

НАСЛЕДЯВАНЕ НА ПРИЗНАЦИ ХАРАКТЕРИЗИРАЩИ КОРЕНА И ПРОДУКТИВНОСТТА НА КЛАСА В ДИАЛЕЛНА КРЪСТОСКА ОТ ТВЪРДА ПШЕНИЦА

Виолета Божанова, Дечко Дечев
Институт по полски култури – Чирпан

Резюме

Пет сорта твърда пшеница са включени в пълна диалелна схема без реципрочните кръстоски. Изследвано е наследяването на признаци, свързани с корена и продуктивността на класа с цел оптимизиране на селекционния процес при подбора на сухоустойчиви и продуктивни линии. Установени са общата (ОКС) и специфична комбинативна способност (СКС) на родителите по изучаваните признаци и хетерозисните ефекти на отделните хибридни комбинации. Признаците дължина, тегло и обем на корените се контролират от сложна генетична система, свързана с адитивни и неадитивни генни действия. Констатирано е преобладаване на неадитивните над адитивните генни ефекти при наследяването на тези признаци. Изчислени са коефициентите на наследяемост и са направени препоръки за водене на селекционния процес при отделните признаци. Проучени са корелативните връзки между признаците характеризиращи корена и продуктивността на класа.

Ключови думи: твърда пшеница, наследяване, диалелен анализ, корени, продуктивност

Abstract

Bozhanova V., D. Dechev Dechko, 2014. Heritability of traits related to root and productivity of spike in diallel crossing of durum wheat

Five durum wheat cultivars were involved in diallel cross without reciprocal crosses. The inheritance of traits related to root and productivity of spike with a view to optimize breeding process at selection of drought resistant and productive lines was investigated. The general (GCA) and specific combining ability (SCA) of parent and heterosis effects of different hybrid combinations at investigated traits were estimated. The traits – root length, root weight and root volume are controlled from a complex genetic system related to additive and non additive gene actions. A prevalence of non additive genes action over the additive at inheritance of root traits was found. The coefficients of heritability were calculated and recommendations for leading of breeding process in investigated traits are made. The phenotypic correlations between root traits and traits related to productivity were studied.

Key words: durum wheat, heritability, diallel analyses, root traits, productivity

УВОД

Корените играят основна роля за абсорбирането и предвижването на вода и хранителни вещества, необходими за растежа и развитието на растенията. Подобряването на признаците, характеризиращи кореновата система е важна селекционна цел във връзка с повишаване на добивите.

Отборът по тези признаци има съществено значение при получаването на генотипове с повишена толерантност към засушаване, ефективно усвояване на вода и хранителни вещества, устойчивост на полягане и толерантност към минерална токсичност (Manske, Vlek, 2000). По-дългата коренава система осигурява по-голям контакт между корените и почвата, което е предпоставка за усвояването на минералните вещества и особено на по-малко подвижните и трудно усвоимите като фосфора.

Генотипове, които се отличават със солидна коренова система, могат да допринасят за по-ефективното използване на минералните вещества от почвата и за стабилността на добива (Gahoonia, Nielsen, 2004). Създаването на по-добре адаптирани към неблагоприятните условия на средата растения при нарастващия недостиг на вода и фосфор в световен мащаб, би било улеснено, ако селекционните програми се насочат и към подобряване на подземната част от растенията.

Най-важните признаци, характеризиращи корените са дължина, тегло, обем, брой, дебелина и плътност на първичните, латералните и адвентивните корени, отношение между теглото (дължината) на корените и надземната част, тегло на корените за един брат (Palta et al., 2011). Доскоро изследванията на корените бяха твърде ограничени в сравнение с тези, свързани с надземната част на растенията. До голяма степен това се дължи на трудностите при наблюдаването, измерването и манипулирането им (Waines, Ehdai, 2007). Освен това те се отличават с голяма пластичност при адаптирането си към факторите на средата, което обяснява и голямото вариране на основните им параметри (Manske, Vlek, 2000).

Информацията за начина, по който се наследяват признаците е важно условие за изграждане на правилна селекционна стратегия за подобряването им. Генетичните проучвания на признаци, свързани с кореновата система са затруднени и от липсата на достатъчно вариране между съвременните сортовете (Lshes, Singh, 2004; Palta et al., 2011). Генетичният контрол на тези признаци е недобре проучен, в т. ч. и при пшеницата, поради изброените по-горе проблеми. Въз основа на ограничен брой проучвания се счита, че те се контролират от полигенна система (Monyo, Whittington, 1970; Sayar et al., 2007).

В настоящото изследване се проучва наследяването на признаци свързани с кореновата система и продуктивността на растенията при твърда пшеница и корелативни връзки между тези признаци с цел оптимизиране на селекционния процес при подбора на сухоустойчиви и продуктивни линии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

В експеримента са включени пет разнообразни сортове твърда пшеница, създадени в различни селекционни периоди: А-233 – стар български сорт, заемал всички площи в страната до края на 70^{-те} години на миналия век; Загорка – български сорт твърда пшеница, заемал до скоро основните площи от тази култура у нас; Прогрес – български сорт, създаден през 90^{-те} години и досега е стандарт в системата на сортоизпитването по отношение на добив; Виктория – сорт от най-новото поколение сортове, създадени в

ИПК – Чирпан, отличаващ се с ниско стъбло, много висок продуктивен потенциал и качество на зърното; Superdur – австрийски зимен сорт. Петте родителски генотипове са диалелно кръстосани и анализирани по метод II, модел I на схема по Griffing (1956). Хибридизацията е извършена при полски условия. Кастрирани и опрашени са по 20 класа от кръстоска. Семената от всички включени в изследването генотипове (5 родители и 10 хибриди) след обеззаразяване се поставяха за покълване върху навлажнена филтърна хартия, завиваха се на рула и се оставяха в пластмасови кутии с 100 ml дестилирана H_2O в термостат при $26^{\circ}C$ на тъмно. След 5 денонощия се измерваше дължината на корените и прорастъците на кълновете в mm и се изчисляваше отношението между корен и прорастък. Опитът е извършен в три повторения за всеки вариант и генотип, като за всяко повторение са измервани по 20 кълна. След това кълновете са засаджани в съдове с почвена смес в 3 повторения, по три растения от всеки генотип за всеки съд (повторение) и са отглеждани до пълна зрялост във вегетационна къща. Изследвани са следните групи показатели: *показатели на ниво кълн* – дължина на корена, дължина на прорастъка и отношение между тях, *показатели на ниво цяло растение*: свързани с корените – дължина, тегло и обем; *свързани с надземната част на растенията* – височина на растенията, обща и продуктивна братимост, дължина на класа, бой класчета в клас, брой зърна в клас, маса на зърната в клас. Всички показатели на ниво цели растения, с изключение на височината, са определяни след реколтиране на растенията във фаза пълна зрялост. Индивидуалните растения са изкубвани внимателно заедно с корените. Корените са отделяни от стъблото, след измиване са оставяни да изсъхнат при стайна температура. Измерванията на дължината, теглото и обема са извършвани на въздушно сухи корени. Обемът на кореновата система е определян чрез количеството на изместената вода при потапяне в мерителен цилиндър (Берова и кол., 2007).

Резултатите са обработени чрез еднофакторен дисперсионен анализ за доказване на генотипните различия по даден показател. Проведен е диалелен анализ за обща (ОКС) и специфична (СКС) по Griffing, (1956) с компютърна програма DIALLEL, любезно предоставена ни от авторите Burrow, Coors, (1994), за признаците, при които са установени доказани генотипни различия. Корелационният анализ е извършен с пакет – програмата Statistica 6, StatSoft.

РЕЗУЛТАТИ И ОБСЪЖДАНЕ

Родителските генотипове, участващи в диалелната кръстоска се различават достоверно по признаците характеризиращи кореновата система и по признаците свързани с продуктивността, с изключение на продуктивната братимост (Таблица 1). Средните стойности на тези признаци са посочени в Таблица 2. Старият български сорт А-233 е от екстензивен тип, създаден през 60^{-те} години и се отличава с най-добре развита коренова система, характеризирани чрез дължината – 192.0 mm, теглото – 0.626 g и обема на корените – 8.0 cm³. Сорт Загорка, създаден през 70^{-те} години се подрежда след А-233. Останалите три сорта, участващи в диалелната

Таблица 1. Диалелен анализ на признаци, свързани с корена и продуктивността на растенията при твърда пшеница
Table 1. Diallel analyses of traits characterized root and productivity of durum wheat plants

Източник на вариране Source of variation	Средни квадрати на изследваните признаци MS Mean Squares of investigated traits							
	Дължина корен / Root length	Обем корен / Root volume	Тегло корен / Root weight	Продуктивна братимост / Productive tillering	Дължина клас / Spike length	Брой класчета/клас / Number of spikelets/spike	Брой зърна/ клас / Kernel number/spike	Маса на зърната/клас Kernel weight/spike
Генотипи Genotype (G)	2824.9***	10.8***	0.049***	1.74 ^{NS}	1.971***	10.01***	239.7***	0.44*
ОК (GCA)	1562.5**	8.2 ^{NS}	0.065***	2.25 ^{NS}	3.797*	16.80***	100.1 ^{NS}	0.25 ^{NS}
СК (SCA)	3329.9***	11.9***	0.043***	1.53 ^{NS}	1.241**	7.30**	295.5***	0.52**
σ^2_g/σ^2_s	1.02	3.59	0.082	0.23	0.42	0.25	1.27	4.30

* p<=0.05, ** p<=0.01, *** p<=0.001

Таблица 2. Средни стойности и обща комбинативна способност по признаци, свързани с корена на родители, участващи в диалелна кръстоска
Table 2. Means and general combining ability of root traits of parents from diallel cross

Генотип / Genotype	Дължина корен / Root length		Тегло корен / Root weight		Обем корен / Root volume	
	x	ОК OCA	x	ОК OCA	x	ОК OCA
Виктория / Viktoria	125.3	10.58*	0.292	0.022*	5.33	0.657*
Прогрес / Progres	124.0	5.63	0.148	-0.045*	3.33	-0.152
Загорка / Zagorka	172.0	0.39	0.387	-0.005	6.67	0.038
A-233	192.0	-5.47	0.626	0.082*	8.00	0.419
Superdur	131.7	-11.13*	0.239	-0.055*	2.67	-0.961*
Коефициент на наследяемост / Heritability coefficients	H=0.78		H=0.86		H=0.59	
Корелационни коефициенти / Correlation coefficients	r = -0.40 ^{NS}		r = 0.90***		r = 0.72 ^{NS}	

• p<=0.05, *** p<=0.001

кръстоска и създадени след (1990 година), не се различават съществено помежду си. Отличават се с по-слабо развита коренова система, като сорт Прогрес е с най-ниски стойности по всички показатели. Waines и Ehdaiе (2007) също отбелязват, че модерните сортове обикновена пшеница имат по-малка коренова система в сравнение с по-старите, създадени преди зелената революция.

При хибридите се наблюдава голямо вариране на средните величини по всички признаци, характеризиращи корена (Таблица 3), но нито една хибридна комбинация не превишава родителя с най-високи стойности. Дължината варира от 91.67 mm при кръстоската Загорка x Superdur до 184.00 mm при кръстоската Виктория x Загорка, теглото – от 0.049 g до 0.354 g при същите хибриди, а обемът – от 1.33 cm³ при Загорка x Superdur до 5.67 cm³ при Виктория x Прогрес.

Проведеният диалелен анализ за комбинативна способност по Griffing (1956) по признаците свързани с корените и надземната част показва за условията на настоящата година достоверни стойности за ефектите на

ОКС при 4 от общо осемте изучавани признаци (Таблица 1). Не са доказани ефектите на ОКС за следните признаци: обем на корените, продуктивна братимост, брой зърна в клас и маса на зърната от клас. Достоверни стойности за ефектите на СКС са отчетени при всички изучавани признаци, с изключение на продуктивната братимост. В наследяването на признаците вземат участие както адитивните, така и неадитивните генни ефекти (доминиране и епистаз). Всяка доказана стойност на ОКС говори за доказани адитивни ефекти в наследяването на признака. Доказаните ефекти на СКС са свързани със съществено влияние на неадитивните ефекти (доминиране и епистаз). Доказаността на вариансите както на ОКС, така и на СКС налага отбора на единични растения по признаците да се премества в по-късните разпадни генерации. Тогава ефективността на отбора ще бъде много по-висока, поради намаляване на СКС ефектите, дължащо се на естественото повишаване на хомозиготността с напредване на генерациите при самоопрашващите се видове.

Отношение между ОКС и СКС по-голямо от 1 показва превъзходство на адитивните генни ефекти над доминантните, което благоприятства селекционния процес, поради възможността да се води ефективен отбор в по-ранните разпадни генерации. Вариансите на ОКС са значително по-големи от тези на СКС само при признаците обем на корените и маса на зърната от клас. При тези признаци, обаче, ефектите на ОКС са статистически недоказани, поради което не могат да се правят изводи за преобладаване на адитивните генни ефекти и да се дават препоръки за водене на отбора в ранните генерации. Единствено при признака дължина на корена, при който са доказани ефектите на ОКС и отношението ОКС/СКС е малко над единица, може да се очаква отборът в по-ранните генерации да е ефективен.

Ефектите за ОКС на родителите и СКС на хибридните комбинации по отношение на признаците, характеризиращи корена са поместени в Таблицы 2 и 3. Част от ефектите са доказани статистически. Направеният корелационен анализ между средните стойности на родителите и тяхните ОКС ефекти установява липса на връзка между тях – т. е. израженията на родителите не могат да служат като критерий за тяхната комбинативна способност при признака дължина и обем на корена. При признака тегло на корена е установена много висока и добре доказана корелация, а при признака обем на корена висока, но недоказана (Таблица 2). Това показва, че при тези признаци и най-вече при теглото на корена родителите с по-високи стойности по показателя са и с добра комбинативна способност. Сорт А-233, отличаващ се с най-добре развита коренова система е с отрицателен общ комбинативен ефект по отношение на дължината на корена, и положителен и висок комбинативен ефект по отношение на теглото и обема на корена.

Сорт Виктория, характеризиращ се с по-слабо развита коренова система, типична за по-съвременните сортове, е с висок, положителен и доказан общ комбинативен ефект по признаците дължина на корена и обем на корена. Австрийският зимен сорт Superdur показва доказано висок отрицателен комбинативен ефект по всички признаци.

Доказаността на стойностите на СКС за хибридните комбинации при всеки един от изследваните признаци, характеризиращи корена демонстрира още веднъж наличието на неадитивни генни ефекти (доминиране и епистазис), които достигат до хетерозисни прояви – положителни и отрицателни. Най-много хетерозисни прояви се наблюдават по отношение на дължината на корена (Таблица 3).

Таблица 3. Средни стойности, специфична комбинативна способност и хетерозис по признаци, свързани с корена на F₁ хибриди, участващи в диалелна кръстоска

Table 3. Means, specific combining ability and heterosis at root traits of F₁ hybrids from diallel cross

F ₁ хибридна комбинация F ₁ hybrid combination	Дължина корен / Root length			Тегло корен / Root weight			Обем корен / Root volume		
	х	СКС SCA	Н	х	СКС SCA	Н	х	СКС SCA	Н
Виктория х Прогрес Viktoria x Progres	163.67	20.95*	38.33	0.334	0.083*	0.041	5.67	0.98	0.33
Виктория х Загорка Viktoria x Zagorka	184.00	35.42*	12.00	0.354	0.063*	-0.034	5.0	0.127	-1.67
Виктория х А-233 Viktoria x A-233	150.00	-3.81	-42.00	0.299	-0.079*	-0.327	5.0	-0.253	-3.00
Виктория х Superdur Viktoria x Superdur	151.33	14.29*	19.67	0.227	-0.0137	-0.065	3.33	-0.539	-2.00
Прогрес х Загорка Progres x Zagorka	113.67	-18.86*	-58.33	0.221	-0.0017	-0.166	3.67	-0.397	-3.00
Прогрес х А-233 Progres x A-233	128.33	-9.43	-63.67	0.218	-0.092*	-0.407	2.33	-2.110*	-5.67
Прогрес х Superdur Progres x Superdur	133.67	12.67*	2.00	0.253	0.080*	0.013	5.67	2.603*	2.33
Загорка х А-233 Zagorka x A-233	95.00	-48.61*	-97.00	0.203	-0.148*	-0.423	2.0	-2.635*	-6.00
Загорка х Superdur Zagorka x Superdur	91.67	-35.19*	-80.33	0.049	-0.163*	-0.338	1.33	-1.920*	-5.33
А-233 х Superdur	107.67	-24.43*	-84.33	0.242	-0.058*	-0.384	2.67	-0.968	-5.33

* p<=0.05

Проведеният корелационен анализ между изучаваните признаци в популацията от родители и F₁ хибриди от диалелната кръстоска е представен в Таблица 4. Налице са добре доказани положителни корелативни връзки между признаците дължина, обем и тегло на корените, както в хетерозиготната популация на диалелната кръстоска, така и при хомозиготните родители. Тясна взаимовръзка между дължината на корените и теглото им е установена и при ечемика (Lshes and Singh, 2004). Въз основа на тези констатации в бъдеще при провеждане на отбор по отношение на кореновата система сред голям брой селекционни линии, може да се използва признакът тегло на корена, който се измерва сравнително по-лесно, бързо и точно. Още един довод за избора на този признак е отбелязаната по-горе много висока и добре доказана корелация между средните стойности на родителите и ефектите на тяхната обща комбинативна способност (Таблица 2), което означава че родителите с по-високи стойности по този показател ще ги предават в потомството.

Счита се, че толерантните на засушаване генотипове пшеница формират по-голяма коренова маса, в сравнение с нетолерантните (Reynolds et

Таблица 4. Фенотипни корелационни връзки между признаци, характеризиращи корена и продуктивността в диалелна кръстоска от твърда пшеница
 Table 4. Phenotypic correlations between traits, characterized roots and productivity in diallel cross of durum wheat

Признаци Traits	Корелационни коефициенти (r) Correlation coefficients	
	Диалелна кръстоска Diallel cross	Родители Parents
Дължина корен (ДК) x Обем корен Root length (RL) x Root volume	r =0.80**	r =0.87 *
Дължина корен x Тегло корен Root length x Root weight	r =0.69**	r =0.91***
Обем корен x Тегло корен Root volume x Root weight	r =0.73 **	r =0.77 *
Дължина корен x Височина на растението (BP) Root length x Plant height (PH) Обем корен x Височина на растението Root volume x Plant height Тегло корен x Височина на растението Root weight x Plant height	r =0.71 **	r =0.91*** r =0.79 r =0.76
Дължина корен x Брой зърна в клас Root length x Kernel number per spike Обем корен x Брой зърна в клас Root volume x Kernel number per spike Тегло корен x Брой зърна в клас Root weight x Kernel number per spike		r =0.89 *** r =0.95*** r =0.82
Дължина корен x Брой класчета в клас Root length x Spikelets number per spike Тегло корен x Брой класчета в клас Root weight x Spikelets number per spike		r =0.53 r =0.67
Дължина корен x Маса зърна/клас Root length x Kernel weight per spike Обем корен x Маса зърна/клас Root volume x Kernel weight per spike		r =0.50 r =0.76
Дължина корен x ДК/BP Root length x RL/ PH Обем корен x ДК/BP Root volume x RL/ PH Тегло корен x ДК/BP Root weight x RL/ PH	r =0.66**	r =0.62 r =0.75 r =0.79
Дължина корен – кълн x Тегло корен Root length-seedling x Root weight	r =0.53**	

* p<=0.05, ** p<=0.01, *** p<=0.001

al., 2005). Установяването на корелативни връзки между признаци, характеризиращи корените и признаци, свързани с продуктивността е от значение и може да улесни отбора на високодобивни и устойчиви на засушаване сортове. В нашето изследване се установи, че са налице високи, а в повечето случаи и доказани корелативни връзки между някои от признаците,

характеризиращи корените и тези, характеризиращи продуктивността (Таблица 4). Висока и доказана е положителната корелативна връзка между мощната коренова система и: височината на растенията и броят на зърната в класа. Сравнително висока и положителна, но статистически недоказана е връзката между кореновата система и броят на класчетата в клас и масата на зърната от клас. Някои от корелативните връзки между признаците свързани с корените и продуктивността са установени само при родителите. Тези различия се обясняват с хомозиготността на родителите и хетерозиготността на F_1 хибридите.

Информацията, която се среща в научната литература за корелативните връзки между тези признаци при различни житни видове е противоречива. Някои автори установяват директна връзка между по-високия добив и повишената коренова маса при обикновената пшеница (Waines, Ehdaie, 2007). При ориза е докладвано за положителна корелация в условия на засушаване и отрицателна – при нестресови условия (Venuprasad et al., 2002). Налице са и съобщения, в които не са установени взаимовръзки между тези признаци. Според Gowda et al. (2011) такава директна положителна взаимовръзка може да се очаква само при добре дефинирани условия на средата, каквито са и условията в нашия експеримент.

Въз основа на фенотипните корелации между признаците, характеризиращи корена и продуктивността и установената по-горе еднаква система при унаследяването им (преобладаване на неадитивните генни ефекти) може да се предположи, че отборът по един от тези признаци може да доведе до промяна в другия признак като израз на т. нар. корелационен отговор (Asquaah, 2007). С най-голяма достоверност може да се използват установените корелативните връзки за признака тегло на корена. За него е установен коефициент на наследяемост $H=0.86$ (Таблица 2), а се счита че при високи стойности на този коефициент по-голямата част от наблюдаваните фенотипни корелации се дължат на генетични компоненти (Asquaah, 2007).

Установена е положителна корелация между признаците, характеризиращи кореновата система на ниво цяло растение и дължината на корена на ниво кълн. Най-висока и статистически доказана е връзката между обема на корените в пълна зрялост и дължината на корена на ниво кълн (Таблица 4). Тази корелативна връзка дава основание да се прави скрининг на ниво кълн на голям брой селекционни линии за кратко време, което би улеснило комплицирания отбор на ниво цяло растение на генотипове с добре развита коренова система.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведеното изследване върху наследяването на признаците, характеризиращи корените и продуктивността допълва ограничената информация в тази посока при пшеницата. Признаците дължина, тегло и обем на корените се контролират от сложна генетична система, свързана с адитивни и неадитивни генни действия. При наследяването на повечето от изучаваните признаци, в т.ч. и тези свързани с продуктивността на растенията, преобладават неадитивните генни ефекти, което прави неефективен отбора в ранните генерации. Неадитивните генни ефекти за признаците, свързани

с корените достигат до хетерозисни прояви в положителна и отрицателна посока. Сортът с най-добре развита коренова система А-233 показва отрицателен общ комбинативен ефект за дължината на корена и положителен и висок комбинативен ефект за теглото и обема на корена. Сорт Виктория, характеризиращ се с по-слабо развита коренова система, се отличава с висок, положителен и доказан общ комбинативен ефект по признаците дължина на корена и обем на корена.

В бъдеще при провеждане на отбор по отношение на признаци, свързани с кореновата система препоръчваме да се използва теглото на корена, поради неговото по-лесно, бързо и точно измерване и наличието на добре доказани положителни корелативни връзки между него и останалите признаци, характеризиращи корена. Още едно основание за тази препоръка е и установената добре доказана корелация между средните стойности на родителите и ефектите на тяхната обща комбинативна способност, което означава че родителите с по-високи стойности по този показател ще ги предават в потомството.

Въз основа на установените фенотипни корелации между признаците, характеризиращи корена и продуктивността и еднаквата генетична система при наследяването им може да се предполага, че отборът по един от тези признаци ще доведе до промяна в другия признак.

Установената положителна корелация между дължината на корена на ниво кълн и обема на корените в пълна зрялост ще улесни отбора по тези признаци.

Изследванията по наследяване на признаците, свързани с кореновата система, ще продължат през следващите години с цел допълнително определяне ефектите на средата и изграждане на по-цялостна стратегия за водене на селекционния процес.

ЛИТЕРАТУРА

- Берова, М., Н. Стоева, А. Василев, З. Златев, 2007.** Ръководство за упражнения по физиологии на растенията. Академично издателство на АУ.
- Acquaah, G., 2007.** Introduction to quantitative genetics, In Principles of plant genetics and breeding, Blackwell Publishing, Ltd., Oxford, 121-146.
- Bengough, A. G., A. Castrignano, L. Pages, M. van Noordwijk, 2000.** Sampling strategies, scaling, and statistics, In A. L. Smit, A. G. Bengough, C. Engels, M. Van Noordwijk, S. Pellerin, and S. C. van de Geijn (editors), Root Methods: A Handbook. Springer-Verlag, Berlin, 147-173.
- Gahoonia, T., N. Nielsen, 2004.** Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties, Plant and Soil 260, 47-57.
- Gowda, V., A. Henry, A. Yamauchi, H. Shashidhar, R. Serraj, 2011.** Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice, Field Crops Research 122, 1-13.
- Greifing, B., 1956.** Concepts of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austral. J. Biol. Sci., 9, 463-493.
- Løes, A. K., T. Singh, 2004.** Genetic variation in specific root length in Scandinavian wheat and barley accessions. Euphytica, 137, 243-249.

- Manske, G., P. Vlek, 2000.** Root Architecture-Wheat as a Model Plant, In Waisel Y, Eshel A. and Kafkafi U. (eds). Plant Roots: The Hidden Half, Third Edition, New York; Marcel Dekker, 249-259.
- Monyo, J. H., W. J. Whittington, 1970.** Genetic analysis of root growth in wheat. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 74, 329-338.
- Palta, J., X. Chen, S. Milroy, G. Rebetzke, F. Dreccer, M. Wattc, 2011.** Large root systems: are they useful in adapting wheat, to dry environments? Functional Plant Biology, 38, 347-354.
- Reynolds, M. P., A. Mujeeb-Kazi, M. Sawkins, 2005.** Prospects for utilising plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought – and salinity-prone environments. Annals of Applied Biology, 146, 239-259.
- Sayar, R., H. Khemira, M. Kharrat, 2007.** Inheritance of deeper root length and grain yield in half-diallel durum wheat (*Triticum durum*) crosses, Annals of Applied Biology, 151, 2, 213-220.
- Venuprasad, R., H. E. Shashidhar, S. Hittalmani, G. S. Hemamalini, 2002.** Tagging quantitative trait loci associated with grain yield and root morphological traits in rice (*Oryza sativa* L.) under contrasting moisture regimes. Euphytica, 128, 3, 293-300.
- Waines, J., B. Ehdaie, 2007.** Domestication and Crop Physiology: Roots of Green-Revolution Wheat, Annals of Botany, 100, 991-998.