришћењу једног заједничког тестера, који би требало да буде најбољи и да да што повољнију оцену комбинационих способности. Према моделу који су дали Singh and Chaudhary (1976) прво се израчунава анализа варијансе (ANOVA), при чему се утврђује да ли постоји значајна разлика између генотипова родитеља и њихових хибрида.

Следећи корак је утврђивање комбинационих способности:

- a) Процена општих комбинационих способности тестера:

$$g_j = \frac{\sum X_{...j}}{l * p} - \frac{\sum X_{...}}{l * t * p}; \sum X_{...j} - \text{тотал тестера са линијама,}$$

$$\sum X_{...} - \text{тотал укрштања.}$$

- b) Процена посебне комбинационе способности за свако укрштање:

$$s_{ij} = \frac{X_{ij}}{p} - \frac{\sum X_{i...}}{t * p} - \frac{\sum X_{...j}}{l * p} + \frac{\sum X_{...}}{l * t * p}; \quad X_{ij} - \text{вредност за свако укрштање.}$$

Затим се израчунавају стандардне грешке:

- a) Стандардна грешка за ОКС линија:

$$SEl = \sqrt{\frac{MSe}{p * t}}; \quad MSe - \text{средина квадрата погрешке}$$

- b) Стандардна грешка за ОКС тестера:

$$SEt = \sqrt{\frac{MSe}{p * l}}$$

- c) Стандардна грешка за ПКС:

$$SEpks = \sqrt{\frac{MSe}{p}}$$

d) Стандардна грешка разлике линија:

$$SE(g_i - g_j) \text{ линије} = \sqrt{\frac{2 * MSe}{p * t}}$$

e) Стандардна грешка разлике тестера:

$$SE(g_i - g_j) \text{ тестера} = \sqrt{\frac{2 * MSe}{p * l}}$$

f) Стандардна грешка разлике укрштања:

$$SE(s_{ij} - s_{kj}) = \sqrt{\frac{2 * MSe}{p}}$$

Следи израчунавање генетичких компоненти:

a) Коваријанса полусродства линија:

$$CovHSI = \frac{MSl - MSlt}{p * t}$$

b) Коваријанса полусродства тестера:

$$CovHSt = \frac{MSt - MSlt}{p * l}$$

c) Коваријанса просека полусродства:

$$CovHS = \frac{l}{p * (2 * l * t - l - t)} * \left[\frac{(l - 1) * MSl + (t - 1) * MSt}{l + t - 2} - MSlt \right]$$

d) Коваријанса пуног сродства:

$$CovFS = \frac{(MSl - MSe) + (MSt - MSe) + (MSlt - MSe) + 6 * p * CovHS - p * (1 + t) * CovHS}{3 * p}$$

e) Варијанса ОКС:

$$\delta^2_{oks} = CovHS = \frac{1 + F}{4} * \delta^2_A;$$

F- коефицијент инбрединга

δ^2_A - адитивна варијанса

f) Варијанса ПКС:

$$\delta^2_{\text{PKS}} = \frac{MSlt - MSe}{p} = \left[\frac{1+F}{2} \right]^2 * \delta^2_D; \quad \delta^2_D - \text{доминантна варијанса}$$

И на крају пропорционални допринос линија, тестера и њихових укрштања у укупној варијабилности:

$$\text{Допринос линија} = \frac{SSl}{SSu} * 100,$$

$$\text{Допринос тестера} = \frac{SSt}{SSu} * 100,$$

$$\text{Допринос линија x тестер} = \frac{SSlt}{SSu} * 100.$$

Ефекти генске интеракције у диалелним укрштањима

Процена ефеката гена у диалелном укрштању може да се одреди уз употребу **адитивно-доминантног модела**. Први корак је употреба модела са три параметра, где се одређује просек (m), ефекат доминантних гена (h) и ефекат адитивних гена (d). Применом овог модела се добијају процењене вредности ефекта адитивног и доминантног деловања гена, а на основу провере његове адекватности се закључује о присуству или одсуству интералелне интеракције, тј. епистатичних ефеката гена.

Адекватност адитивно-доминантног модела се тестира на два начина: 1) појединачним тестовима – Scaling test или 2) заједничким тестом - (χ^2) test. Применом појединачних тестова (А, В и С тест) се потврђује адекватност адитивно-доминантног модела тако што се вредности појединачних тестова, као и њихове стандардне грешке (SE_A , SE_B , SE_C) израчунате на основу средњих вредности генерација, добијају употребом следећих формула:

$$A = 2 \times \overline{BC_1} - \overline{P_1} - \overline{F_1}$$

$$B = 2 \times \overline{BC_2} - \overline{P_2} - \overline{F_1}$$

$$C = 4 \times \overline{F_2} - 2 \times \overline{F_1} - \overline{P_1} - \overline{P_2}$$

$$SE_A = \sqrt{4 \times (SE_{B_{1,1}})^2 + (SE_{P_1})^2 + (SE_{F_1})^2}$$

$$SE_B = \sqrt{4 \times (SE_{B_{1,2}})^2 + (SE_{P_2})^2 + (SE_{F_1})^2}$$

$$SE_C = \sqrt{16 \times (SE_{F_2})^2 + 4 \times (SE_{F_1})^2 + (SE_{P_1})^2 + (SE_{P_2})^2}$$

Тестирање значајности појединачних тестова се врши применом t-теста, тако што се вредност сваког појединачног теста (А, В, С) ставља у однос са одговарајућом стандардном грешком:

$$t_A = \frac{A}{SE_A}$$

$$t_B = \frac{B}{SE_B}$$

$$t_C = \frac{C}{SE_C}$$

Значајност било ког теста доводи до закључка да постоји интералелна интеракција (епистатични ефекат гена).

Адекватност адитивно-доминантног модела проверава се и употребом заједничког (χ^2) теста. Вредност χ^2 теста добија се поређењем просечних вредности добијених експерименталним путем и очекиваних просечних вредности генерација.

Очекиване вредности (\hat{m} , $[\hat{d}]$, $[\hat{h}]$) се добијају се на основу процењених вредности за m, [d] и [h] на основу следећих формула:

$$\overline{P_1} = \hat{m} + [\hat{d}]$$

$$\overline{P_2} = \hat{m} - [\hat{d}]$$

$$\overline{F_1} = \hat{m} + [\hat{h}]$$

$$\overline{F_2} = \hat{m} + \frac{1}{2} \times [\hat{h}]$$

$$\overline{BC_{1.1}} = \hat{m} + \frac{1}{2} \times [\hat{d}] + \frac{1}{2} \times [\hat{h}]$$

$$\overline{BC_{1.2}} = \hat{m} - \frac{1}{2} \times [\hat{d}] + \frac{1}{2} \times [\hat{h}]$$

Процењене вредности се добијају инверзијом информационе матрице која се формира на основу система једначина које су добијене на основу вредности m, [d], [h] из адитивно-доминантног модела, реципрочних вредности квадрата стандардне грешке (W) и просечних вредности.

$$W = \frac{1}{(SE_x)^2}$$

Стандардне грешке процењених вредности ($SE_{\hat{m}}$, $SE_{[\hat{d}]}$, $SE_{[\hat{h}]}$) се добијају из квадратног корена дијагоналних вредности инверзне матрице.

Број степени слободe за χ^2 тест утврђен је као разлика између броја генерација и броја параметара. Уколико се покаже да је χ^2 тест значајан ($P < 0,05$), адитивно-доминантан модел није адекватан, присутни ефекти се не могу приписати само дејству адитивних и доминантних гена, него је присутан и епистатичан ефекат гена. Када се говори о епистатичном ефекту гена, мисли се на двогенску епистазу између адитивних, доминантних и адитивних и доминантних гена. Постоји могућност израчунавања трогенске и полигенске епистазе, али је за то потребно укључити у истраживање већи број генерација

Процена епистатичних ефеката гена се одређује помоћу модела са шест параметара, где се установљава интеракција адитивни x адитивни (i), адитивни x доминантни (j) и доминантни x доминантни (l). За тестирање значајности модела са шест параметара је немогуће да се примени заједнички (χ^2 - тест), због недостатка степена слободe, него се користи тзв. најбољи модел – *goodnes of fit model*.

