

== СЕЛЕКЦИЯ, СЕМЕНОВОДСТВО И БИОТЕХНОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ ==

УДК 633.16 : 631.523.2

АНАЛИЗ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ СОРТОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ ПО ПРИЗНАКУ «ИНДЕКС УРОЖАЯ»

© 2022 Д.О. Долженко

Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства имени Н.М. Тулайкова – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, Самара, Россия

Статья поступила в редакцию 01.10.2021

В контрастных по гидротермическому режиму условиях лесостепи Среднего Поволжья в системе диаллельных скрещиваний (6×6) изучена комбинационная способность трех показателей Кхоз (индекс урожая) у ячменя: отношение массы зерна с растения к массе растения (КХР), отношение массы зерна с главного побега к массе побега (КХП), отношение массы зерна с колоса к массе главного колоса (КХК). Установлено, что на проявление всех изученных показателей влияли условия года исследований и генотип. Гибридные популяции в среднем имели более высокие значения $K_{\text{хоз}}$ по сравнению с родительскими формами. Все показатели Кхоз наследовались преимущественно по типу гетерозиса и положительного доминирования, а КХК, ещё и по типу промежуточного наследования. Рассчитаны показатели эффектов и варианс общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности. Показано, что в контроле признаков проявлялись как аддитивные, так и неаддитивные эффекты, при этом для КХР и КХП в засушливый год возрасла роль неаддитивных эффектов, а для КХК – аддитивных. Коэффициент наследуемости КХР в широком смысле (H^2) составил 0,70...0,82, в узком смысле (h^2) – 0,47...0,51, КХП – 0,79...0,88 и 0,44...0,57, КХК – 0,88...0,95 и 0,51...0,66 соответственно. Сделан вывод, что данные признаки характеризуются средней степенью наследуемости, селекция на увеличение $K_{\text{хоз}}$ может быть успешной, но отбор следует начинать в более поздних поколениях, в любой по условиям увлажнения год. Эффекты ОКС достоверно коррелировали с выраженнойностью признаков у исходных родителей ($r = 0,75...0,89$ для КХР, 0,90...0,95 для КХП и 0,92...0,98 для КХК); следовательно, подбор пар на увеличение всех показателей можно проводить на основании их значений у родительских сортов. На основании высоких значений ОКС выделены ценные доноры: Нутанс 553 и Анна (все показатели $K_{\text{хоз}}$), Margret (КХР в благоприятных условиях, КХК). Также выделен ряд гибридных комбинаций с высокими значениями СКС, из которых возможен отбор перспективных селекционных линий: Нутанс 553/Margret (по всем показателям $K_{\text{хоз}}$), Condor/Margret (КХР и КХК), Омский голозёрный 1/Лунь (КХП и КХК), а также их реципроки. Выделенные сорта и гибриды рекомендованы для использования в селекционных программах ячменя на урожайность.

Ключевые слова: ячмень (*Hordeum vulgare* L.), диаллельный анализ, $K_{\text{хоз}}$, индекс урожая, комбинационная способность, коэффициент наследуемости.

DOI: 10.37313/2782-6562-2022-1-1-37-45

ВВЕДЕНИЕ

Повышение индекса урожая, или коэффициента хозяйственной эффективности фотосинтеза ($K_{\text{хоз}}$) – один из возможных путей повышения продуктивности новых сортов. Данный показатель у зерновых культур рассчитывается как отношение массы зерна к надземной массе [1–3]. Селекционное значение $K_{\text{хоз}}$ нередко обосновывают его тесной связью с урожайностью зерна при лучшем наследовании [4, 5] и важности в качестве маркера адаптации [6].

Долженко Дмитрий Олегович, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и генетики мягкой пшеницы.
E-mail: ddolzhenko75@yandex.ru

ИСТОРИЯ ВОПРОСА

Ряд зарубежных исследователей отмечает, что прогресс по урожайности сортов ячменя в XX в. достигнут путем увеличения индекса урожая или, во всяком случае, сопряжен с ним. Такие исследования проведены для сортимента Дании и Швеции, созданного за 1890 по 2005 гг. [7], Северной Европы за 1930–1991 гг. [8], и для сортов Восточной Канады периода 1910–1988 гг. [9]. Другие авторы делают вывод, что хотя главные зерновые культуры, похоже, приближаются к верхнему пределу индекса урожая, и будущего прироста урожайности необходимо будет добиваться за счет увеличения биомассы, все равно останется потребность в концепции индекса урожая как инструмента для интерпретации реакции культур на различные условия окружающей среды и изменение климата [10].

Данные по наследуемости признака «индекс урожая» у зерновых культур неоднозначны. Одни исследования подтверждали высокую наследуемость признака [5], в других отмечали большой разрыв между коэффициентами наследуемости в широком и в узком смыслах [11], третьи авторы объясняли получавшиеся высокие показатели наследуемости признака изучением его в максимально благоприятных условиях [10]. Столь же противоречивы литературные данные по эффективности показателя $K_{\text{хоз}}$ как косвенного критерия отбора на урожайность – от высокой [1,4] до полного отсутствия [12]. Такая неоднозначность результатов при использовании косвенных критериев в селекции на урожайность может объясняться генотип-средовым взаимодействием, низкой наследуемостью признаков, полигенным характером наследования и др. [13].

Улучшение такого неоднозначного, но важного количественного признака, как индекс урожая, вполне может быть самостоятельной целью селекции, особенно при создании интенсивных сортов ячменя. Однако для более эффективной работы полезно иметь информацию о закономерностях наследования признака. Поскольку условия внешней среды неизбежно влияют на проявление генетических систем, контролирующих признак, важно проводить селекционно-генетические исследования в регионе, для которого ведется селекция.

Цель данной работы – определение комбинационной способности сортов ярового ячменя по признаку «индекс урожая» и выделение перспективных для селекции доноров данного признака в конкретных почвенно-климатических условиях, на выщелоченном черноземе лесостепи Среднего Поволжья.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2008–2010 гг. в лесостепной зоне Пензенской области. Материал исследований – полный диаллельный комплекс гибридов F_1 и F_2 , полученный от скрещивания шести сортов ячменя, в том числе двух голозёрных: Омский голозёрный 1 (Омская обл.), Condor (Канада), и четырех пленчатых: Нутанс 553 (Саратовская обл.), Анна (Оренбургская обл.), Лунь (Пензенская обл.), Margret (Германия). Скрещивания проводили в 2008 и 2009 годах.

Полевые опыты закладывали в 2009 и 2010 годах по предшественнику чистый пар. Семена высевали на делянках площадью 0,4 м² (гибриды F_1) и 1,0 м² (родительские формы и гибриды F_2), густота стояния растений – 100 растений на 1 м². Схема опыта – два рендомизированных блока. Уборку проводили в фазу восковой спелости вручную с корнями.

Анализ элементов структуры урожая выполняли на 30 растениях с каждого повторения. Кроме обычного показателя $K_{\text{хоз}}$ растения (далее – КХР), рассчитывали также $K_{\text{хоз}}$ главного побега (отношение массы зерна с главного стебля к массе побега, далее – КХП) и $K_{\text{хоз}}$ колоса (КХК, отношение массы зерна с колоса к массе колоса). Все три показателя отражают аттрагирующую способность колоса, а КХК к тому же – процессы микрораспределения ассимилятов между зерном и мякиной.

Данные обрабатывали статистически [14] с применением редактора MS Excel. Степень доминирования определяли по F. Petr & K. Frey [15], комбинационную способность – по I методу B. Griffing [16], коэффициенты наследуемости в широком и узком смысле – по М.А. Федину с соавторами [17].

Агрометеорологические условия лет исследований были контрастными. 2009 год характеризовался умеренной влаго- и теплообеспеченностью: за период вегетации ячменя выпало 206 мм осадков, ГТК составил 1,4. В 2010 году вегетация ячменя протекала в условиях острой засухи (сумма осадков – 18,7 мм, ГТК – 0,13, причём в период формирования и налива зерна осадков не было совсем, а максимальные дневные температуры воздуха достигали 30–39,5°C).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Средние значения всех показателей $K_{\text{хоз}}$ у сортов и гибридов приведены в таблице 1.

$K_{\text{хоз}}$ растения. Наиболее низким значением КХР характеризовался сорт Condor во все годы исследований (0,31–0,27), а самыми высокими – сорт Margret в 2009 году (0,48), сорта Нутанс 553 и Анна в 2010 году (соответственно 0,33 и 0,36). Под воздействием засухи 2010 года КХР у родительских сортов снизился на величину от 11,4% у сорта Лунь до 39,6% у сорта Margret. Сильно снизился КХР при засухе также у сорта Омский голозёрный 1 – на 30%.

В среднем гибридные популяции по сравнению с родительскими формами отличались более высоким КХР, что особенно заметно у гибридов с участием сорта Condor. У гибридных популяций с участием сорта Margret в среднем наблюдалось снижение признака в благоприятный 2009 год и повышение – в засушливый 2010 год.

Характер наследования признака КХР мог изменяться по годам и поколениям. В большинстве гибридов КХР наследовался по типу положительного доминирования (26% случаев из 90) и гетерозиса (43%); отмечены также промежуточное наследование (11%), депрессия (11%) и доминирование родителя с меньшим значением признака (6% случаев).

Таб. 1. Значения $K_{\text{хоз}}$ у родительских сортов и в среднем по гибридным популяциям
Tab. 1. K_{hoz} values in parental varieties and on average for hybrid populations

Год, поколение	Родители/гибриды	Омский голозёрный 1	Condor	Margret	Лунь	Нутанс 553	Анна	Средние	HCP ₀₅
КХР									
2009 F ₁	родители	0,40	0,31	0,48	0,35	0,41	0,42	0,40	0,06
	гибриды	0,37	0,37	0,39	0,36	0,40	0,41	0,38	
2010 F ₁	родители	0,28	0,24	0,29	0,31	0,33	0,35	0,30	0,04
	гибриды	0,32	0,33	0,35	0,34	0,36	0,36	0,34	
2010 F ₂	родители	0,28	0,25	0,29	0,31	0,33	0,35	0,30	0,05
	гибриды	0,31	0,32	0,34	0,33	0,36	0,36	0,34	
Среднее	родители	0,32	0,27	0,35	0,32	0,36	0,37	0,33	
	гибриды	0,33	0,34	0,36	0,34	0,37	0,38	0,35	
КХП									
2009 F ₁	родители	0,45	0,38	0,53	0,41	0,49	0,49	0,46	0,04
	гибриды	0,44	0,43	0,45	0,43	0,46	0,46	0,45	
2010 F ₁	родители	0,33	0,30	0,36	0,35	0,41	0,41	0,36	0,04
	гибриды	0,38	0,40	0,40	0,40	0,41	0,41	0,40	
2010 F ₂	родители	0,34	0,30	0,36	0,35	0,41	0,41	0,36	0,03
	гибриды	0,37	0,38	0,39	0,39	0,41	0,41	0,39	
Среднее	родители	0,37	0,33	0,42	0,37	0,44	0,44	0,39	
	гибриды	0,39	0,40	0,42	0,41	0,43	0,43	0,41	
КХК									
2009 F ₁	родители	0,73	0,64	0,81	0,71	0,76	0,78	0,74	0,03
	гибриды	0,74	0,72	0,74	0,73	0,74	0,74	0,74	
2010 F ₁	родители	0,63	0,56	0,63	0,65	0,70	0,72	0,65	0,02
	гибриды	0,68	0,68	0,71	0,70	0,70	0,71	0,70	
2010 F ₂	родители	0,63	0,57	0,63	0,65	0,71	0,72	0,65	0,02
	гибриды	0,67	0,67	0,70	0,69	0,71	0,71	0,69	
Среднее	родители	0,66	0,59	0,69	0,67	0,72	0,74	0,68	
	гибриды	0,70	0,69	0,72	0,71	0,72	0,72	0,71	

Анализ комбинационной способности показал существенность вклада в общую дисперсию КХР эффектов общей комбинационной способности (OKC) во все годы исследований и эффектов специфической комбинационной способности (CKC) в 2010 году в обоих поколениях. Реципрокный эффект всегда был несущественным.

Из литературных источников известно, что у ячменя при использовании разных методов и систем скрещиваний чаще показано преобладание неаддитивных эффектов в контроле признака «индекс урожая» [11,18-21], хотя встречаются и упоминания о наличии аддитивных эффектов наряду с неаддитивными [22]. В контроле индекса урожая у мягкой пшеницы присутствуют аддитивные, доминантные и эпистатические эффекты в контроле признака, а также сверхдоминирование [23], аддитивные и доминантные эффекты с полным доминированием [24], наследование по аддитивно-доминантной модели [25].

В данном эксперименте в целом по набору сортов ячменя показано преобладание аддитивных эффектов в контроле признака в 2009 году, и равное соотношение аддитивных и неаддитивных эффектов в 2010 году (табл. 2).

Стабильным в оба года преобладание аддитивности было только у сорта Анна ($\sigma^2_{gi} > \sigma^2_{si}$). У сорта Омский голозёрный 1 в 2009 году преобладали неаддитивные эффекты ($\sigma^2_{gi} < \sigma^2_{si}$), а в 2010 году – аддитивные ($\sigma^2_{gi} > \sigma^2_{si}$), у сорта Нутанс 553 наблюдалась полностью обратная картина. Остальные сорта демонстрировали неоднозначность соотношения варианс OKC и CKC по годам и поколениям.

Стабильно высокими эффектами OKC отличались сорта Нутанс 553 и Анна, а также сорт Margret в 2009 году. Сорта Омский голозёрный 1, Condor имели стабильно отрицательные значения OKC, сходная тенденция и у сорта Лунь.

Высокий положительный коэффициент между средними значениями признака у родительских форм и эффектами OKC облегчает подбор

Таб. 2. Комбинационная способность сортов для признака « $K_{\text{хоз}}$ растения»
Tab. 2. Combining ability of varieties for the trait “ K_{hoz} plant”

Сорт	F ₁ (2009 год)			F ₁ (2010 год)			F ₂ (2010 год)		
	Эффект OKC g _i	Вари- анса OKC σ^2_{gi}	Вари- анса CKC σ^2_{si}	Эффект OKC g _i	Вари- анса OKC σ^2_{gi}	Вари- анса CKC σ^2_{si}	Эффект OKC g _i	Вари- анса OKC σ^2_{gi}	Вари- анса CKC σ^2_{si}
Омск.голоз. 1	-0,01a	0,0001	0,0002	-0,02a	0,0005	0,0000	-0,03a	0,0007	0,0002
Condor	-0,03a	0,0008	0,0001	-0,01ab	0,0001	0,0001	-0,02ab	0,0004	0,0002
Margret	0,02d	0,0005	0,0005	0,00bc	0,0000	0,0008	0,00c	0,0000	0,0006
Лунь	-0,03a	0,0006	0,0007	-0,01ab	0,0002	0,0000	-0,00bc	0,0000	0,0001
Нутанс 553	0,02bcd	0,0004	0,0002	0,02cd	0,0003	0,0007	0,02de	0,0006	0,0007
Анна	0,02cd	0,0005	0,0003	0,03d	0,0007	0,0001	0,03e	0,0007	0,0002
Среднее		0,0005	0,0003		0,0003	0,0003		0,0004	0,0003
HCP ₀₅	0,029			0,018			0,018		
r между OKC и признаком		0,89			0,75			0,88	

пар на увеличение KXP, его можно проводить на основании его выраженности у родителей.

Также для признака были рассчитаны коэффициенты наследуемости. В 2009 г. коэффициент наследуемости в широком смысле (H^2) составил 0,70, в 2010 году в F₁ и F₂ – 0,82 и 0,79 соответственно. Значения коэффициента наследуемости в узком смысле (h^2) равнялись 0,48; 0,51 и 0,47 соответственно. Различия между коэффициентами H² и h² позволяют сделать вывод о средней степени наследуемости признака.

Лучшие величины CKC в оба года изучения были получены при скрещивании сортов Нутанс 553 и Margret, а также, при меньших значениях, Condor и Margret. Эти гибридные популяции могут быть рекомендованы для проведения отборов на увеличение признака KXP. Стабильно низкими значениями CKC характеризовались гибридные популяции Омский голозёрный 1/Margret и Омский голозёрный 1/Нутанс 553.

В качестве надежного донора признака можно рекомендовать сорт Анна, у которого высокие значения OKC сочетались с преобладанием аддитивных эффектов над неаддитивными.

K_{хоз} главного побега. Поскольку признак KXP формируется в течение всей жизни растения под действием большого количества факторов, имеет смысл рассмотреть более простые показатели K_{хоз} – KХП и KХК.

Сорта Анна и Нутанс 553 формировали стабильно высокие показатели KХП в годы исследований – в 2009 году 0,49 у обоих сортов, в 2010 году – 0,42 у сорта Анна и 0,41 у сорта Нутанс 553. Стабильно низкий KХП отмечен у сорта Condor (0,38 и 0,30 по годам).

Сорта Margret и Омский голозёрный 1 имели высокие значения KХП в благоприятный 2009 год (0,53 и 0,45 соответственно), сильно снижаясь при засухе (табл. 1).

Снижение величин KХП при засухе 2010 года проявилось почти у всех гибридных популяций и у всех родительских сортов (депрессия составила 16–32%). Сильнее всего снизил KХП сорт Margret, меньше всего – Анна и Нутанс 553.

Как и в случае с KXP, гибридные популяции по сравнению с родительскими формами в среднем отличались более высоким KХП. В наследование больших значений признака важную роль играли эффекты сверхдоминирования. Положительное сверхдоминирование проявилось в 36% случаев из 90, положительное доминирование – в 29% случаев, промежуточное наследование – 16%, отрицательное доминирование – 10%, депрессия – 9% всех случаев. Однако характер наследования менялся в зависимости от года, поколения и направления скрещиваний. Лишь при скрещиваниях сортов Анна и Нутанс 553 в обоих направлениях стабильно проявлялось промежуточное наследование.

Анализ комбинационной способности показал достоверность эффектов OKC и CKC в общей дисперсии признака и недостоверность реципрокного эффекта. В целом по набору сортов наблюдалось равенство аддитивных и неаддитивных эффектов во всех трёх случаях (табл. 3).

Стабильно высокими положительными значениями OKC отличались сорта Нутанс 553 и Анна, при этом у них в контроле KХП преобладали в основном аддитивные эффекты, что позволяет предположить их высокие донорские свойства. Равенство аддитивных и неаддитивных эффектов у сорта Анна наблюдалось в 2009 году, у сорта Нутанс 553 – в 2010 году в поколении F₁.

Стабильно отрицательными значениями OKC отличались остальные сорта, кроме Margret, у которого значения OKC в 2010 году были нулевыми, а в 2009 году – положительными. Для

Таб. 3. Комбинационная способность сортов для признака « $K_{\text{хоз}}$ главного побега»
Tab. 3. Combining ability of varieties for the trait “ $K_{\text{хоз}}$ of the main shoot”

Сорт	F_1 (2009 год)			F_1 (2010 год)			F_2 (2010 год)		
	Эффект OKC g_i	Варианса OKC σ^2_{gi}	Варианса CKC σ^2_{si}	Эффект OKC g_i	Варианса OKC σ^2_{gi}	Варианса CKC σ^2_{si}	Эффект OKC g_i	Варианса OKC σ^2_{gi}	Варианса CKC σ^2_{si}
Омск.голоз. 1	-0,01b	0,0001	0,0004	-0,02a	0,0004	0,0003	-0,02a	0,0005	0,0002
Condor	-0,03a	0,0008	0,0002	-0,02a	0,0003	0,0002	-0,02a	0,0004	0,0001
Margret	0,02d	0,0005	0,0006	0,00bc	0,0000	0,0003	0,00c	0,0000	0,0003
Лунь	-0,02ab	0,0005	0,0008	-0,01ab	0,0001	0,0003	-0,00bc	0,0000	0,0002
Нутанс 553	0,03d	0,0007	0,0005	0,02cd	0,0004	0,0005	0,02e	0,0006	0,0003
Анна	0,01cd	0,0002	0,0003	0,02d	0,0005	0,0001	0,02de	0,0005	0,0002
Среднее		0,0005	0,0005		0,0003	0,0003		0,0003	0,0002
HCP ₀₅	0,016			0,015			0,014		
г между OKC и признаком		0,95			0,90			0,95	

данного сорта было характерно преобладание неаддитивного влияния в контроле признака.

Высокий положительный коэффициент корреляции между средними значениями КХП у родительских форм и эффектами ОКС позволяет утверждать, что подбор пар на увеличение данного признака можно проводить на основании его выраженности у родителей. Коэффициент наследуемости в широком смысле составил 0,79–0,88, а в узком смысле 0,44–0,57, можно сделать вывод о средней степени наследуемости признака.

Перспективными для отбора гибридными популяциями следует признать следующие: Омский голозерный 1/Лунь, Margret/Нутанс 553, а также их реципроки. Все они характеризовались стабильно высокими значениями эффектов СКС по годам и поколениям. Наиболее неудачными комбинациями оказались скрещивания сорта Омский голозёрный 1 с сортами Margret и Нутанс 553.

$K_{\text{хоз}}$ главного колоса. Если КХР и КХП являются показателем аттрагирующей способности колоса, то аналогичный показатель КХК, рассчитанный как отношение массы зерна к общей массе колоса, характеризует как процессы аттракции, так и микрораспределения пластических веществ в колосе, эффективность которых может являться самостоятельной целью селекции [26].

Родители в опыте достоверно различались по КХК (табл. 1); максимальные значения отмечены в 2009 году у сортов Нутанс 553, Анна (по 0,78) и Margret (0,81) а в 2010 году – у сортов Нутанс 553 (0,71) и Анна (0,73). Стабильно низкий КХК отмечали у голозёрного сорта Condor – 0,64 в 2009 году и 0,57 – в 2010 году.

Засуха 2010 г. повлияла на проявление признака, снизив его почти у всех гибридных популяций и у всех родительских форм. Депрессия КХК составила от 8–9% у сортов Анна, Нутанс 553 и Лунь до 22% у сорта Margret.

В среднем гибриды превышали родительские сорта по величине КХП. Степень доминирования изменялась по годам, поколениям и направлениям скрещивания, демонстрируя все возможные варианты наследования – от депрессии до сверхдоминирования. Отмечено увеличение частоты промежуточного наследования в условиях засухи.

Анализ комбинационной способности показал достоверность эффектов ОКС и СКС в общей дисперсии признака и несущественность реципрокного эффекта. В целом по набору сортов показано преобладание аддитивных эффектов в 2010 году в обоих поколениях и неаддитивных – в 2009 году (табл. 4).

Стабильными положительными значениями ОКС отличались сорта Анна, Нутанс 553 и Margret. В контроле признака у этих сортов в 2009 году преобладали неаддитивные эффекты, кроме сорта Margret, у которого наблюдалось равенство аддитивных и неаддитивных эффектов. В 2010 году аддитивное влияние в контроле признака КХК проявилось у сортов Анна и Нутанс 553. Эти сорта можно считать донорами увеличения КХК, однако следует учитывать нестабильное проявление у них аддитивных эффектов.

Стабильно отрицательными значениями ОКС характеризовались остальные сорта – Омский голозёрный 1, Лунь, Condor. В контроле КХК у них, за исключением сорта Condor, преобладали неаддитивные влияния. Таким образом, сорт Condor является нежелательным для селекции донором низких значений признака, в меньшей степени таковыми будут Омский голозёрный 1 и Лунь.

Тем не менее, скрещивания сортов с низкой ОКС Омский голозёрный 1 и Лунь между собой, а также сортов Condor (низкая ОКС) и Margret (нестабильная ОКС), дали гибридные популяции с высокими значениями СКС по признаку КХК и

Таб. 4. Комбинационная способность сортов для признака « $K_{\text{хоз}}$ главного колоса»
Tab. 4. Combining ability of varieties for the trait “ $K_{\text{хоз}}$ of the main spike”

Сорт	F ₁ (2009 год)			F ₁ (2010 год)			F ₂ (2010 год)		
	Эффект OKC g_i	Варианса OKC σ^2_{gi}	Варианса СКС σ^2_{si}	Эффект OKC g_i	Варианса OKC σ^2_{gi}	Варианса СКС σ^2_{si}	Эффект OKC g_i	Варианса OKC σ^2_{gi}	Варианса СКС σ^2_{si}
Омск.голоз. 1	-0,00b	0,0000	0,0004	-0,02a	0,0003	0,0002	-0,02b	0,0003	0,0001
Condor	-0,03a	0,0010	0,0002	-0,03a	0,0008	0,0005	-0,03a	0,0011	0,0002
Margret	0,02d	0,0004	0,0004	0,00c	0,0000	0,0005	0,00c	0,0000	0,0003
Лунь	-0,01b	0,0001	0,0006	-0,00bc	0,0000	0,0003	0,00c	0,0000	0,0001
Нутанс 553	0,01d	0,0002	0,0003	0,02de	0,0003	0,0002	0,02de	0,0004	0,0001
Анна	0,01cd	0,0001	0,0004	0,03e	0,0007	0,0000	0,03e	0,0008	0,0001
Среднее		0,0003	0,0004		0,0004	0,0003		0,0004	0,0002
HCP ₀₅	0,013			0,011			0,010		
r между OKC и признаком		0,98			0,92			0,95	

могут быть ценными для селекции. Третья ценная комбинация – Нутанс 553 (высокая ОКС) и Margret. С другой стороны, скрещивание сорта Омский голозёрный 1 (низкая ОКС) с Нутанс 553 (высокая ОКС) привело к комбинации с самыми низкими значениями СКС.

Высокий положительный коэффициент между средними значениями признака у родительских форм и эффектами ОКС позволяет сделать заключение о том, что подбор пар на увеличение КХК можно проводить на основании выраженности признака. Коэффициент наследуемости признака в широком смысле составил 0,88–0,95, а в узком смысле 0,51–0,66, что свидетельствует о средней степени наследуемости.

ВЫВОДЫ

На проявление всех изученных показателей $K_{\text{хоз}}$ – КХР, КХП и КХК – у родительских форм и гибридов влияли условия года исследований и генотип. Голозёрный сорт Condor отличался стабильно низкими показателями $K_{\text{хоз}}$. Слабо адаптированный к региону исследований сорт Margret проявлял максимальные или высокие значения показателей $K_{\text{хоз}}$ в благоприятных условиях, существенно снижая их при засухе. Сорта Нутанс 553 и Анна имели преимущество перед другими сортами по КХР в засушливый год, а по КХП и КХК – в оба года исследований. Сорт Омский голозерный 1 выделился по КХП в благоприятный год.

Гибридные популяции в среднем имели более высокие $K_{\text{хоз}}$ по сравнению с родительскими формами. КХР и КХП наследовались преимущественно по типу гетерозиса и положительного доминирования, КХК – гетерозиса, положительного доминирования и промежуточного наследования.

В контроле всех изученных признаков проявлялись как аддитивные, так и неаддитивные

эффекты, причём для КХР и КХП в засушливый год возрастала роль неаддитивных эффектов, а для КХК – роль аддитивных.

Изученные показатели $K_{\text{хоз}}$ характеризуются средней степенью наследуемости. Коэффициент наследуемости КХР в широком смысле составил 0,70...0,82, в узком – 0,47...0,51, КХП – 0,79...0,88 и 0,44...0,57, КХК – 0,88...0,95 и 0,51...0,66 соответственно. Таким образом, селекция на увеличение $K_{\text{хоз}}$ может быть успешной, но отбор следует начинать в более поздних поколениях, в любой по условиям увлажнения год.

Так как эффекты ОКС достоверно коррелируют с выраженностью признаков у исходных родителей ($r = 0,75 \dots 0,89$ для КХР, $0,90 \dots 0,95$ для КХП и $0,92 \dots 0,98$ для КХК), подбор пар на увеличение всех показателей с определённой погрешностью можно проводить на основании их значений у родительских сортов.

На основании полученных высоких значений ОКС выделены доноры:

- повышения КХР: Нутанс 553 и Анна в оба года исследований, Margret – в благоприятный год; у сорта Анна признак преимущественно контролировался аддитивными эффектами генов, что делает его наиболее ценным донором;

- повышения КХП: Нутанс 553 и Анна с высокой долей аддитивных эффектов в контроле признака;

- повышения КХК: Нутанс 553, Анна и Margret с нестабильным проявлением аддитивности.

Также выделены отдельные гибридные комбинации с высокими значениями СКС, из которых в дальнейшем возможен отбор перспективных селекционных линий: Нутанс 553/Margret (по всем трём показателям Кхоз), Condor и Margret (по КХР и КХК), Омский голозёрный 1/Лунь (по КХП и КХК), а также их реципроки.

Перечисленные родительские формы и гибриды могут быть использованы в селекции

ячменя на урожайность. В селекционных программах Пензенского и Самарского НИИСХ в настоящее время проходят испытание линии, отобранные из выделенных в данном исследовании гибридных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hadjichristodoulou, A. The use of wild barley in crosses for grain production under dryland conditions / A. Hadjichristodoulou // *Euphytica*. – 1993. – Vol. 69. – Pp. 211-218.
2. Wnuk, A. Visualizing harvest index in crops / A. Wnuk, A. Górný, J. Bocianowski, M. Kozak // *Communications in Biometry and Crop Science*. – 2013. – Vol. 2. – No. 2. – Pp. 48-59.
3. Дриженко, Л.М. Генетичні кореляції врожайності пшениці озимої із селекційними індексами в стресових умовах середовища / Л.М. Дриженко, В.М. Тищенко, О.П. Чернишова // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – Київ, 2014. – № 3. – С. 32-35.
4. Pascal, M.F. Morphological and physiological selection criteria in barley (*Hordeum vulgare*) using estimates of heritability, correlations and selection response / M.F. Pascal, R. Ecochard, C. Planchon // *Field Crops Research*. – 1988. – Vol. 19. – Iss. 2. – Pp. 135-149.
5. Yadav, S. Genetic variability and direct selection criterion for seed yield in segregating generations of barley (*Hordeum vulgare* L.) / S. Yadav, A. Singh, P. Pandey, S. Singh // *American Journal of Plant Sciences*. 2015. Vol. 6. No. 9. Pp. 1543-1549.
6. Лепехов, С.Б. Признаки с отрицательными эффектами и их значение для селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / С.Б. Лепехов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – Т. 20. – № 3. – С. 337-343.
7. Bertholdsson, N.-O. A century of Nordic barley breeding – Effects on early vigour root and shoot growth, straw length, harvest index and grain weight / N.-O. Bertholdsson, A. Kolodinska Brantestam // *European Journal of Agronomy*. – 2009. – Vol. 30. – Iss. 4. – Pp. 266-274.
8. Ortiz, R. Genetic gains in Nordic spring barley breeding over sixty years / R. Ortiz, M. Nurminen, S. Madsen, et al. // *Euphytica*. – 2002. – Vol. 126. – Pp. 283-289.
9. Bulman, P. Genetic improvement of spring barley cultivars grown in eastern Canada from 1910 to 1988 / P. Bulman, D. E. Mather, D. L. Smith // *Euphytica*. – 1993. – Vol. 71. – Pp. 35-48.
10. Hay, R.K.M. Harvest index: A review of its use in plant breeding and crop physiology / R.K.M. Hay // *Annals of Applied Biology*. – 1995. – Vol. 126. – No. 1. – Pp. 197-216.
11. Mustafa, K. (2018). Estimation heterosis and combining ability for yield and yield contributing traits in two-rowed barley using line × tester / K. Mustafa // *Journal of Zankoy Sulaimani – Special Issue, 2nd Int. Conference of Agricultural Sciences*. – 2018. – Pp. 707-716.
12. Theoulakis, N. Harvest index as a selection criterion for improving grain yield in segregating populations of barley / N. Theoulakis, E. Iconomou, K. Bladenopoulos // *Rachis*. – 1992. – Vol. 11. – No. 1-2. – Pp. 3-6.
13. Лепехов, С.Б. Эффективность отбора в ранних поколениях гибридов сельскохозяйственных культур по урожайности и признакам продуктивности (обзор) / С.Б. Лепехов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2018. – Т. 179. – № 4. – С. 177-190.
14. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
15. Petr, F. Genotypic correlation dominance and heritability of quantitative character in oats / F. Petr, K. Frey // *Crop Science*. – 1966. – Vol. 6. – No 3. – Pp. 259-262.
16. Griffing, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems / B. Griffing // *Australian Journal of Biological Sciences*. – 1956. – Vol. 9. – Pp. 463-493.
17. Федин, М.А. Статистические методы генетического анализа / М.А. Федин, Д.Я. Силис, А.В. Смиряев. – М: Колос, 1980. – 207 с.
18. Sharma, Y. Combining ability analysis for yield and yield contributing characters in six-rowed barley / Y. Sharma, S.N. Sharma, P. Joshi, R.S. Sain // *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*. – 2002. – Vol. 34. – No. 2. – Pp. 55-64.
19. Bornare S.S. Exploitation of Heterosis and combining ability for yield and its contributing traits in crosses of two-row and six-row barley (*Hordeum vulgare* L.) under rainfed environment / S.S. Bornare, L.C. Prasad, J.P. Lal, et al. // *International Journal of Plant Research*. – 2014. – Vol. 27. – No. 3. – Pp. 40-46.
20. Lal, Ch. Combining ability analysis for grain yield and its attributing traits in six-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) / Ch. Lal, A.S. Shekhawat, S.S. Rajput, et al. // *Int. J. Pure App. Biosci.* – 2018. – Vol. 6. – No. 4. – Pp. 408-414.
21. Swati, S. Genetic architecture of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes for grain yield and yield attributing traits / S. Swati, K.C. Tiwari, J.P. Jaiswal, et al. // *Wheat and Barley Research*. – 2019. – Vol. 10. – No. 3. – Pp. 179-184.
22. Singh, S. Triple test cross analysis in F_2 populations of four barley crosses / S. Singh, R.S. Dhull, S.B. Mishra // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1979. – Vol. 55. – Pp. 243-245.
23. Denčić, S. Variability, gene effects and inheritance of harvest index in crosses of wheat genotypes with different Rht genes / S. Denčić, B. Kobiljski // *Cereal Research Communications*. – 2000. – Vol. 28. – Pp. 73-79.
24. Nanda, G.S. Epistatic, additive and dominance variation in a triple test cross of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / G.S. Nanda, P. Singh, K.S. Gill // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1982. – Vol. 62. – Pp. 49-52.
25. Singh, G. Genetic control of grain yield and its related traits in bread wheat / G. Singh, G.S. Bhullar, K.S. Gill // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1986. – Vol. 72. – Pp. 536-540.
26. Драгавцев, В.А. Эколо-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству (новые подходы) / В.А. Драгавцев. СПб., 1998. 52 с.

COMBINING ABILITY ANALYSIS FOR HARVEST INDEX IN SPRING BARLEY CULTIVARS

© 2022 D.O. Dolzhenko

Samara Research Institute of Agriculture named after N.M. Tulaykov –
Branch of Samara Federal Research Center RAS, Samara, Russia

Under the contrasting hydrothermal conditions of the Middle Volga forest-steppe in the system of diallel crosses (6×6) the combinative ability of three indices of barley yield index was studied: the ratio of the mass of grain per plant to plant weight, the ratio of the mass of grain from the main shoot to the mass of the shoot, the ratio of the mass of grain from the ear to the mass of the main spike. It was found that the manifestation of all the studied indicators was influenced by the conditions of the year of research and genotype. Hybrid populations on average had higher values of yield index compared to parental forms. All indices of the yield index were inherited mainly by the type of heterosis and positive dominance, while the ratio of the weight of grains per ear to the weight of the main ear, also by the type of intermediate inheritance. Effect indices and variants of general and specific combinational ability were calculated. It was found that both additive and non-additive effects were manifested in trait control, while the role of non-additive effects increased for the ratio of grain mass per plant to plant mass and the ratio of grain mass from the main ear to the ear mass in dry year, and for the ratio of grain mass per ear to the mass of the main ear - additive effects. Coefficient of heritability of plant grain weight to plant weight in broad sense (H^2) was 0,70...0,82, in narrow sense (h^2) - 0,47...0,51,), ratio of grain weight of main spike to shoot weight - 0,79...0,88 and 0,44...0,57, ratio of grain weight of main spike to main spike weight - 0,88...0,95 and 0,51...0,66, respectively. It is concluded that these traits are characterized by an average degree of heritability, the selection for increasing the yield index can be successful, but the selection should begin in later generations, in any year under the conditions of moisture. The effects of the Ox correlated significantly with the expression of traits in the original parents ($r = 0,75...0,89$ for the parental varieties, 0,90...0,95 for the parental varieties and 0,92...0,98 for the parental varieties); therefore, selection of pairs for increasing all indicators can be conducted on the basis of their values in the parental varieties. On the basis of high values of the general combinative ability were identified valuable donors: Nutans 553 and Anna (all indexes of yield index), Margret (ratio of grain mass per plant to the mass of the plant in favorable conditions, the ratio of grain mass from the main shoot to the mass of the shoot). Also identified a number of hybrid combinations with high values of special combinative ability, from which it is possible to select promising breeding lines: Nutans 553/Margret (by all indices of yield index), Condor/Margret (ratio of grain mass per plant to plant weight and ratio of grain mass per ear to the mass of the main ear), Omskiy holozerny 1/Lun (ratio of grain mass per main shoot to the mass of shoot and ratio of grain mass per ear to the mass of the main ear), and their reciprocities. The selected varieties and hybrids are recommended for use in barley breeding programs for yield.

Key words: barley (*Hordeum vulgare* L.), diallel analysis, yield index, combinational ability, heritability factor.

DOI: 10.37313/2782-6562-2022-1-1-37-45

REFERENCE

1. Hadjichristodoulou, A. The use of wild barley in crosses for grain production under dryland conditions / A. Hadjichristodoulou // Euphytica. – 1993. – Vol. 69. – Pp. 211–218.
2. Wnuk, A. Visualizing harvest index in crops / A. Wnuk, A. Górný, J. Bocianowski, M. Kozak // Communications in Bi-ometry and Crop Science. – 2013. – Vol. 2. – No. 2. – Pp. 48–59.
3. Drizhenko, L.M. Genetichni korelyacií vrozhajnosti pshenici ozimoi iz selekcijnimi indeksami v stresovih umovah seredovishcha / L.M. Drizhenko, V.M. Tishchenko, O.P. Chernishov // Sortovivchennya ta ohorona prav na sorti roslin. – Kiev, 2014. – № 3. – S. 32–35.
4. Pascal, M.F. Morphological and physiological selection criteria in barley (*Hordeum vulgare*) using estimates of heritability, correlations and selection response / M.F. Pascal, R. Ecochard, C. Planchon // Field Crops Research. – 1988. – Vol. 19. – Iss. 2. – Pp. 135–149.
5. Yadav, S. Genetic variability and direct selection criterion for seed yield in segregating generations of barley (*Hordeum vulgare* L.) / S. Yadav, A. Singh, P. Pandey, S. Singh // American Journal of Plant Sciences. – 2015. – Vol. 6. – No. 9. – Pp. 1543–1549.
6. Lepekhov, S.B. Priznaki s otricatel'nymi effektami i ih znachenie dlya selekcii myagkoj pshenicy (*Triticum aestivum* L.) / S.B. Lepekhov // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. – 2016. – T. 20. – № 3. – S. 337–343.
7. Bertholdsson, N.-O. A century of Nordic barley breeding – Effects on early vigour root and shoot growth, straw length, harvest index and grain weight / N.-O. Bertholdsson, A. Kolodinska Brantestam // European Journal of Agronomy. – 2009. – Vol. 30. – Iss. 4. – Pp. 266–274.
8. Ortiz, R. Genetic gains in Nordic spring barley breeding over sixty years / R. Ortiz, M. Nurminniemi, S. Madsen, et al. // Euphytica. – 2002. – Vol. 126. – Pp. 283–289.
9. Bulman, P. Genetic improvement of spring barley cultivars grown in eastern Canada from 1910 to 1988 / P. Bulman, D. E. Mather, D. L. Smith // Euphytica. – 1993. – Vol. 71. – Pp. 35–48.
10. Hay, R.K.M. Harvest index: A review of its use in plant breeding and crop physiology / R.K.M. Hay // Annals of Applied Biology. – 1995. – Vol. 126. –

- No. 1. – Pp. 197-216.
11. Mustafa, K. (2018). Estimation heterosis and combining ability for yield and yield contributing traits in two-rowed barley using line × tester / K. Mustafa // Journal of Zankoy Sulaimani – Special Issue, 2nd Int. Conference of Agricultural Sciences. – 2018. – Pp. 707-716.
 12. Theoulakis, N. Harvest index as a selection criterion for improving grain yield in segregating populations of barley / N. Theoulakis, E. Iconomou, K. Bladenopoulos // Rachis. – 1992. – Vol.11. – No. 1-2. – Pp. 3-6.
 13. Lepekhov, S.B. Effektivnost' otbora v rannih pokoleniyah gibridov sel'skohozyajstvennyh kul'tur po uro-zhajnosti i priznakam produktivnosti (obzor)/ S.B. Lepekhov // Trudy po prikladnoj botanike, genetike i se-lekcii. – 2018. – T. 179. – № 4. – S. 177-190.
 14. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoye obrabotki rezul'tatov issledovanij) / B.A. Dospekhov. – M.: Agropromizdat, 1985. – 351 s.
 15. Petr, F. Genotypic correlation dominance and heritability of quantitative character in oats / F. Petr, K. Frey // Crop Science. – 1966. – Vol. 6. – No 3. – Pp. 259-262.
 16. Griffing, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems / B. Griffing // Australian Journal of Biological Sciences. – 1956. – Vol. 9. – Pp. 463-493.
 17. Fedin, M.A. Statisticheskie metody geneticheskogo analiza / M.A. Fedin, D.YA. Silis , A.V. Smiryaev. – M: Kolos, 1980. – 207 s.
 18. