

Растениеводство, защита и биотехнология растений

УДК 633.14:575.222.6

DOI: 10.31857/S2500262723040014, EDN: JWQQLX

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКА МАССА 1000 ЗЕРЕН У МЕЖЛИНЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ОЗИМОЙ РЖИ (*Secale cereale* L.)**А.А. Гончаренко**, академик РАН, **А.В. Макаров**, доктор сельскохозяйственных наук, **Т.В. Семенова**, **В. Н. Точилин**, **Н.А. Ключко**, **М.С. Гончаренко**, кандидаты сельскохозяйственных наук, **П.А. Плотников***Федеральный исследовательский центр «Немчиновка»,
143026, Московская обл., пос. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6
E-mail: goncharenko05@mail.ru*

Исследования проводили с целью количественной оценки вклада аддитивной, доминантной и эпистатической дисперсий в общую генетическую вариацию признака массы 1000 зерен для повышения эффективности селекции гетерозисных гибридов озимой ржи. опыты выполняли в Московской области. Исходным материалом послужили 10 мужски стерильных гомозиготных линий, несущих цитоплазму типа Пампа. Их скрещивали с двумя мужски фертильными линиями-тестерами mf H-842 и mf H-1247. Тестовые скрещивания провели в 2019 г. на двух изолированных участках по схеме топкросса. Полученные гибриды и их родительские формы испытывали в 2020–2021 гг. на делянках 8 м² в двухкратной повторности. Тест на эпистаз и разложение генетической вариации на аддитивную и доминантную компоненты осуществляли по методу Jinks J., et al. (1969). Основную роль в детерминации признака крупнозерности играет аддитивное взаимодействие генов, а также неполное доминирование. Отмечено устойчивое соотношение этих взаимодействий по годам: доля аддитивных эффектов варьировала на уровне 83,9...84,7%, доминантных – 15,3...16,1%. Степень доминирования $\sqrt{H1/D}$ была меньше единицы и также слабо варьировала по годам. То есть доминантные аллели, влияющие на крупнозерность, не полностью подавляют действие рецессивных. По этой причине простые межлинейные гибриды наследуют промежуточный фенотип. Наиболее крупнозерные гибриды (с массой 1000 зерен 29,3...30,7 г) отмечены при скрещивании крупнозерных линий ms H-1054, ms H-649 и ms H-1090 с крупнозерным тестером mf H-1247. При синтезе коммерческих гибридов ржи необходимо стремиться к тому, чтобы все родительские формы были крупнозерными. Для создания таких линий целесообразно использовать методы рекуррентного отбора, а также конвергентную и кумулятивную селекцию.

GENETIC ANALYSIS OF THE 1000 GRAIN WEIGHT TRAIT IN INTERLINEAR HYBRIDS OF WINTER RYE (*Secale cereale* L.)**A.A. Goncharenko**, **A.V. Makarov**, **T.V. Semenova**, **V.N. Tochilin**, **N.A. Clochko**, **M.S. Goncharenko**, **P.A. Plotnikov***Federal Research Center «Nemchinovka»,
143026, Moskovskaya obl., pos. Novoivanovskoe, ul. Agrokhimikov, 6
E-mail: goncharenko05@mail.ru*

The aim of the study is to quantify the contribution of additive, dominant and epistatic dispersions to the overall genetic variation of the 1000 grain weight trait to increase the efficiency of breeding heterotic hybrids of winter rye. The experiments were carried out at the experimental base of the Federal Research Center «Nemchinovka» (Moscow region). The starting material was 10 male sterile homozygous inbred lines carrying the Pamp-type cytoplasm. These lines were crossed with two male fertile test lines: mf H-842 and mf H-1247. Test crosses were carried out in 2019 on two isolated plots according to the topcross scheme. The resulting hybrids and their parent forms were tested in 2020 and 2021 on plots of 8 m² in two-fold repetition. The test for epistasis and decomposition of the genetic variance into additive and dominant components was carried out by the method of Jinks J., Perkins L.M., Brees E.L. (1969). The data show that the additive interaction of genes, as well as incomplete dominance, plays the main role in determining the trait of granularity. A stable ratio of these interactions was established over the years: the proportion of additive effects varied at the level of 83.9-84.7%, and the proportion of dominant effects at the level of 15.3-16.1%. The indicator of the degree of dominance $\sqrt{H1/D}$ was less than one and varied slightly over the years. It follows from this that dominant alleles affecting gross grain do not completely suppress the effect of their recessive alleles. For this reason, simple interlinear hybrids inherit an intermediate phenotype compared to the parent forms. The most coarse-grained hybrids were obtained by crossing lines ms H-1054, ms H-649 and ms H-1090 with the coarsegrained tester mf H-1247. It is concluded that, in the synthesis of commercial rye hybrids, it is necessary to strive to ensure that all parent forms are gross-grained. To obtain such lines it is advisable to use methods of recurrent selection as well as convergent and cumulative breeding.

Ключевые слова: озимая рожь (*Secale cereale* L.), масса 1000 зерен, гомозиготная линия, тестер, гибрид, эпистаз, доминирование, аддитивное взаимодействие генов.

Key words: winter rye (*Secale cereale* L.), 1000 grain weight, homozygous line, tester, hybrid, epistasis, dominance, additive gene interaction.

Озимую рожь считают относительно мелкозерной культурой среди зерновых колосовых. И это несмотря на длительную народную селекцию, в процессе которой признак крупнозерности служил главным критерием отбора при улучшении местных сортов ржи. Это можно объяснить происхождением культуры. Изучая генезис культурной ржи, Н. И. Вавилов установил, что основным

исходным материалом для образования сорнополевого ржи, из которой затем произошли местные сорта, послужили дикие мелкозерные виды [1]. Однако многие исследователи связывают слабый селекционный прогресс в улучшении этого признака с трудностью его изучения на основе гибридологического анализа с использованием инбредных линий [2, 3, 4]. Это обусловлено аллогамно-

стью вида *Secale cereale*, строгой самонесовместимостью и гетерогенностью сортов-популяций, а также трудностью создания гомозиготных линий, необходимых для синтеза межлинейных гибридов. Такие сложности возрастают, если изучаемый признак детерминируют многие гены, вклад каждого из которых невелик, а суммарный эффект в значительной степени модифицируется условиями внешней среды [5]. В совокупности это послужило причиной того, что информация о генетическом контроле признака масса 1000 зерен у ржи в литературе весьма ограничена.

Между тем рассматриваемый признак вносит существенный вклад в формирование урожая, характеризуется большим размахом фенотипического варьирования и высокой степенью наследуемости ($H^2 = 0,55...0,82$) [6]. Это делает его важным фактором в селекционном процессе. Известно, что при межлинейных скрещиваниях гибриды озимой ржи проявляют высокий эффект гетерозиса [7]. Рост урожайности происходит благодаря увеличению массы зерна с колоса и массы 1000 шт. У ржи варiances общей комбинационной способности по большинству признаков преобладает над варiances специфической комбинационной способности, за исключением урожайности и массы 1000 зерен [8, 9]. Поэтому в ее гетерозисной селекции признак крупнозерности должен постоянно находиться в поле зрения селекционера, чтобы не допустить изменений в нежелательном направлении. Причина в том, что при инцухте растения подвергаются сильной инбредной депрессии [10], в результате которой масса 1000 зерен неуклонно снижается.

Генетическая варiances признака – часть его общей фенотипической варiances, которая обусловлена влиянием генетических факторов. К основными ее составляемым относят аддитивную дисперсию, дисперсию доминирования и эпистаз. При выборе методов селекции весьма важно знать, какая из них преобладает [11]. Если основная часть варiances обусловлена неаддитивным действием генов, например, сверхдоминированием или эпистазом, необходимо снизить интенсивность отбора, чтобы не сузить популяцию и не ухудшить ее генетические свойства. В случае массового отбора его эффективность будет зависеть от доли аддитивной генетической варiances. При гетерозисной селекции особый интерес представляет варiances доминирования. Эта компонента вытекает из разницы между гетерозиготой и средним значением двух гомозигот – чем она больше, тем выше эффект гетерозиса у гибрида F_1 [12].

Однозначного мнения насчет соотношения этих компонент у исследователей нет. Польские ученые, исследуя генотипическую варiances массы 1000 зерен у сортов ржи Даньковске злоте, Карстен и Кустро, выявили большую разницу в коэффициентах наследуемости и пришли к заключению о преобладании эффектов доминантного действия генов над аддитивным [13]. Наследование массы 1000 зерен у короткостебельных линейно-штаммовых гибридов на стерильной основе шло по типу сверхдоминирования [14]. Изучая инцухт-депрессию у ржи, исследователи выявили широкий диапазон изменчивости этого признака и пришли к выводу, что его генетическое улучшение на гибридном уровне более перспективно, чем на популяционном [15].

В то же время имеются сведения о том, что аддитивный генетический компонент имеет важное значение в детерминации признака крупности зерна. При изучении структуры гетерозиса у межлинейных гибридов ржи было показано, что гетерозис по массе 1000 зерен проявлялся в 2 раза слабее, чем по массе зерна с колоса [16]. По результатам наших исследований, при сравнительной

оценке инбредных линий ржи в системе диаллельных скрещиваний, в генетическом контроле признака масса 1000 зерен большую роль играла аддитивная варiances, а степень доминирования была неполной [17]. В этих опытах средняя величина гипотетического гетерозиса по массе 1000 зерен составила 31,4%, а доля вклада общей комбинационной способности в генотипическую варiances 60,6%.

Таким образом, детерминацию признака массы 1000 зерен у ржи контролируют различные типы взаимодействия генов, что, по-видимому, обусловлено генетическими различиями исходного материала, взятого для изучения. За последние годы в Федеральном исследовательском центре «Немчиновка» в рамках гибридной селекции ржи созданы новые гомозиготные линии со стерильной цитоплазмой типа Пампа, в связи с чем возникла необходимость изучить структуру генетической дисперсии этого признака и определить основные ее компоненты.

Цель исследования – количественная оценка вклада аддитивной, доминантной и эпистатической дисперсий в общую генетическую варiances признака массы 1000 зерен для повышения эффективности селекции гетерозисных гибридов озимой ржи.

Методика. Эксперименты выполняли в 2019–2021 гг. на базе Федерального исследовательского центра «Немчиновка» (Московская обл.). Почва опытного участка – дерново-подзолистая, среднесуглинистая. Пахотный слой в годы исследований характеризовался высокой обеспеченностью подвижным фосфором и повышенной калием. Содержание гумуса в слое 0...20 см (по Тюрину) варьировало в диапазоне 1,4...2,1%, что характерно для средней окультуренности, $pH_{\text{ксл}}$ изменялась в пределах 5,2...6,7 ед., $N_{\text{г}} - 0,94...3,50 \text{ мг/100 г}$. Доза азота при предпосевном внесении во все годы составляла 50 кг/га.

Самоопыленные линии создавали методом многократного инцухта растений из гибридных популяций от скрещивания различных сортов ржи с донорами самофертильности; мужски стерильные аналоги инбредных линий – методом насыщающих скрещиваний; простые межлинейные гибриды – путем скрещивания стерильных линий с фертильными. В качестве материнских родителей использовали 10 мужски стерильных линий, относящихся к немчиновскому генопулу: ms H-577, ms H-649, ms H-700, ms H-732, ms H-451, ms H-1054, ms H-1058, ms H-1078, ms H-1090, ms H-1185. За годы исследований они значительно различались по крупности зерна – наиболее мелкозерной была линия ms H-451 (24,4 г), а самой крупнозерной – линия ms H-1054 (28,3 г). В качестве отцовской формы были взяты мужски фертильные линии mf H-842 и mf H-1247, которые относятся соответственно к немчиновскому и саратовскому генопулам и служат закрепителями стерильности. По массе 1000 зерен они также существенно различались между собой: по средним многолетним данным линия mf H-842 была более мелкозерной (23,5 г), чем mf H-1247 (27,5 г).

Тестовые скрещивания провели в 2019 г. на изолированных участках по схеме топкросса. Каждую материнскую линию высевали на делянке 5 м². В результате получили 20 межлинейных гибридов F_1 , полевые испытания которых вместе с родительскими формами проводили в 2020–2021 гг. на делянках площадью 8,0 м² в 2-х кратной повторности при норме высева 500 семян на 1 м².

Метеоусловия в годы испытаний сильно различались. В 2020 г. обильные осадки в июне и июле (выпало 274,6 мм при норме 161,7 мм) вызвали раннее и сильное полегание растений, что послужило причиной фор-

Табл. 1. Масса 1000 зерен у межлинейных гибридов F_1 и их материнских форм, г

Материнская линия	Гибрид F_1			Материнская линия
	тестер-опылитель mf H-842	тестер-опылитель mf H-1247	среднее по двум тестерам	
2020 г.				
ms H-577	24,0	24,6	24,3	22,5
ms H-649	24,5	24,8	24,6	23,2
ms H-700	23,0	23,4	23,2	22,9
ms H-732	22,8	23,0	22,9	22,9
ms H-451	23,0	24,0	23,5	21,5
ms H-1054	23,8	23,4	23,6	22,4
ms H-1058	23,0	22,8	22,9	21,4
ms H-1078	22,2	21,8	22,0	20,0
ms H-1090	23,6	24,8	24,2	22,8
ms H-1185	20,4	23,4	21,9	21,8
Среднее	23,0	23,6	23,3	22,2
НСР ₀₅	1,8			
2021 г.				
ms H-577	33,0	35,4	34,2	30,1
ms H-649	34,7	35,6	35,2	32,5
ms H-700	35,1	35,0	35,0	32,9
ms H-732	35,3	35,0	35,2	32,2
ms H-451	30,8	32,4	31,6	27,3
ms H-1054	35,1	35,2	35,2	33,4
ms H-1058	33,2	34,6	33,9	32,2
ms H-1078	33,4	33,4	33,4	30,1
ms H-1090	35,9	36,5	36,2	32,4
ms H-1185	34,0	35,0	34,5	31,1
Среднее	34,0	34,8	34,4	31,4
НСР ₀₅	1,5			
Среднее за 2020–2021 гг.				
ms H-577	28,5	30,0	29,3	26,3
ms H-649	29,6	30,2	29,9	27,9
ms H-700	29,0	29,2	29,1	27,7
ms H-732	29,0	29,0	29,0	27,6
ms H-451	26,9	28,2	27,6	24,4
ms H-1054	29,5	29,3	29,4	28,3
ms H-1058	28,1	28,3	28,4	26,8
ms H-1078	27,8	27,6	27,7	25,0
ms H-1090	29,8	30,7	30,2	27,6
ms H-1185	27,2	29,2	28,2	26,5
Среднее	28,5±0,3	29,2±0,3	28,9±0,3	26,8±0,4

мирования очень низкой массы 1000 зерен. У мужских стерильных линий средняя величина этого показателя составила 22,2 г, у межлинейных гибридов – 23,3 г. В 2021 г. преобладала сухая и жаркая погода, осадков выпало 86,7% от многолетней нормы, растения не полегли и сформировали относительно крупное зерно: у мужских стерильных линий средняя масса 1000 зерен составила – 31,4 г, у межлинейных гибридов – 34,4 г.

Экспериментальные делянки убирали в фазе полной спелости и определяли массу 1000 зерен в пересчете на 14%-ную влажность. Среднюю пробу отбирали с каждой делянки.

Достоверность различий между вариантами оценивали методом дисперсионного анализа при уровне вероятности $P=0,95$. Проверку на наличие эпистаза и разложение генетической вариации на аддитивную и доминантную компоненты осуществляли по методу J. Jinks, L. M. Perkins, E. L. Brees [18] в интерпретации М. А. Федина, Д. Я. Силис и В. А. Драгавцева [19]. Экспериментальные данные подвергали дисперсионному анализу, который состоял из двух этапов – испытание на наличие эпистаза, а при его отсутствии на аддитивную и доминантную компоненты.

Результаты и обсуждение. Из-за сильного полегания растений в 2020 г. масса 1000 зерен у материнских линий была ниже, чем в 2021 г., на 9,2 г, у гибридов F_1 – на 11,1 г (табл. 1). Среднее превосходство гибридов F_1 над самоопыленными линиями по величине этого показателя в 2020 г. составило 5,0%, в 2021 г. – 9,5%. Важно отметить, что почти все гибриды F_1 с участием

тестера mf H-1247 продемонстрировали большее увеличение крупнозерности, по сравнению с генотипами, где тестером была мелкозерная линия mf H-842 (на 0,6 г в 2020 г. и на 0,8 г в 2021 г.). Лучшими по массе 1000 зерен за годы испытаний были гибриды F_1 , созданные с участием стерильных линий ms H-649, ms H-1090 и ms H-1054, сравнительно мелкозерными – при скрещивании обоих тестеров с линиями ms H-451 и ms H-1078.

За годы исследований эпистатические эффекты генов на 5%-ном уровне значимости выявить не удалось (табл. 2). На это указывают относительно низкие значения критерия $F_{факт.}$, по сравнению со стандартным $F_{табл.}$ (в 2020 г. $F_{факт.} = 2,3 < F_{табл.} = 3,2$; в 2021 г. $F_{факт.} = 2,2 < F_{табл.} = 3,2$). Следовательно, у изучаемых гибридов в генетической вариации признака масса 1000 зерен эпистатическая компонента достоверно не проявилась. Об отсутствии эпистатического действия генов по этому признаку сообщают и другие авторы [20].

Табл. 2. Тест на эпистатическое взаимодействие генов у межлинейных гибридов ржи по признаку масса 1000 зерен

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{факт.}$	$F_{05 табл.}$
2020 г.					
Общая	47,0	19			
Повторности	1,9	1	1,9		
Линии	31,6	9	3,5	2,3	3,2
Ошибка	13,5	9	1,5		
2021 г.					
Общая	38,4	19			
Повторности	0,2	1	0,2		
Линии	26,1	9	2,9	2,2	3,2
Ошибка	12,1	9	1,3		

Отсутствие такого типа взаимодействия служит важным основанием для проведения дальнейшего анализа с целью выявления аддитивного взаимодействия и доминирования генов. Если эпистаз присутствует, то дальнейший анализ усложняется, так как этот феномен может существенно влиять на степень наследования признака, вызывая его усиление или ослабление [13].

Тест на аддитивное взаимодействие генов выявил достоверную значимость этого компонента (табл. 3): в 2020 г. $F_{факт.} = 3,9 > F_{табл.} = 3,2$; в 2021 г. $F_{факт.} = 7,9 > F_{табл.} = 3,2$. Это подтверждает более ранее наше заключение о том, что аддитивное взаимодействие генов – важный компонент генетической вариации [17]. Оно вносит основной вклад в генотипическую дисперсию многих признаков и служит главной причиной сходства между родственными генотипами.

Однако чисто аддитивный характер взаимодействия генов встречается сравнительно редко, чаще всего картина наследования более сложна и причиной тому могут быть эффекты доминирования. Результаты нашего теста свидетельствуют, что этот компонент вариации достоверно влиял на изменчивость признака массы

Табл. 3. Тест на аддитивное взаимодействие генов у межлинейных гибридов ржи по признаку масса 1000 зерен

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{факт.}$	$F_{05 табл.}$
2020 г.					
Общая	72,4	19			
Повторности	1,4	1	1,4		
Линии	56,4	9	6,3	3,9	3,2
Ошибка	14,6	9	1,6		
2021 г.					
Общая	124,4	19			
Повторности	0,7	1	0,7		
Линии	106,9	9	11,9	7,9	3,2
Ошибка	13,8	9	1,5		

1000 зерен во все годы исследований: в 2020 г. $F_{факт.} = 5,9 > F_{табл.} = 3,2$; в 2021 г. $F_{факт.} = 5,3 > F_{табл.} = 3,2$ (табл. 4). Важно отметить, что наличие доминирования в локусах, детерминирующих крупнозерность, вполне ожидаемо и подтверждается проявлением инбредной депрессии по этому признаку у самоопыленных линий ржи [15].

Табл. 4. Тест на доминирование аллельных генов у межлинейных гибридов ржи по признаку масса 1000 зерен

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{факт.}$	$F_{05 табл.}$
2020 г.					
Общая	21,6	19			
Повторности	1,6	1	1,6		
Линии	17,1	9	1,9	5,9	3,2
Ошибка	2,9	9	0,3		
2021 г.					
Общая	28,2	19			
Повторности	0,3	1	0,3		
Линии	23,4	9	2,6	5,3	3,2
Ошибка	4,6	9	0,5		

Подтверждением изложенного может служить сравнительная оценка линий и гибридов по средним данным за годы испытания (см. табл. 1). Наиболее крупнозерные гибриды были получены при скрещивании крупнозерных линий ms Н-1054, ms Н-649 и ms Н-1090 с крупнозерным тестером mf Н-1247, а самые мелкозерные – при сочетании мелкозерных линий ms Н-451 и ms Н-1078 с мелкозерным тестером mf Н-842.

Однако следует учитывать, что долевое соотношение эффектов аддитивных и доминантных генов значимо варьирует в зависимости от метеоусловий года [20]. С целью выяснения стабильности этого соотношения были рассчитаны генетические параметры D и $H1$, отражающие вклад соответственно аддитивных и доминантных эффектов генов. В 2020 г. они находились на уровне соответственно 5,40 и 1,04, в 2022 г. – 11,35 и 2,05. Обращает на себя внимание их устойчивое соотношение по годам – доля аддитивных эффектов варьировала на уровне 83,9...84,7%, доминантных – 15,3...16,1%. Следовательно, в детерминации признака масса 1000 зерен преобладающую роль играет аддитивное взаимодействие генов. Однако и доля аллельного доминирования была существенной. На степень его проявления указывает соотношение $H1/D$, величина которого в наших опытах была меньше единицы и очень мало изменялась по годам: в 2020 г. – 0,19, в 2022 г. – 0,18. При этом степень доминирования (показатель $\sqrt{H1/D}$) была неполной и также практически не изменялась по годам: в 2020 г. – 0,44, а в 2021 г. – 0,43. Это указывает на устойчивое проявление неполного доминирования признака, то есть доминантная аллель, детерминирующая крупнозерность, не полностью подавляет действие рецессивного аллеля, в результате чего гетерозиготные растения гибрида F_1 формируют промежуточный генотип по массе 1000 зерен.

Выводы. Экспериментально доказано отсутствие неаллельного взаимодействия генов в генетической детерминации признака масса 1000 зерен у межлинейных гибридов озимой ржи. В его наследственную вариацию определяющий вклад вносят аддитивные и частично доминантные эффекты генов. Особенность состояла в том, что степень доминирования была неполной и слабо варьировала по годам. Однако соотношение генетических параметров D и $H1$, измеряющих вклад соответственно аддитивных и доминантных эффектов генов, было относительно устойчивым по годам и варьировало на уровне 83,9...84,7% для параметра D и 15,3...16,1% для параметра $H1$. Из этого следует, что в гетерозисной селекции

озимой ржи первостепенную важность приобретает поиск инбредных линий с высокой общей и специфической комбинационной способностью и выявление таких комбинаторных пар, которые проявляют высокий эффект гетерозиса по массе 1000 зерен. Важно также стремиться к тому, чтобы все родительские формы синтезируемых гибридов были крупнозерными.

В наших опытах наиболее крупнозерные гибриды (на уровне 29,3...30,7 г) были созданы при скрещивании относительно крупнозерных линий ms Н-1054, ms Н-649 и ms Н-1090 с крупнозерным тестером mf Н-1247. В практической селекции для получения таких линий целесообразно использовать методы рекуррентного отбора, а также конвергентные и кумулятивные схемы скрещиваний.

Литература.

1. Вавилов Н.И. О происхождении культурной ржи // Труды Бюро по прикладной ботанике. 1917. № 7/10. С. 561–590.
2. Гончаренко А. А. Актуальные вопросы селекции озимой ржи. М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2014. 369 с.
3. Пономарева М. Л., Пономарев С. Н. Научные основы селекции озимой ржи. Казань: Изд-во ФЭН, 2019. 351 с.
4. Урбан Э. П., Гордей С. И. Селекция и проблемы возделывания гетерозисных гибридов F_1 озимой ржи в Республике Беларусь // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. аграр. навук. 2018. Т. 56. № 4. С. 448–455. doi: 10.29235/1817-7204-2018-56-4-448-455.
5. Becker H. Pflanzenzüchtung, 2 überarbeitete Auflage. Stuttgart. Verlag Eugen Ulmer. 2010. 368 p.
6. Кобылянский В. Д. Рожь. Генетические основы селекции. М.: Колос, 1982. 271 с.
7. Miedaner T., Laidig F. Hybrid Breeding in Rye (*Secale cereale* L.) // Advances in Plant Breeding Strategies: Cereals. 2019. Vol. 5. P. 343–372.
8. Селекция инбредных линий озимой ржи на общую и специфическую комбинационную способность и ее связь с селекционными признаками / А. А. Гончаренко, С. А. Ермаков, А. В. Макаров и др. // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. № 1. С. 88–92.
9. Wilde P., Miedaner T. Hybrid Rye Breeding. // In Rabanus-Wallace. M. T. Stein N. The Rye Genome. Compendium of Plant Genomes. Stuttgart: Springer, Cham. 2021. P. 13–41. doi: 10.1007/978-3-030-83383-12.
10. Wolski T. Studies on the inbreeding of rye // Genetica Polonica. 1970. Vol. 11. No. 1. P. 1–26
11. Кедров-Зихман О. О., Шарено Т. И., Белько Н. Б. Оценка наследуемости основных хозяйственных признаков ржи в системе диалельных скрещиваний // Доклады АН БССР. 1985. Т. 29. № 8. С. 750–754.
12. Association between line per se and testcross performance for eight agronomic and quality traits in winter rye / T. Miedaner, D. D. Schwegler, P. Wilde, et al. // Theoretical and Applied Genetics. 2014. Vol. 127. No. 1. P. 33–41.
13. Wegrzyn S., Grochowski L. Zmianosc fenotypowa I genotypowa dla kilku cech w populacjach zyta diploidalnego // Hod. Rosl. aklimat. i nasienn. 1978. Vol. 22. No. 2–3. P. 165–178.
14. Кобылянский В. Д., Лапиков Н. С., Катерова А. Г. Взаимосвязь, изменчивость и наследование селекционных признаков озимой ржи // Труды по прикладной ботанике генетике и селекции. 1975. Т. 55. С. 56–59.
15. Wricke G. Inzuchtdepression und Genwirkung beim Roggen // Theor. and appl. Genet. 1973. Vol. 43. No. 2. P. 83–87.

16. Geiger H. H., Wahle G. *Struktur der Heterosis von complex Merkmalen bei Winterroggen - Einfachhybriden.* // *Z. Pflanzenzuchtung.* 1978. Vol. 80. No. 3. P. 198–210.
17. А. А. Гончаренко, С. В. Крахмалев, С. А. Ермаков и др. *Генетический анализ признаков продуктивности озимой ржи в диаллельных скрещиваниях* // *Вестник Саратовского госагроуниверситета.* 2012. № 10. С. 25–29.
18. Jinks J. L., Perkins J. M., Brees E. L. *A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II. Application to inbred lines* // *Heredity.* 1969. Vol. 24. No. 1. P. 45–57.
19. Федин М. А., Силис Д. Я., Дражавцев В. А. *Двутестерный метод в генетике количественных признаков* // *Сб. Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов.* М.: ВНИИТЭИсельхоз, 1973. С. 97–101.
20. Змієвська Е. А., Егоров Д. К. *Успадкування цінних ознак у гібридів F_1 озимого жита* // *Селекція і насінництво.* Харків. 2015. Вип. 108. С. 92–98.

Поступила в редакцию 27.03.2023
После доработки 29.05.2023
Принята к публикации 11.07.2023