Регресиона анализа у диалелним укрштањима

Служи да се у диалелном укрштању установи генски систем наслеђивања неке квантитативне особине. Први корак је одређивање компоненти генетичке варијансе

D	адитивна компонента
H ₁	компонента доминантних гена- позитивна
H ₂	компонента доминантних гена- негативна
F	интеракција адитивни x доминантни ефекат
H ₂ /4H ₁	однос између доминантних и рецесивних алела
u	фреквенција доминантних алела
v	фреквенција рецесивних алела
$\sqrt{H_1/D}$	просечни степен доминације
K _D /K _R	однос укупног број доминантних према рецесивним алелима

Број зрна по класу. Обзиром да је вредност адитивне компоненте варијансе ($D=23,87$) мања од вредности доминантне компоненте ($H_1=37,97$ и $H_2=26,53$), значи да је генетска варијанса броја зрна по класу условљена претежно деловањем гена са доминантним ефектом. Пошто је вредност H_1 већа од вредности H_2 , позитивни и негативни аели на овим локусима нису у подједнаком омјеру код родитеља. Ово се очитује и у релацији $u \neq v$, гдје је вредност фреквенце доминантних гена ($u= 0,23$) и фреквенце

recesivnih gena ($v = 0,77$). Pozitivna vrijednost F (interakcija aditivni x dominantni efekat), $F = 16,57$ ukazuje na veći utjecaj dominantnih gena što je u skladu sa vrijednošću frekvence dominantnih i recesivnih gena. O nejednakoj raspodjeli dominantnih i recesivnih alela govori i vrijednost $H2/4H1 = 0,17$. Dobijena vrijednost prosječnog stupnja dominacije $\sqrt{(H1/D)} = 1,26$ ukazuje na superdominantni način nasljeđivanja. Omjer ukupnog broja dominantnih prema recesivnim alelima je $K_D/K_R = 1,76$ pokazuje da je veći utjecaj dominantnih gena u nasljeđivanju posmatrane komponente uroda (Tablica 3).

Masa zrna po klasu. Genetska varijanca ovog svojstva je uslovljena pretežno djelovanjem gena sa dominantnim efektom obzirom da je vrijednost aditivne komponente varijance ($D=0,03$) manja od vrijednosti dominantne komponente ($H1=0,43$ i $H2=0,31$). Pošto je vrijednost $H1$ veća od vrijednosti $H2$, pozitivni i negativni aleli na ovim lokusima nisu u podjednakom omjeru kod roditelja. Dobijena vrijednost prosječnog stupnja dominacije $\sqrt{(H1/D)} = 3,87$ ukazuje na superdominantni način nasljeđivanja. Omjer ukupnog broja dominantnih prema recesivnim alelima je $K_D/K_R = 2,06$ pokazuje da je veći utjecaj dominantnih gena u nasljeđivanju posmatrane komponente uroda (Tablica 3).

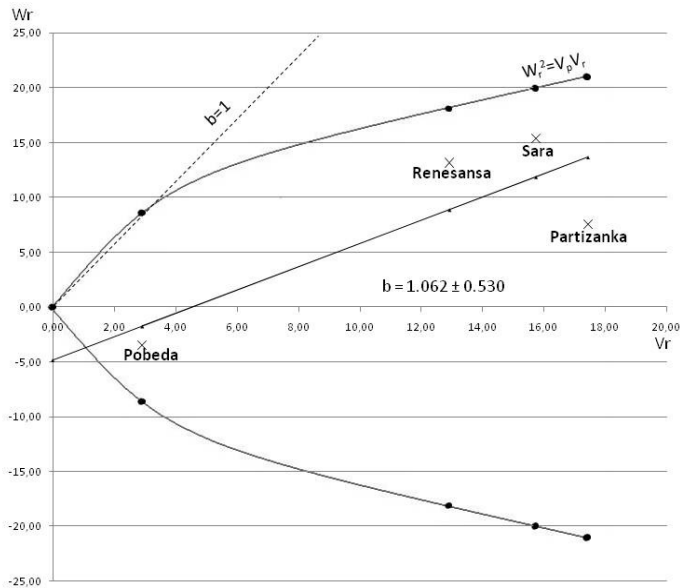
Tablica 3. Komponente varijance za broj i masu zrna po klasu pšenice

Komponente varijance	Parametri klasa pšenice	
	Broj zrna	Masa zrna
D	23.87	0.03
H1	37.97	0.43
H2	26.53	0.31
F	16.57	0.08
H2/4H1	0.17	0.18
u = p	0.23	0.24
v = q	0.77	0.76
$\sqrt{(H1/D)}$	1.26	3.87
K_D/K_R	1.76	2.06

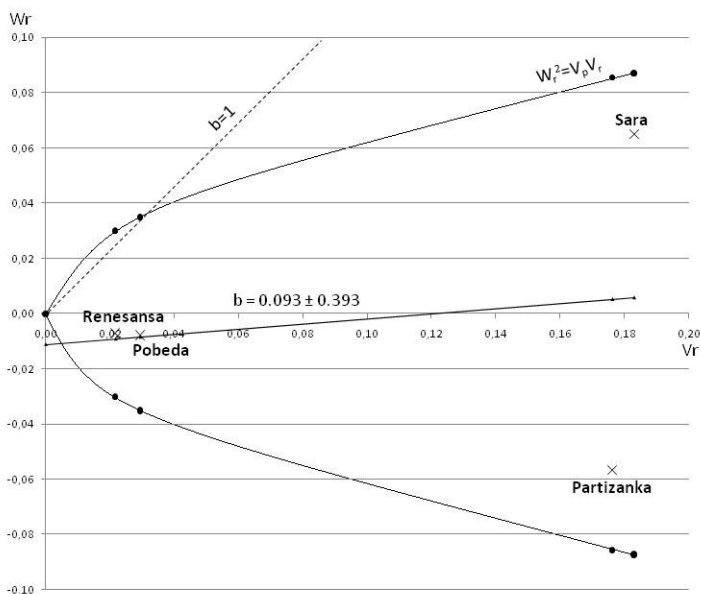
Други корак је конструкција дијаграма растурања. Помоћу њега се установљава каквог облика је зависност између две појаве. Најједноставнији случај регресионе криве је линеарна регресија изражена функцијом: $y = a + bx$ (a је просечна величина зависно променљиве, a и b је регресиони коефицијент који показује нагиб линије за сваку јединицу x). У случају да линија регресије сече Wr осу изнад 0 , има интералелне интеракције, а начин наслеђивања је парцијална доминација. У случају да линија регресије сече Wr осу тачно кроз 0 , нема интералелне интеракције, а начин наслеђивања је пуна доминација. У случају да линија регресије сече Wr осу испод 0 , начин наслеђивања је супердоминација.

Пример:

Broj zrna po klasu. Pozicija tačaka roditelja na dijagramu pokazuje najmanje vrijednosti W_r i V_r za sortu Pobeda, što je indicija da je relativni broj dominantnih gena veći od recesivnih za posmatrano svojstvo, kod ovog genotipa. Veći udio recesivnih gena su iskazale sorte Renesansa, Sara i Partizanka. S obzirom da linija regresije siječe ordinatu ispod koordinatnog početka, riječ je o superdominantnom nasljeđivanju, a sukladno je dobijenom omjeru $\sqrt{H1/D}$ (Grafik 1).



Masa zrna po klasu. Pozicija točaka ukazuje na genetsku divergentnost roditeljskih sorti. Pri tome je kod sorti Renesansa i Pobeda veći udio dominantnih gena, s obzirom da se nalaze najbliže koordinatnom početku, a kod sorti Sara i Partizanka, koje su najudaljenije od istog je znatno veći udio recesivnih gena. Roditeljska sorta Pobeda se nalazi tačno na mjestu presjeka sa linijom regresije, a vrlo je blizu koordinatnog početka, kod nje se zastupljeni svi dominantni geni. Pošto linija regresije sječe ordinatu ispod koordinatnog početka, način nasljeđivanja je superdominantan, što je sukladno dobijenoj vrijednosti prosječnog stupnja dominacije (Grafik 2)



Фактори еволуције генетичке популације

Еволуција представља трајан процес, који је заснован на променама у генетичкој структури популације. Резултат тог сложеног процеса је богатство и разноликост живог света.

Основни фактори еволуције генетичке популације су: природна селекција, мутације, миграције, генетички дрефт и инбридинг. Природна селекција- да би природна селекција могла да делује, неопходно је да у популацији буду испуњени следећи услови: репродукција, наслеђивање, индивидуална варијабилност и адаптивна вредност. Природна селекција може да делује у различитим облицима као: дирекциона селекција, стабилизациона селекција и дисруптивна селекција. Природна селекција представља неслучајно, диференцијално преживљавање и репродукцију јединки (генотипова) које носе алтернативне наслеђене карактеристике, није једини еволуциони механизам који учествује у еволуцији, али јесте једини механизам који доводи до настанка и одржавања адаптација.

Стабилизациона селекција – је тип природне селекције при коме долази до смањења генетичке дивергентности и средња вредност популације се стабилизује за одређену особину. Ово је најуобичајенији механизам деловања природне селекције, јер се у највећем броју случајева одобине драстично не мењају током времена. Овај тип селекције обично користи негативну селекцију против екстремних вредности одређене особине.

Дисруптивна селекција – је тип селекције, где екстремне вредности особине бивају фаворизоване у односу на интермедијарне фенотипове. Варијанса особине се повећава и популације се дели на две дистинктне групе.

Дирекциона селекција – је вид природне селекције у коме се фаворизује екстремни фенотип. Долази до промене фреквенције алела и померања фреквенције у правцу фаворизованог фенотипа.

Коефицијент селекције представља релативно смањење учешћа гена једног генотипа у наредној генерацији у односу на друге генотипове

$$s = 1 - W$$

$s = 1$ – најјача селекција “против” тог генотипа

$s = 0$ – најслабији утицај селекције “против” тог генотипа

W - Релативна адаптивна вредност- просечан допринос који носиоци одређеног генотипа дају генском фонду наредне генерације у односу на остале генотипове.

Миграција може да буде у виду уселјавања нових индивидуа (имиграција), или иесљавања, тј. одласка индивидуа (емиграција).

Мутације су снажан фактор еволуције, само ако су у садејству са осталим чиниоцима еволуције (селекција, миграције, дрефт). У зависности од унутрашње (генетичке) и спољашње средине, стопа мутација веома варира.

Генетички дрифт представља случајне флукуације у учесталости генских алела, које су последица грешке узорка. Дрифт је резултат неочекиваних, непредвидивих ефеката узорковања.

Инбридинг- код биљака, којима је самооплодна природан начин размножавања, инбридинг није штетан, међутим, код строоплодних врста укрштање између сродника има штетне последице и доводи до инбридинг депресије.

Литература

Боројевић, Катарина (1986): **Гени и популација**, Изд. Форум, Нови Сад

Димитријевић, Миодраг и Петровић Софија (2005): **Генетика популације. Адаптабилност и стабилност генотипа**. Уџбеник. Изд. Пољопривредни факултет и Научни институт за ратарство и повртарство, Нови Сад

Краљевић-Балалић, М., Петровић, С., Вапа, Љ. (1991): **Генетика- практикум**, теоријске основе са задацима. Пољопривредни факултет, Н.Сад

Mather, K. and Jinks, J.L. (1971): **Biometrical genetics**, Second edition, Chapman and Hall Ltd.

Falconer, D. S. (1981): **Introduction to quantitative genetics**. 2nd ed. Longman, New York, USA

Hallauer A R, Miranda J B (1988): **Quantitative genetics in maize breeding**. 2nd ed. Iowa State Univ. Press. Ames

SAVIĆ VESELINOVIĆ, Marija, PAVKOVIĆ-LUČIĆ, Sofija, KURBALIJA NOVIČIĆ, Zorana, JELIĆ, M. ANĐELKOVIĆ, M. (2013): **SEKSUALNA SELEKCIJA MOŽE DA REDUKUJE MUTACIONA OPTEREĆENJA KOD *DROSOPHILA SUBOBSCURA*** . GENETIKA, 45, 2, 537-552.

RAKONJAC, Vera, NIKOLIC, D., FOTIRIC-AKŠIĆ, Milica (2011): **GENETIČKA DOBIT PRI SELEKCIJI VINOGRADSKJE BRESKVE IZ PRIRODNE POPULACIJE**. GENETIKA, 43, 3, 457-463

PANDEY, R.M. (2007): **NATURE AND MAGNITUDE OF GENETIC VARIABILITY, HETEROISIS AND INBREEDING DEPRESSION IN *AMARANTHUS*** . GENETIKA, 39, 2, 251 -258

Li,Z.K. Luo, L.J., Mei, H.W., Wang, D.L., Shu, Q.Y., Tabien, R., Zhong,D.B., Ying, C. S. Stansel, J. W., Khush, G. S and Paterson, A. H. (2001): **Overdominant Epistatic Loci Are the Primary Genetic Basis of Inbreeding Depression and Heterosis in Rice. I. Biomass and Grain Yield**. Genetics 158: 1737–1753

CHARLESWORTH B. and CHARLESWORTH, D. (1999): **The genetic basis of inbreeding depression.** *Genet. Res., Camb.*, 329-340

THEODOROU, K. and COUVET, D. (2002): **Inbreeding depression and heterosis in a subdivided population: influence of the mating system.** *Genet. Res., Camb.* 80, pp. 107-116.

BIJLSMA, R., BUNDGAARD, J., VAN PUTTEN, W. F. (1999): **Environmental dependence of inbreeding depression and purging in *Drosophila melanogaster*.** *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 6, 1125–1137

Manal, H. E. (2009): **Estimation of heritability and genetic advance of yield traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought condition** *International Journal of Genetics and Molecular Biology* Vol. 1 (7), 115-120

PETROVIĆ, Sofija., Kraljević-Balalić, Marija., Dimitrijević, M. (1993): **Varijabilnost i heritabilnost komponenti prinosa pšenice (*Triticum aestivum* L.).** *Savremena poljoprivreda*, Vol.40, Br.5, 73-76

PETROVIĆ, Sofija, Dimitrijević, M., Belić, M. (2007): **Heritabilnost visine stabljike i parametara klasa pšenice na ritskoj crnici.** *Letopis naučnih radova Poljoprivrednog fakulteta u Novom Sadu*, 31, 1, 146-152

Panić, Jovanka, Vidović, V. (2006): **Heritabilnost važnijih svojstava mlečnosti krava Simentalske rase.** *Biotechnology and animal husbandry*, 22, 1-2, 55-64.

Jevtić, G., Anđelković, B., Lugić, B., Radović, Jasmina, Dinić, B. (2012): **Heritabilnost proizvodnih osobina regionalnih populacija medonosne pčele iz Srbije.** *Genetika*, 44, 1, 47-54.

Dimitrijević, M., PETROVIĆ, Sofija, Kraljević-Balalić, Marija, Mladenov, N. (1999): **AMMI analiza komponenata prinosa pšenice (*Triticum aestivum* L.).** *Letopis naučnih radova Poljoprivrednog fakulteta*, 59-71

Dimitrijević, M., PETROVIĆ, Sofija, Belić, M., Hadžić, V., Kapor, Z. (2005): **Multivarijaciona analiza sorti pšenice gajenih na halomorfnom zemljištu.** *Selekcija i semenarstvo*, 1-4, 93-99

PETROVIĆ, Sofija, Dimitrijević, M., Belić, M., Banjac, B., Vukosavljev, Mirjana (2009): **Spike stability parameters in wheat grown on solonetz soil.** *Genetika*, 41, 2, 199-205.

SABAGHNA, N., KARIMIZADEH, R., MOHAMMADI, M. (2012): **GROUPING GENOTYPES AND TEST ENVIRONMENTS BY SOME CLUSTER METHODS REGARDING GENOTYPE × ENVIRONMENT INTERACTION IN MULTI-ENVIRONMENT TRIALS.** *GENETIKA*, 44, 3, 457- 473

ČERVENSKI, J., GVOZDANOVIĆ-VARGA, Jelica, VASIĆ, Mirjana, GLOGOVAC, Svetlana (2010): **MULTIVARIACIONA ANALIZA MASE GLAVICE I PRINOSA EKSPERIMENTALNIH HIBRIDA KUPUSA (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.)** *GENETIKA*, 42, 2, 259 -266

Castillo, D., Matus, I., del Pozo, A., Madariaga, R. and Mellado, M. (2012): **ADAPTABILITY AND GENOTYPE × ENVIRONMENT INTERACTION OF SPRING WHEAT CULTIVARS IN CHILE USING REGRESSION ANALYSIS, AMMI, AND SREG.** CHILEAN JOURNAL OF AGRICULTURAL RESEARCH 72 (2), 167-174

Dimitrijević M., PETROVIĆ, Sofija, Kraljević-Balalić, Marija (1994): **Analysis of gene effect in the inheritance of number of kernels per spike in wheat.** Genetika, 26, 2, 73-78.

PETROVIĆ, Sofija, Dimitrijević, M., Mladenov, N. (1999): **Način nasleđivanja komponenata prinosa u ukrštanjima različitih genotipova pšenice.** Zbornik radova Naučnog instituta za ratarstvo i povrtarstvo, 31, 591-601

PAVLOVIĆ, N., CVIKIĆ, D., ZDRAVKOVIĆ, Jasmina, MIJATOVIĆ, Mirjana, BRDAR-JOKANOVIĆ, Milka (2011): **NAČIN NASLEĐIVANJA UKUPNOG SADRŽAJA SUVE MATERIJE U LUKOVICI CRNOG LUKA (*Allium cepa* L.).** GENETIKA, 43, 1, 19 -27

ZEČEVIĆ, Veselinka, KNEŽEVIĆ, D., MIĆANOVIĆ, Danica, PAVLOVIĆ, M. and UROŠEVIĆ, D. (2005): **THE INHERITANCE OF PLANT HEIGHT IN WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.).** GENETIKA, 37, 2, 173-179

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

Griffing, B. (1956a.): **A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance.** Heredity, 10, 31-50.

Viana, J. M. S. and Matta, F. M. (2003): **Analysis of general and specific combining abilities of popcorn populations, including selfed parents.** Genetics and Molecular Biology, 26, 4, 465-471

Valério, I. P., de Carvalho, F. I. F., de Oliveira, A. C., de Souza, V. Q., Benin, G., Douglas, A., Schmidt, A., Ribeiro, G., Nornberg, R. and Luch, H. (2009): **Combining ability of wheat genotypes in two models of diallel analyses.** Crop Breeding and Applied Biotechnology 9: 100-107

De Ruiz, G.J.I., Ezpeleta, B., Pascualena, J., Itter, R.E. (2006): **Combining ability and correlations for yield components in early generations of potato breeding.** Plant Breeding, 125 (2): 183

Vasal, S.K., Srinivasan, G., Beck, D.L., Crossa, J., Pandey, S. and De Leon, C. (1992): **Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical late white maize germplasm.** Maydica 37: 217-223.

Turi, N. A., Farhatullah, R., Khan, N.U., Munir, I., Hussainshah, A. and Khan, S. (2010): **Combining ability analysis in *Brassica juncea* L. for oil quality traits.** African Journal of Biotechnology, 9 (26), 3998-4002

Маринковић, Р. (2005): **Примена анализе линија х тестер у оцени комбинационих способности.** Зборник радова Научног института за ратарство и повртарство, 41, 87

Ђирић, М., Јоцић, С., Цвејић, С., Јоцковић, М., Чанак, П., Маринковић, Р., Ивановић, М. (2013): **Комбинационе способности нових инбред линија сунцокрета (*Helianthus annuus* L.).** Genetika, 45, 2, 289-296.

Marinković, R., Škorić, D. , Jovanović, D. , Joksimović, J. (2002): **Ispoljavanje epistaze u nasleđivanju nekih morfoloških svojstava suncokreta (*H. annuus* L).** Zbornik radova Instituta za ratarstvo i povrtarstvo, 37, 3-14

Петровић, Софија (1995): **Наслеђивање жетвеног индекса азота код пшенице.** Магистарска теза. Универзитет у Новом Саду, Пољопривредни факултет.

YADAV, H. K. and SINGH, S. P. (2011): **INHERITANCE OF QUANTITATIVE TRAITS IN OPIUM POPPY (*Papaver somniferum* L.)** GENETIKA, 43, 1, 113 – 128

Chaudhary, B. D., Singh, R. K., Kakar, S. N. (1974): **Estimation of genetic parameters in barley (*Hordeum vulgare* L.)** .Theoretical and Applied Genetics, 45, 5, 192-196

Singh, R. K. and Chaudhary, B. D. (1976): **Biometrical Techniques in Genetics and Breeding.** International Bioscience Publishers, Hisar (India).

PETROVIĆ, Sofija, Dimitrijević, M., Ljubičić, Nataša, Banjac, B. (2012): **Dialelna analiza kvantitativnih svojstava u križanjima pšenice.** 47. Hrvatski i 7. Međunarodni simpozij agronoma. Opatija, 13- 17. 02. 2012. Zbornik radova, 313–317.

PETROVIĆ, Sofija, Dimitrijević, M., Kraljević-Balalić, Marija (1998): **Regression Analysis and Variance Components for Harvest Index in Wheat Crosses.** Proceedings of 2nd Balkan Symposium on Field Crops, 16-20. June, Novi Sad, Yugoslavia, 215-217

AHMAD, I.H., MOHAMMAD, F., DIN, S. U. ,HASSAN, G., RAHMANI, G. (2006): **DIALLEL ANALYSIS OF THE INHERITANCE PATTERN OF AGRONOMIC TRAITS OF BREAD WHEAT.** Pak. J. Bot., 38 (4): 1169-1175

Topala, A., Aydınb, C. , Akguna, N., Babaoglua, M. (2004): **Diallel cross analysis in durum wheat (*Triticum durum* Desf.): identification of best parents for some kernel physical features.** Field Crops Research 87, 1–12

Ciulca, S., Ciulca, Adriana, Mados, E., Velicevici, Giancarla (2012): **Diallel analysis of variance - covariance regression for spike length in six-row winter barley.** JOURNAL of Horticulture, Forestry and Biotechnology, 16 (1), 82-86

Ghannadha, M.R., Gordon, I.L., Cromey, M.G., Mc Ewan, J.M. (1995): **Diallel analysis of the latent period of stripe rust in wheat.** Theoretical and Applied Genetics, 90: 471-476

Casa-Esperón, E. (2012): **Horizontal Transfer and the Evolution of Host-Pathogen Interactions.** International Journal of Evolutionary Biology. Article ID 679045, 9 pages doi:10.1155/2012/679045

Civetta, A., Eirín-López, J.M., Kulathinal, R. and Marshall, J. (2011): **The Evolution of Sex-Related Traits and Genes .** Article ID 807218, 2 pages <http://dx.doi.org/10.4061/2011/807218>

Milankov Vesna (2007): **Biološka evolucija.** Udžbenik. Univerzitet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju