

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2019.20.3.207-218>
УДК 631.524.84:631.527.5:633.111«321»



Наследуемость и изменчивость признаков продуктивности у гибридов яровой мягкой пшеницы первого-четвертого поколений

© 2019. Л.В. Волкова ✉

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

В условиях Кировской области определены эффекты взаимодействия генотипа и среды у девяти сортов яровой мягкой пшеницы и семи гибридных популяций $F_1...F_4$, образованных с их участием. Установлено достоверное влияние экологических условий на все изучаемые признаки. Вклад фактора «год» на число зерен с колоса у сортов и гибридов составил соответственно 10,9 и 13,9%; на массу 1000 зерен – 5,8 и 19,5%; на урожайность – 47,3 и 41,1%. Генетическая компонента вносила значимый вклад в массу 1000 зерен у сортов и гибридов (81,5 и 58,8%), а также в число зерен у сортов (38,4%). Отмечена более высокая сортовая специфичность в проявлении признаков у родительских сортов по сравнению с гибридами. Проанализированы два компонентных признака продуктивности колоса в ряду поколений на фоне действия различных лим-факторов, спрогнозированы и определены сдвиги их средних значений и влияние на урожайность. Определен показатель фенотипического доминирования (h_p) в первом поколении по числу зерен с колоса ($h_p = -5,00...+7,82$) и массе 1000 зерен ($h_p = +0,23...+12,00$), выделены комбинации с высоким уровнем гетерозиса (Баганская 95 x Новосибирская 44 и Баганская 95 x Актюбе 3). Произведен расчет селекционного дифференциала и эффективности отборов, проведенных в контрастных условиях среды во втором (2016 г.) и третьем (2017 г.) гибридных поколениях. В условиях 2018 года урожайность в исходных популяциях варьировала в пределах 219,0...789,6 г/м², отобранных потомств – 317,0...647,6 г/м². Средняя прибавка урожайности у потомств, выделенных в засушливый год, по отношению к исходным популяциям, составила 56,8 г/м² (11,1%); у потомств, отобранных в условиях избытка влаги, – 10,8 г/м² (3,0%). Корреляционный анализ выявил среднюю положительную связь между показателем h_p в первом поколении и селекционным дифференциалом в последующих поколениях по признакам «масса 1000 зерен» ($r = 0,18...0,63$) и «число зерен с колоса» ($r = 0,35...0,37$). Между уровнем гетерозиса и реакцией на отбор корреляция была слабая ($r = -0,12...0,27$). Отбор генотипов с высоким уровнем селекционного дифференциала по числу зерен с колоса был более результативен, чем отбор по массе 1000 зерен. Коэффициент корреляции между степенью фенотипического доминирования признаков в первом поколении и средними значениями признаков в поколениях F_2-F_4 варьировал в пределах $r = 0,35...0,68$ (достоверные значения на 5% уровне $r = 0,75$).

Ключевые слова: *Triticum aestivum L.*, сорт, гибридная популяция, гетерозис, наследование, число зерен в колосе, масса 1000 зерен, урожайность

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (тема № 0767-2019-0093).

Конфликт интересов: автор заявил об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Волкова Л.В. Наследуемость и изменчивость признаков продуктивности у гибридов яровой мягкой пшеницы первого-четвертого поколений. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2019;20(3):207-218. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2019.20.3.207-218>

Поступила: 03.04.2019

Принята к публикации: 13.05.2019

Опубликована онлайн: 18.06.2019

Inheritance and variability of productivity traits in hybrids of spring soft wheat of the first to fourth generations

© 2019. Lyudmila V. Volkova ✉

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V.Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

The effects of genotype-environment interaction of nine spring soft wheat varieties and seven hybrid populations $F_1 - F_4$ formed using these varieties were determined under the conditions of the Kirov region. The significant influence of environmental conditions on all studied traits was established. The contribution of the “year” factor to the number of grains per head in varieties and hybrids was 10.9 and 13.9%, respectively; to the mass of 1000 grains – 5.8 and 19.5%; to the yield – 47.3 and 41.1%. The genetic component made a significant contribution to the mass of 1000 grains in varieties and hybrids (81.5 and 58.8%), as well as to the number of grains in varieties (38.4%). There was a higher varietal specificity in the manifestation of traits in parental varieties compared to the hybrids. The analysis was done for two component traits

of head productivity in a series of generations against the background of the action of various lim-factors, the shifts in their average values and the influence on yield were predicted and determined. The indicator of phenotypic domination (hp) in the first generation was determined according to the number of grains per head ($hp = -5.00...+ 7.82$) and 1000 grains mass ($hp = + 0.23...+ 12.00$), the combinations with a high level of heterosis were picked out (Baganskaya 95 x Novosibirskaya 44 and Baganskaya 95 x Aktjube 3). The calculation of the breeding differential and the effectiveness of the selections in contrasting environmental conditions of the second (2016) and third (2017) hybrid generations was carried out. Under the conditions of 2018, the yield of the initial populations varied within 219.0...789.6 g/m², while the figures for the selected progenies were 317.0...647.6 g/m². The average yield increase of the progenies that had been selected in the dry year was 56.8 g/m² in relation to the initial populations (11.1%); the increase of the progenies, selected in the conditions of excess moisture was 10.8 g/m² (3.0%). The correlation analysis revealed the average positive relationship between the first-generation hp indicator and the selection differential in subsequent generations according to the «1000 grains mass» ($r = 0.18...0.63$) and «number of grains per head» ($r = 0.35...0.37$) traits. The correlation was weak between the level of heterosis and the selection reaction ($r = -0.12...0.27$). The selection of genotypes with a high level of selection differential according to the number of grains per head was more effective than the selection according to the mass of 1000 grains. The correlation coefficient between the degree of phenotypic dominance of traits in the first generation and average values of traits in the F_2 - F_4 generations varied within $r = 0.35...0.68$ (significant values at 5% level $r = 0.75$).

Keywords: *Triticum aestivum* L., variety, hybrid population, heterosis, inheritance, number of grains per head, mass of 1000 grains, yield

Acknowledgement: scientific work was performed in the framework of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V.Rudnitsky (theme № 0767-2019-0093).

Conflict of interest: the author stated that there was no conflict of interest.

For citation: Volkova L.V. Inheritance and variability of productivity traits in hybrids of spring soft wheat of the first to fourth generations. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2019;20(3):207-218. (In Russ.). <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2019.20.3.207-218>

Received: 03.04.2019

Accepted for publication: 13.05.2019

Published online: 18.06.2019

Селекционная работа, направленная на повышение продуктивности зерновых культур, включает в себя два основных уровня: оценка генотипов в онтогенезе (малый информационный канал) и в селекционном процессе в целом (большой информационный канал) [1]. Отбор уникальных растений из гибридных популяций ранних поколений проводят, как правило, в малом информационном канале. При этом отклонения условий среды от нормальных в ту или иную фазу развития растения могут приводить к изменению его фенотипа, «подставляя» под отбор определенные признаки. Это канализирует развитие генотипа в одном направлении, может привести к потере ценного селекционного материала и в конечном итоге влияет на результат селекции.

В настоящее время нет единой теории и методов идентификации генотипов по фенотипам в гибридных популяциях по полигенным признакам продуктивности. Главными помехами получения объективной информации являются шумы: экологические (случайное распределение семян растений по микро-нишам поля), эколого-генетические (системы переопределения генетических формул – эффекты взаимодействия генотипа и среды), генетические (случайность расщепления и комбинаторики генов, мультилокусный эпистаз, дифференциальная активность генов в онтогенезе) [2]. Многие авторы считают, что применение генетико-статистических характе-

ристик позволяет существенно повысить результативность отборов в ранних поколениях [3, 4]. Другие авторы указывают на сложность разграничения наследственной и ненаследственной изменчивости, поскольку процесс формирования фенотипа в онтогенезе слишком сложный и охватывает различные структурные и информационные уровни: молекулярные, хромосомные, клеточные, организменные, популяционные [5, 6].

В литературе имеется множество исследований, опирающихся на биометрические методы: общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности по Гриффингу, диаллельный анализ по Хейману и другие, которые показывают зависимость наследования признаков продуктивности от многих факторов: генетических особенностей исходных форм, поколений гибридов, взаимодействия ядра и цитоплазмы, условий вегетационного периода, климата региона [7, 8].

Существуют и молекулярно-генетические подходы в селекции (MAS-метод), позволяющие осуществлять хромосомную локализацию и картирование генов и локусов количественных признаков (QTL), выявлять маркеры, тесно сцепленные с признаками. Однако эффективность этих методов определяется положением генов в иерархии генных сетей и зависит от сложности метаболических путей, лежащих в основе формирования фенотипических признаков. Поскольку в разных

экологических нишах один и тот же признак может быть обусловлен разными QTL [9, 10], в искусственный отбор будут вовлекаться аллельные варианты разных генов. Есть мнение, что для большинства количественных признаков, определяющих продуктивность растений, специфических и постоянных локусов в принципе не существует [11].

Условия культивирования генотипов на всех этапах селекции должны соответствовать будущей эконише сорта. Для Волго-Вятского региона характерны неустойчивость гидротермического режима, возврат холодов в весенний и раннелетний периоды, часто повторяющиеся засухи, избыток осадков в период созревания.

Цель исследования – определить эффекты взаимодействия генотипа и среды (ВГС) у сортов яровой мягкой пшеницы и гибридов, образованных с их участием, в четырех смежных поколениях, а также особенности наследования признаков продуктивности и результативность отборов по ним во втором и третьем поколениях при действии различных лимфакторов. Новизна – в специфических условиях Волго-Вятского региона получены и проанализированы внутривидовые гибриды яровой мягкой пшеницы, выделены перспективные комбинации для селекции на продуктивность.

Материалы и методы. Исследования проведены в ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (г. Киров). В 2014 году было создано семь гибридных комбинаций с участием сортов Новосибирская 44, Баганская 95, Лубнинка (Россия, Новосибирская обл.), Линия 3672h (Россия, Иркутская обл.), Башкирская 28 (Россия, Башкортостан), Актюбе 3, Актюбе 92 (Казахстан), Нoffman (Канада), Nandu (Германия). В 2015 году гибриды F_1 высевали вручную по схеме 5x15 см. Гибридные популяции F_2 , F_3 , F_4 и родительские сорта изучали соответственно в 2016, 2017 и 2018 гг. в двух повторениях на делянках площадью 0,45 м² при норме высева 5 млн всхожих зерен на 1 га. Структурный анализ проводили по 20-ти растениям, взятым со средней части делянок каждой повторности. У гибридов первого поколения определяли степень фенотипического доминирования (h_p) по формуле: $h_p = F_1 - MP/P - MP$, где F_1 – значение признака гибрида; MP – среднее значение родительских особей; P – родитель с более развитым признаком [12]. Коэффициент наследуемости (H^2) в общем виде определяли

с помощью дисперсионного анализа как отношение генотипической вариации к фенотипической вариации по методике Б.А. Доспехова¹. Влияние факторов на степень развития признаков рассчитывали по методике Н.А. Плохинского². Коэффициенты корреляции (r) рассчитывали при численности выборки исходных форм и гибридов ($n = 16$), соответственно достоверными считали значения $r \geq 0,50$ и $r \geq 0,62$ при 1% и 5% уровнях значимости. Во втором и третьем поколениях из гибридных популяций проводили отборы растений с высокими значениями изучаемых признаков при интенсивности 4-5%. Определяли селекционный дифференциал S как разность средних значений между отобранной группой и исходной популяцией. В 2018 году отобранные элитные растения высевали в питомнике СП-1, определяли эффективность отборов по сдвигу в потомстве (R) как разницу в урожайности между средним значением у отобранных потомств и соответствующих гибридных семей.

Результаты и обсуждение. Отбор по хозяйственно ценным признакам является наиболее «узким» местом при оценке ранних поколений гибридов [1], и для успешного прогнозирования ответа на отбор необходимо изучить генетическую детерминацию нужных признаков в конкретных почвенно-климатических условиях. Эффекты ВГС в группах исходных сортов и гибридных популяций определяли на основе двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 1).

Доля фенотипического варьирования, обусловленного фактором «год», достоверна по большинству изученных признаков. Это согласуется с исследованиями, проведенными ранее в условиях Евро-Северо-Востока, по установлению генетического контроля хозяйственно ценных признаков яровой пшеницы [13]. Достоверный вклад генетическая компонента вносила в массу 1000 зерен сортов и гибридов, а также в число зерен у сортов, урожайность в обоих случаях определялась только погодными условиями вегетации. Влияние фактора «генотип x год» у гибридов, в отличие от их родителей, статистически незначимо ни по одному из признаков. Более высокий вклад генотипа у исходных форм по сравнению с гибридами вполне закономерно объясняется их сортовой специфичностью в проявлении признаков.

¹Доспехов Б.А. Методика полевого опыта: (С основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос, 1979. 416 с.

²Плохинский Н.А. Руководство по биометрии для зоотехников. М.: Колос, 1969. 256 с.

Исходя из положения о том, что отбор будет действительным только в том случае, если большая часть наблюдаемой фенотипической изменчивости признака обусловлена генотипически, можно прогнозировать высокую

эффективность отбора в ранних поколениях только по массе 1000 зерен. Многими авторами также установлена высокая степень генетического контроля этого признака и его высокая наследуемость [14, 15, 16].

Таблица 1 - Вклад факторов в формировании признаков продуктивности сортов и гибридных популяций F₂-F₄ (2016-2018 гг.) /

Table 1 - The contribution of factors in the formation productivity traits of varieties and hybrid populations F₂-F₄ (2016-2018)

Источник изменчивости / Source of changeability	Вклад факторов, % / Contribution of factors, %		
	число зерен с колоса / the number of grains per ear	масса 1000 зерен / 1000 grains mass	урожайность / yield
Сорта / Varieties			
Варианты опыта / Experience options	78,5*	94,7*	68,2*
Блоки / Blocks	1,5	0,0	12,4
Фактор А (генотип) / Factor A (genotype)	38,4*	81,5*	8,0
Фактор В (год) / Factor B (year)	10,9*	5,8*	47,3*
Взаимодействие АхВ / Interaction АхВ	29,2*	7,4*	12,9
Случайные отклонения / Random deviations	20,0	5,3	19,4
Гибридные популяции / Hybrid populations			
Варианты опыта / Experience options	50,4	90,0*	64,9*
Блоки / Blocks	4,4	0,4	17,2
Фактор А (генотип) / Factor A (genotype)	23,6	58,8*	4,8
Фактор В (год) / Factor B (year)	13,9	19,5*	41,1*
Взаимодействие АхВ / Interaction АхВ	12,9	11,7	19,0
Случайные отклонения / Random deviations	45,2	9,6	17,9

* - значимо на 5% уровне / * - significant at 5% level

Сочетание двух признаков «масса 1000 зерен» и «число зерен с колоса» образуют результирующий признак «масса зерна с колоса», по которому, в основном, ориентируются при индивидуальных отборах на продуктивность. Поскольку каждый из компонентных признаков закладывается в определенные этапы развития растений на фоне действия различных лимфакторов, важно уметь прогнозировать сдвиги значений признаков в ту или иную сторону, а также их влияние на урожайность в разных средах. На рисунках 1, 2, 3, 4 показаны средние значения признаков родителей и гибридов, сопоставляя которые можно определить их селекционную ценность, реакцию на условия выращивания, амплитуду генетической измен-

чивости и закономерности наследования признаков. Точки пересечения линий соответствуют средним значениям в опыте.

В 2015 году репродуцировали поколение F₁. Формирование колоса проходило при дефиците влаги в сочетании с повышенной температурой воздуха. Известно, что недостаток влаги в этот период может спровоцировать сброс колосков, цветков, уменьшить длину и озерненность колоса [17]. Отмечен высокий размах изменчивости числа зерен в колосе в зависимости от генотипа как в гибридных популяциях F₁ (23,7...46,6 шт.; V = 21,4%), так и в группе исходных сортов (27,4...52,5 шт.; V = 18,3%). Можно предполагать, что данный признак был обусловлен полиморфизмом

полигенов засухоустойчивости, и наиболее высокий уровень (39,2...52,5 шт.) сформировали устойчивые к засухе сорта (Линия 3672h, Актюбе 3) и гибриды (Баганская 95 х Актю-

бе 3; Баганская 95 х Новосибирская 44; Актюбе 3 х Линия 3672h; Nandu х Линия 3672h), расположенные выше положительной линии регрессии (рис. 1, 2).

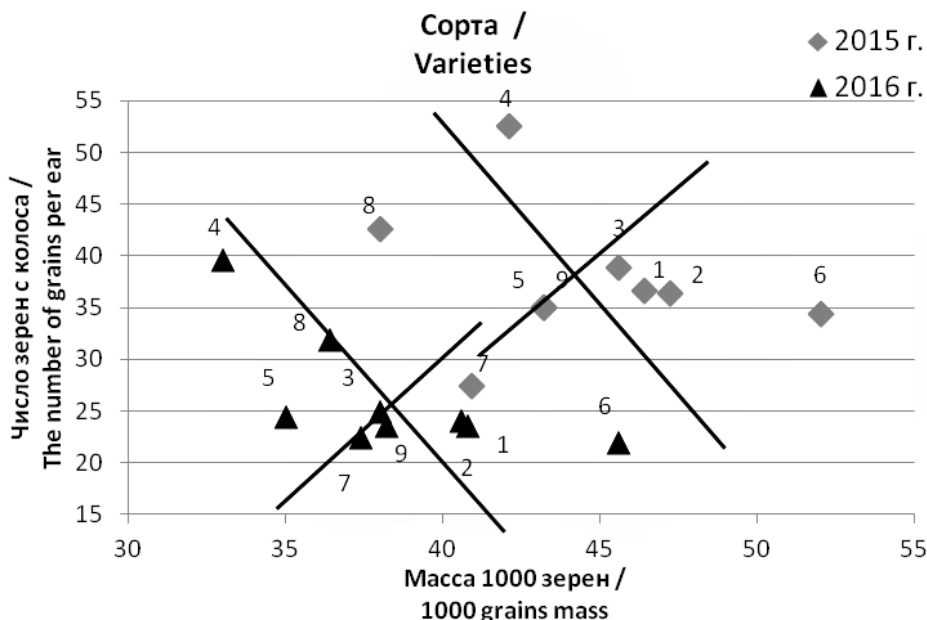


Рис. 1. Распределение средних значений родительских сортов в 2015 и 2016 гг.: 1 – Новосибирская 44; 2 – Башкирская 28; 3 – Баганская 95; 4 – Линия 3672h; 5 – Nandu; 6 – Hoffman; 7 – Актюбе 92; 8 – Актюбе 3; 9 – Лубнинка /

Fig. 1. The distribution of the average values of parental varieties in 2015 and 2016: 1 – Novosibirskaja 44; 2 – Bashkirskaja 28; 3 – Baganskaja 95; 4 – Linija 3672h; 5 – Nandu; 6 – Hoffman; 7 – Aktjube 92; 8 – Aktjube 3; 9 – Lubninka

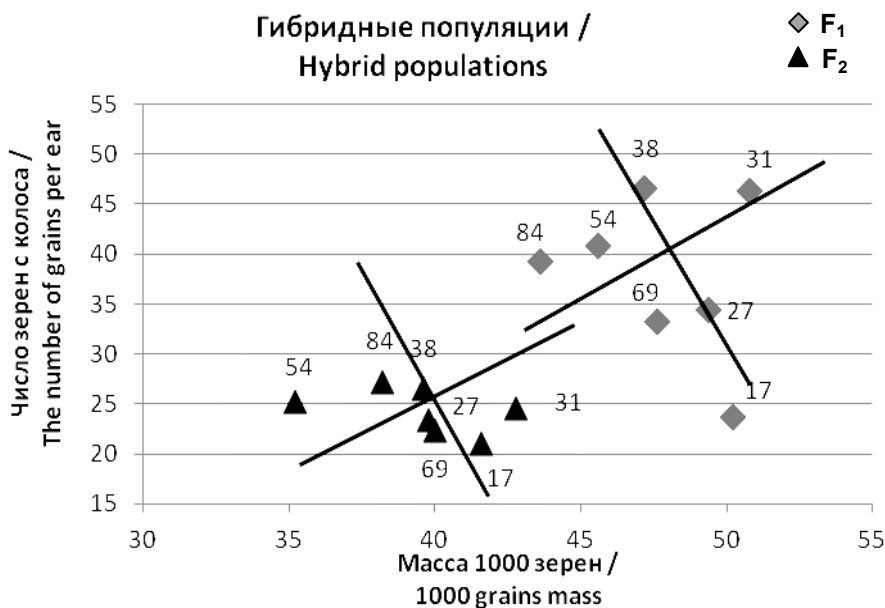


Рис. 2. Распределение средних значений гибридных популяций в условиях 2015 г. (F₁) и 2016 г. (F₂). Номера гибридов соответствуют номерам родителей (1 цифра-мать, 2 цифра-отец) /

Fig. 2. Distribution of average values of hybrid populations under the conditions of 2015 (F₁) and 2016 (F₂). The numbers of hybrids correspond to the numbers of the parents (1 digit-mother, 2 digit-father)

Признак «масса 1000 зерен» формируется в течение X-XII этапов органогенеза. В 2015 году формирование и налив зерна протекал в условиях повышенной влажности и низких температур, что увеличило период созревания растений и способствовало максимальному проявлению массы 1000 зерен. Степень варьирования признака была несколько выше у сортов (38,0...52,0 г; $V = 9,2\%$), чем у гибридов (43,6...50,8 г; $V = 5,4\%$). В таких условиях можно эффективно оценивать генотипы на потенциальную крупность зерна. Максимальную массу 1000 зерен (50,2...52,0 г) показали материнский сорт Hoffman и гибриды с участием сортов Новосибирская 44, Башкирская 28 и Актюбе 92.

В 2016 году развитие растений происходило на фоне сильного водного дефицита на протяжении всего вегетационного периода. Среднемесячная температура воздуха была выше нормы на 2,5...3,2°C, сумма эффективных температур за весь период составила 135% к среднемноголетнему значению. Исходя из этого, можно прогнозировать преимущество засухоустойчивых генотипов по обоим компонентным признакам и сильную межсезонную корреляцию 2015-2016 гг. по числу зерен с колоса. На практике высокий уровень признака «число зерен с колоса» подтвердили исходные формы Линия 3672h и Актюбе 3, а также комбинации с участием этих сортов; по массе 1000 зерен – сорт Hoffman и гибриды Баганская 95 х Новосибирская 44 и Новосибирская 44 х Актюбе 92. Отмечена более высокая межсортовая дифференциация по озерненности колоса у родительских сортов (21,9...39,6 шт.; $V = 22,1\%$) в сравнении с гибридами (21,1...27,2 шт.; $V = 10,8\%$). Ни одна из гибридных популяций F_2 не превысила лучшую исходную форму, в основном преобладало промежуточное наследование. Масса 1000 зерен у гибридов была на уровне или выше лучшего родителя (материнской формы). Повторяемость признаков между поколениями F_1 и F_2 была одинаково высокая как по числу зерен с колоса, так и по массе 1000 зерен ($r = 0,81$), что еще раз подтверждает преимущество выделенных в F_1 комбинаций.

В решении вопроса о том, какой из компонентов массы зерна с колоса является решающим в конкретных условиях, необходимо иметь в виду их корреляции с урожайностью. В 2016 году ни по одному из субпризнаков нельзя было в полной мере судить об урожай-

ности ($r = 0,08...0,11$), поскольку она была обусловлена другими факторами, предположительно полевой всхожестью и выживаемостью растений. Максимальную урожайность сформировал сорт Новосибирская 44 (162,0 г/м²), минимальную – Баганская 95 (92,8 г/м²), а гибриды, как правило, занимали промежуточное положение с уклоном в сторону материнской формы. Между озерненностью и крупностью зерна в условиях засухи выявлена отрицательная корреляция ($r = -0,61$).

В 2017 году анализировали гибридное поколение F_3 . Основными лим-факторами, действующими на растения пшеницы в первую половину вегетации, были недостаток теплообеспеченности (сумма эффективных температур за май-июнь составила 58% к норме) и избыток осадков (114% к норме), что повлекло за собой сильное кущение, развитие вегетативной массы и, как следствие, загущенность посевов, снижение продуктивности отдельных колосьев. Во время налива зерна избыток влаги (122% от нормы) спровоцировал полегание, развитие листовых болезней, снижение массы 1000 зерен.

Резкое отклонение условий от нормальных должно было послужить причиной проявления ВГС на организменном и популяционном уровнях и изменить ранги изучаемых образцов по всем признакам продуктивности. Высокую урожайность в таких условиях показывают низкостебельные сорта, не склонные к полеганию, обладающие повышенной аттрагирующей способностью колоса.

Проведенные исследования показали отсутствие достоверных различий по озерненности колоса у гибридов, что затрудняло оценку генотипов. Генетический полиморфизм был слабо выражен также и по массе 1000 зерен (соответственно у сортов и гибридов $V = 10,3$ и $6,2\%$). Ранее выделенный казахстанский сорт Актюбе 3 характеризовался низким числом зерен с колоса (21,4 шт.) и низкой урожайностью (211,5 г/м²). Высокие значения признаков сформировали Nandu, Линия 3672h (число зерен с колоса 26,7...27,3 шт.), Новосибирская 44, Hoffman (масса 1000 зерен 42,4...42,5 г), Nandu, Башкирская 28 (урожайность 282,2...300,6 г/м²). Среди гибридов по числу зерен с колоса выделялись Баганская 95 х Актюбе 3; Nandu х Линия 3672h (22,5...23,8 шт.); по массе 1000 зерен – Hoffman х Лубнинка (40,1 г) и Новосибирская 44 х Актюбе 92 (40,3 г), которая характеризовалась и самой

высокой урожайностью (324,9 г/м²). Корреляция между поколениями F₂ и F₃ по числу зерен в колосе, массе 1000 зерен и урожайности составила соответственно $r = 0,46$; $r = 0,81$ и $r = 0,09$). Сопряженность между числом и крупностью зерен по сравнению с предыдущим годом снизилась и составила ($r = -0,35$), между урожайностью и продуктивностью колоса была несущественной ($r = 0,10 \dots 0,18$).

В 2018 году период формирования колоса также проходил при пониженных температурах воздуха (сумма эффективных температур 76% к норме) и повышенной влажности (среднемесячная сумма осадков за июнь 122% к норме), а налив и созревание зерна – в благоприятных погодных условиях. Важно отметить более высокий генетический полиморфизм признаков у родительских сортов по сравнению с гибридами, как видно из разброса точек на графике 2017-2018 гг. (рис. 3, 4). Как и следовало предполагать, ранги родительских

сортов по числу зерен с колоса существенно не изменились в сравнении с 2017 годом, за исключением сорта Новосибирская 44. Выделялись сорта Линия 3672h, Nandu, Баганская 95 (24,9...25,0 шт.). Соответственно высокой озерненностью характеризовались гибриды F₄ от скрещивания этих сортов: Nandu x Линия 3672h и Баганская 95 x Актюбе 3 (24,1...26,1 шт.).

По массе 1000 зерен среди родительских сортов лидировали: канадский сорт Hoffman (41,4 г) и гибрид с его участием Hoffman x Лубнинка (39,0 г); сорт Новосибирская 44 (39,2 г) и гибрид Баганская 95 x Новосибирская 44 (39,6 г). В большинстве комбинаций признак масса 1000 зерен наследовался по типу лучшего родителя. Корреляционная связь между поколениями F₃-F₄ по массе 1000 зерен достоверно высокая ($r = 0,84$), по числу зерен средняя ($r = 0,48$), по урожайности отсутствует ($r = -0,07$).

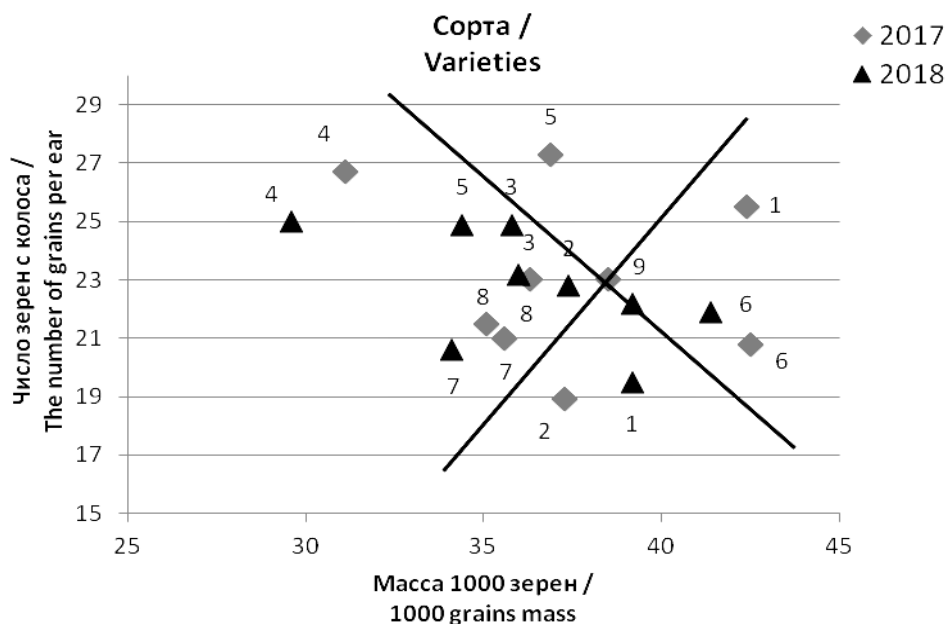


Рис. 3. Распределение средних значений родительских сортов в 2017 и 2018 гг.: 1 – Новосибирская 44; 2 – Башкирская 28; 3 – Баганская 95; 4 – Линия 3672h; 5 – Nandu; 6 – Hoffman; 7 – Актюбе 92; 8 – Актюбе 3; 9 – Лубнинка /

Fig. 3. The distribution of the average values of parental varieties in 2017 and 2018: 1 – Novosibirskaja 44; 2 – Bashkirskaja 28; 3 – Baganskaja 95; 4 – Linija 3672h; 5 – Nandu; 6 – Hoffman; 7 – Aktjube 92; 8 – Aktjube 3; 9 – Lubninka

В условиях 2018 года наблюдали отрицательную связь массы 1000 зерен и числа зерен в колосе ($r = -0,54$), положительную – урожайности и массы 1000 зерен ($r = 0,35$), отрицательную – урожайности и числа зерен в колосе ($r = -0,29$).

Знание механизмов трансгрессий и возможность прогнозировать их проявление поможет оптимизировать работу селекционеров путем выбраковки заведомо бесперспективных комбинаций уже в первых поколениях. Принято считать [14, 18], что гибридные комбина-

ции, превышающие лучшего родителя по тому или иному признаку в первом поколении, являются перспективными для дальнейшего изучения, а использование гетерозисного эффекта позволяет более эффективно находить сформированные природой генные комплексы [19]. Литературные данные о природе гетерозиса свидетельствуют о том, что он обусловлен межallelными и межгенными взаимодейст-

виями: погашением действия вредных рецессивных генов; благоприятным сочетанием неallelных, полностью доминантных генов; благоприятным влиянием всех типов аллелей в гетерозиготном состоянии; соответствием ядерного и цитоплазматического геномов. Однако экспериментальные данные, полученные для подтверждения той или иной теории, носят противоречивый характер [20, 21].

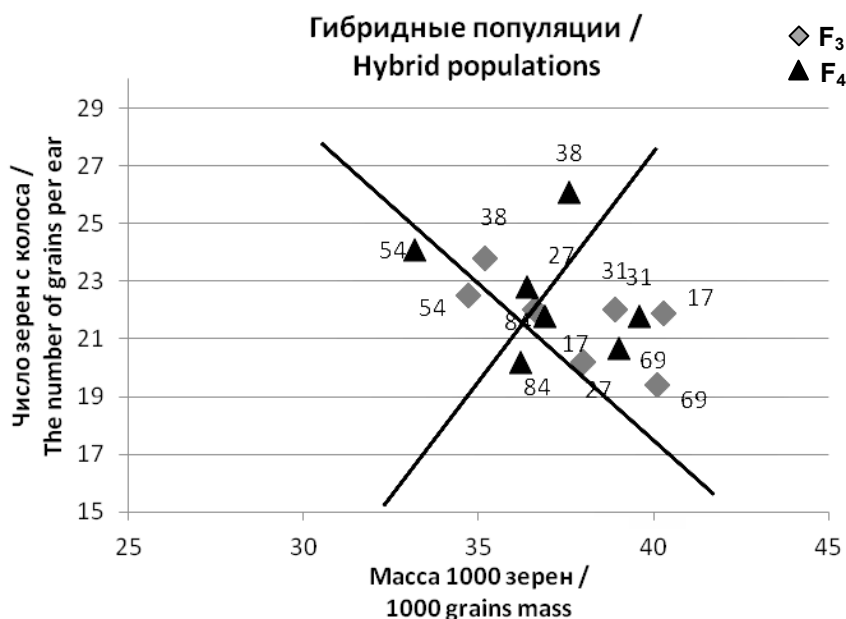


Рис. 4. Распределение средних значений гибридных популяций в условиях 2017 г. (F₃) и 2018 г. (F₄). Номера гибридов соответствуют рис. 2 /

Fig. 4. Distribution of average values of hybrid populations in the conditions of 2017 (F₃) and 2018 (F₄). Numbers of hybrids correspond to fig. 2

В данном исследовании по количеству зерен в колосе в первом поколении наблюдали все типы наследования – показатель степени фенотипического доминирования (hp) варьировал в зависимости от комбинации от -5,00 до +7,82 (табл. 2). В наследовании признака «масса 1000 зерен» преобладало положительное сверхдоминирование – шесть из семи гибридных комбинаций превышали лучшего родителя. Поскольку в специфических условиях 2015 года урожай в большей степени был обусловлен различиями в озерненности колоса, лучшими можно считать гибриды Баганская 95 х Новосибирская 44 и Баганская 95 х Актюбе 3.

Если исходить от предпосылки, что уровень гетерозиса в F₁ соответствует высокому уровню признака в последующих поколениях, то справедливость данного утверждения доказывается на примере комбинации Баганская 95 х Новосибирская 44, лиди-

ровавшей по значению hp по обоим компонентным признакам. Данная гибридная популяция характеризовалась самой высокой средней за три года массой 1000 зерен (40,4 г), но не выделялась по числу зерен с колоса и урожайности, имела высокий уровень селекционного дифференциала во все годы и положительно реагировала на отбор независимо от внешних факторов.

Комбинация Баганская 95 х Актюбе 3 с положительным сверхдоминированием признаков в F₁, характеризовалась самым высоким за три года средним значением числа зерен в колосе (25,5 шт.). Однако эта комбинация не отличалась по остальным показателям и имела отрицательный сдвиг в потомстве при отборах в условиях влажного года, несмотря на высокий уровень селекционного дифференциала. Линии, выделенные из этой комбинации, представляют ценность в селекции на засухоустойчивость.

*Таблица 2 - Селекционно-генетическая характеристика гибридов F₁-F₄ (2015-2018 гг.) /
Table 2 - Selection and genetic characteristics of F₁-F₄ hybrids (2015-2018)*

Комбинация скрещивания / Cross combination	Число зерен в колосе / The number of grains per ear			Масса 1000 зерен / 1000 grains mass			R (F ₄)	
	hp (F ₁)	S (F ₂)	S (F ₃)	hp (F ₁)	S (F ₂)	S (F ₃)	отбор в F ₂	отбор в F ₃
Баганская 95 x Новосибирская 44 / Baganskaja 95 x Novosibirskaja 44	+ 7,82	21,7	21,6	+12,00	7,3	5,6	138,0	68,2
Баганская 95 x Актюбе 3 / Baganskaja 95 x Aktjube 3	+3,10	16,7	23,5	+1,42	10,2	3,8	7,4	-58,0
Башкирская 28 x Актюбе 92 / Bashkirskaja 28 x Aktjube 92	+0,56	10,8	18,6	+1,68	8,1	3,8	86,1	-185,1
Nandu x Линия 3672h / Nandu x Linija 3672h	-0,34	13,8	25,7	+5,27	9,6	3,0	-142,0	+118,9
Актюбе 3 x Линия 3672h / Aktjube 3 x Linija 3672h	-1,70	19,4	22,2	+1,70	6,2	1,1	199,7	123,0
Новосибирская 44 x Актюбе 92 / Novosibirskaja 44 x Aktjube 92	-1,80	13,5	14,8	+2,36	7,6	2,1	128,6	-90,0
Hoffman x Лубнинка / Hoffman x Lubninka	-5,00	17,9	18,2	+0,23	3,8	3,6	-19,9	98,8
Среднее значение / Average value	+0,38	16,2	20,7	+3,53	7,5	3,3	56,8	10,8
Коэффициент наследуемости признаков (H ²) / Heritability coefficient (H ²)	-	0,48	0,39	-	0,75	0,86	-	-

Примечания: hp – степень фенотипического доминирования признаков; S – селекционный дифференциал; R – реакция на отбор, рассчитанная по урожайности в СП-1 /

Note: hp is the degree of phenotypic domination of traits; S – selection differential; R – reaction to the selection calculated according to yield in the breeding nursery 1.

Гибриды, полученные с участием южных сортов Башкирская 28 (Башкортостан) и Актюбе 92 (Казахстан), обладали самой высокой средней урожайностью в опыте и характеризовались высокой результативностью отборов в условиях засушливого 2016 года, тогда как отбор 2017 года у них дал отрицательный результат. В комбинации Nandu (Германия) x Линия 3672 h (Иркутск), имеющей высокое число зерен с колоса, высокую урожайность, но низкую массу 1000 зерен, напротив, положительный сдвиг наблюдали при отборе в условиях влажного года. Наилучший результат достигнут при отборах в комбинации Актюбе 3 x Линия 3672h, т.е. при скрещивании сортов разного эколого-географического происхождения (Казахстан и Иркутск).

Самый низкий показатель hp в первом поколении выявлен у гибридов, образованных с участием канадского и новосибирского сортов Hoffman x Лубнинка. В ряду последующих поколений эта комбинация характеризовалась низкой озерненностью колоса, но крупным зерном. Высокую урожайность сформировали

потомства, полученные в результате отборов 2017 года.

Различия в селекционном дифференциале были обусловлены не только сортовыми особенностями компонентов, включенных в скрещивания, но и условиями года, в котором производили отбор. Отбираемые во влажном году растения в целом характеризовались большим числом зерен в колосе (в среднем 42,3 шт., S = 20,7 шт.), но меньшей массой 1000 зерен (в среднем 41,0 г, S = 3,3 г), а отбираемые в условиях засухи растения, наоборот, имели меньшую озерненность (40,6 шт., S = 16,2 шт.), но более крупное зерно (47,1 г, S = 7,5 г). Для расчета результативности отборов семена, полученные от выделенных растений разных лет урожая (в 2016 г. 40 образцов; в 2017 г. 60 образцов), и исходные популяции высевали в 2018 году в питомнике СП-1 на однорядковых делянках. Урожайность гибридных семей варьировала в пределах 219,0...789,6 г/м², отобранных потомств – 317,0...647,6 г/м². Средняя прибавка урожайности у потомств, выделенных в условиях

засухи, по отношению к исходным популяциям, составила 56,8 г/м² (11,1%); у потомств, полученных в условиях избытка влаги, – 10,8 г/м² (3,0%).

Корреляционный анализ выявил среднюю положительную связь между показателями h_r в F_1 и S в последующих поколениях по признакам «масса 1000 зерен» ($r = 0,18...0,63$) и «число зерен с колоса» ($r = 0,35...0,37$). Между уровнем гетерозиса и эффективностью отборов корреляция практически отсутствовала ($r = -0,12...0,27$). Сходимость параметров S и R была выше по числу зерен с колоса ($r = 0,33...0,50$), чем по массе 1000 зерен ($r = -0,13...-0,30$), т.е. результат в данном случае был обусловлен отбором наиболее озерненных, нежели крупнозерновых генотипов. Коэффициент корреляции между значением h_r и абсолютными значениями признаков в поколениях F_2 - F_4 варьировал в пределах $r = 0,35...0,68$ (достоверные значения на 5% уровне $r = 0,75$; $n = 7$).

Выводы. Показатель числа зерен в колосе в более сильной степени подвержен влиянию условий среды, чем масса 1000 зерен, на что указывает результат двухфакторного опыта и значения коэффициентов наследуемости в широком смысле. Эффекты ВГС обуславливают смену рангов генотипов по хозяйственно ценным признакам, что важно учитывать при оценке перспективных номеров в ряду поколений. Рекомендуются проводить неоднократные отборы из гибридных популяций, ориентируясь на уровень селекционного дифференциала

тех признаков, которые были лимитированы стрессовыми условиями. Эффективность отборов зависит не только от компонентов скрещивания, но и от условий вегетации.

В практической селекции информация о том, насколько уровень гетерозиса у гибридов F_1 согласуется с величиной признаков в последующих поколениях, позволит оптимизировать работу путем отбора лучших комбинаций скрещивания. Широко используемый параметр «степень фенотипического доминирования» в средней степени коррелирует с величиной селекционного дифференциала и значениями признаков в ряду поколений.

К источникам высокой урожайности можно отнести сорта Башкирская 28, Новосибирская 44; числа зерен в колосе – Линия 3672h, Nandu, Баганская 95; массы 1000 зерен – Hoffman, Новосибирская 44. Из изученных гибридов по селекционно-генетическим характеристикам выделялись комбинации Баганская 95 х Новосибирская 44, Баганская 95 х Актюбе 3 (положительное сверхдоминирование в первом поколении); Баганская 95 х Новосибирская 44 и Актюбе 3 х Линия 3672h (высокая результативность отборов). По средним многолетним значениям признаков выделялись комбинации Баганская 95 х Актюбе 3, Nandu х Линия 3672h (число зерен с колоса); Баганская 95 х Новосибирская 44, Hoffman х Лубнинка (масса 1000 зерен); Новосибирская 44 х Актюбе 92, Башкирская 28 х Актюбе 92 (урожайность).

Список литературы

1. Кильчевский А.В. Генетико-экологические основы селекции растений. Информационный вестник ВОГИС. 2005;9(4):518-526. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=9127861>
2. Драгавцев В.А. Уроки эволюции генетики растений. Биосфера. 2012;4(3):251-262. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17954320>
3. Костылев П.И., Некрасова О.А. Изучение типов наследования ряда признаков мягкой озимой пшеницы и ее комбинационной способности. Зерновое хозяйство России. 2015;(6):10-15. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=25311180>
4. Минькач Т.В., Селихова О.А. Генетический сдвиг при отборе гибридных потомств сои по хозяйственно-ценным признакам. Российская сельскохозяйственная наука. 2016;(2-3):18-20. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=25717606>
5. Малецкий С.И. Семантическая структура понятий «наследственность» и «эволюция». Информационный вестник ВОГИС. 2009;13(4):820-852. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16691061>
6. Инге-Вечтомов С.Г. Что мы знаем об изменчивости? Экологическая генетика. 2010;8(4):4-9. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=15554492>
7. Пискарев В.В., Панькин А.И., Капко Т.Н. Изменчивость, наследование и генетический контроль продуктивности колоса сортов яровой мягкой пшеницы. Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2011;(11-12):40-47. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17110102>
8. Никитина В.И. Изменчивость и наследование массы зерна с колоса у мягкой яровой пшеницы в условиях лесостепи Восточной Сибири. Вестник КрасГАУ. 2006;(11):53-59. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=12991766>
9. Börner A., Schumann E., Fürste A., Göster H., Leithold B., Röder M.S., Weber W.E. Marring of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 2002;105:921-936. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-002-0994-1>

10. Chesnokov Yu. V., Mirskaya G.V., Kanash E.V., Kocherina N.V., Lohwasser U., Börner A. QTL marring of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under controlled conditions of an agroecobiological testing ground. Russian Journal of Plant Physiology. 2017;64 (1):55-68. <https://doi.org/10.1134/S1021443716060029>
11. Драгавцев В.А., Малецкий С.И. Пути «гены-признаки» неисповедимы. Бюллетень науки и практики. 2016;(6):12-24. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26191408>
12. Дзюба В. А., Есаулова Л. В., Чухирь И. Н., Лапина Е. Н. К методике проведения гибридологического анализа гибридов зерновых культур. Зерновое хозяйство России. 2012;(3(21)):8–13. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17794893>
13. Баталова Г.А., Русакова И.И., Кочерина Н.В., Ловассер У., Бёрнер А., Чесноков Ю.В. Оценка линий ITMI и картирование QTL у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях Северо-Востока Российской Федерации. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2016. 52 с. Режим доступа: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008757139>
14. Пискарев В.В., Тимофеев А.А., Бойко Н.И. Крупность зерна пшеницы мягкой яровой: особенности формирования и генетический контроль в условиях Западной Сибири. Достижения науки и техники АПК. 2017;31(9):16-21. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=30462590>
15. Некрасова О.А., Костылев П.И., Некрасов Е.И. Изучение типов наследования массы 1000 зерен у гибридов F₂ озимой пшеницы. Зерновое хозяйство России. 2017;(1):20-23. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=28825289>
16. Röder M.S., Huang X.Q., Börner A. Fine mapping of the region on wheat chromosome 7D controlling grain weight. *Funct. Integr. Genomics*. 2008;(8):79-86. URL: <http://www.biomedsearch.com/nih/Fine-mapping-region-wheat-chromosome/17554574.html>
17. Осипова Л.В., Ниловская Н.Т. Формирование зачаточного колоса и продуктивность сортов яровой пшеницы в условиях нарастающей почвенной засухи. Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2012;(5):14-15. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17898534>
18. Донцова А.А. Типы наследования признака «количество зерен в колосе» гибридами F₁ и F₂ ярового ячменя в условиях Ростовской области. Достижения науки и техники АПК. 2014;28(11):34-36. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22747750>
19. Гончарова Ю.К. Метод закрепления гетерозисного эффекта – реализация на растениях (к столетию со дня рождения В.А. Струнникова). Онтогенез. 2014;45(6):442-446. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?doi=10.7868/S0475145014060044>
20. Xiao J.H., Li J.M., Yuan L.P., Tanksley S.D. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QT. *Genetics*. 1995;140:745-754. URL: <http://www.biomedsearch.com/nih/Dominance-major-genetic-basis-heterosis/7498751.html>
21. Yu S.B., Li J.X., Xu C. G., Tan Y.F., Gao Y.J., Li X.H., Zhang Q., Saghai Maroof M.A. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1997;94:9226-9231. URL: <http://www.biomedsearch.com/nih/Importance-epistasis-as-genetic-basis/11038567.html>

References

1. Kil'chevskiy A.V. *Genetiko-ekologicheskie osnovy selektsii rasteniy*. [Genetic and ecological bases of plant breeding]. *Informatsionnyy vestnik VOGIS*. 2005;9(4):518-526. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=9127861>
2. Dragavtsev V.A. *Uroki evolyutsii genetiki rasteniy*. [The results of the evolution of plant genetics]. *Biosfera*. 2012;4(3):251-262. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17954320>
3. Kostylev P.I., Nekrasova O.A. *Izuchenie tipov nasledovaniya ryada priznakov myagkoy ozimoy pshenitsy i ee kombinatsionnoy sposobnosti*. [The study of the types of inheritance of some traits of winter soft wheat and its combination ability]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2015;(6):10-15. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=25311180>
4. Min'kach T.V., Selikhova O.A. *Geneticheskiy sdvig pri otbore gibridnykh potomstv soi po khozyaystvenno-tsennym priznakam*. [Genetic shift in selection of hybrid offspring of soybeans according to economically valuable traits]. *Rossiyskaya sel'skokhozyaystvennaya nauka = Russian Agricultural Sciences*. 2016;(2-3):18-20. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=25717606>
5. Maletskiy S.I. *Semanticheskaya struktura ponyatiy «nasledstvennost'» i «evolyutsiya»*. [Semantic structure of the terms «heredity» and «evolution»]. *Informatsionnyy vestnik VOGIS*. 2009;13(4):820-852. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16691061>
6. Inge-Vechtomov S.G. *Chto my znaem ob izmenchivosti?* [What do we know about variability?]. *Ekologicheskaya genetika = Ecological genetics*. 2010;8(4):4-9. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=15554492>
7. Piskarev V.V., Pan'kin A.I., Kapko T.N. *Izmenchivost', nasledovanie i geneticheskiy kontrol' produktivnosti kolosa sortov yarovoy myagkoy pshenitsy*. [Variability, inheritance and genetic control of ear productivity in spring soft wheat cultivars]. *Sibirskiy vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*. 2011;(11-12):40-47. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17110102>
8. Nikitina V.I. *Izmenchivost' i nasledovanie massy zerna s kolosa u myagkoy yarovoy pshenitsy v usloviyakh lesostepi Vostochnoy Sibiri*. [Variability and inheritance of grain mass per ear of soft spring wheat under conditions

of the forest-steppe of Eastern Siberia]. *Vestnik KrasGAU* = The Bulletin of KrasGAU. 2006;(11):53-59. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=12991766>

9. Börner A., Schumann E., Fürste A., Göster H., Leithold B., Röder M.S., Weber W.E. Marring of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2002;105:921-936. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-002-0994-1>

10. Chesnokov Yu. V., Mirskaya G.V., Kanash E.V., Kocherina N.V., Lohwasser U., Börner A. QTL marring of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under controlled conditions of an agroecobiological testing ground. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2017;64 (1):55-68. <https://doi.org/10.1134/S1021443716060029>

11. Dragavtsev V.A., Maletskiy S.I. *Puti «geny-priznaki» neispovedimy.* [The relation between genes and traits is inscrutable]. *Byulleten' nauki i praktiki* = Bulletin of Science and Practice. 2016;(6):12-24. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26191408>

12. Dzyuba V.A., Esaulova L.V., Chukhir' I.N., Lapina E.N. *K metodike provedeniya gibrnologicheskogo analiza gibrinov zernovykh kul'tur.* [On the technology of carrying out hybridological analysis of grain crops]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* = Grain Economy of Russia. 2012;(3(21)):8-13. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17794893>

13. Batalova G.A., Rusakova I.I., Kocherina N.V., Lovasser U., Berner A., Chesnokov Yu.V. *Otsenka liniy ITMI i kartirovanie QTL u yarovoy myagkoy pshenitsy (Triticum aestivum L.) v usloviyakh Severo-Vostoka Rossiyskoy Federatsii.* [Evaluation of ITMI and QTL mapping in spring soft wheat (*Triticum aestivum* L.) in conditions of the North-East of the European part of Russian Federation]. Kirov: *NIISKh Severo-Vostoka*, 2016. 52 p. URL: <https://search.rsl.ru/record/01008757139>

14. Piskarev V.V., Timofeev A.A., Boyko N.I. *Krupnost' zerna pshenitsy myagkoy yarovoy: osobennosti formirovaniya i geneticheskii kontrol' v usloviyakh Zapadnoy Sibiri.* [Fineness of soft spring wheat grain: peculiarities of formation and genetic control under conditions of Western Siberia]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AICis.* 2017;31(9):16-21. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=30462590>

15. Nekrasova O.A., Kostylev P.I., Nekrasov E.I. *Izuchenie tipov nasledovaniya massy 1000 zeren u gibrinov F2 ozimoy pshenitsy.* [The study of the modes of inheritance of the "1000 grain mass" trait in the hybrids F₂ of winter wheat]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* = Grain Economy of Russia. 2017;(1):20-23. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=28825289>

16. Röder M.S., Huang X.Q., Börner A. Fine mapping of the region on wheat chromosome 7D controlling grain weight. *Funct. Integr. Genomics.* 2008;(8):79-86. URL: <http://www.biomedsearch.com/nih/Fine-mapping-region-wheat-chromosome/17554574.html>

17. Osipova L.V., Nilovskaya N.T. *Formirovanie zachatochnogo kolosa i produktivnost' sortov yarovoy pshenitsy v usloviyakh narastayushchey pochvennoy zasukhi.* [Influence of an increasing soil drought on a rudimentary ear and productivity of wheat varieties]. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk* = Reports of the Russian Academy of agricultural sciences. 2012;(5):14-15. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17898534>

18. Dontsova A.A. *Tipy nasledovaniya priznaka «kolichestvo zeren v kolose» gibrinami F1 i F2 yarovogo yachmenya v usloviyakh Rostovskoy oblasti.* [Types of inheritance of the «number of grains per ear» trait in spring barley hybrids F₁ and F₂ in conditions of Rostov region]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AICis.* 2014;28(11):34-36. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22747750>

19. Goncharova Yu.K. *Metod zakrepleniya geteroziznogo effekta – realizatsiya na rasteniyakh (k stoletiyu so dnya rozhdeniya V.A. Strunnikova).* [Method of fixing the heterotic effect, implementation on plants (devoted to the 100th anniversary of V.A. Strunnikov)]. *Ontogenez.* 2014;45(6):442-446. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?doi=10.7868/S0475145014060044>

20. Xiao J.H., Li J.M., Yuan L.P., Tanksley S.D. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QT. *Genetics.* 1995;140:745-754. URL: <http://www.biomedsearch.com/nih/Dominance-major-genetic-basis-heterosis/7498751.html>

21. Yu S.B., Li J.X., Xu C. G., Tan Y.F., Gao Y.J., Li X.H., Zhang Q., Saghai Maroof M.A. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1997;94:9226-9231. URL: <http://www.biomedsearch.com/nih/Importance-epistasis-as-genetic-basis/11038567.html>

Сведения об авторе:

✉ **Волкова Людмила Владиславовна**, кандидат биол. наук, зав. лабораторией ФГБНУ "Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого", ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0837-8425>.

Information about the authors:

✉ **Lyudmila V. Volkova**, PhD in Biology, head of the laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V.Rudnitsky, Lenina str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0837-8425>.

✉ - Для контактов / Corresponding autor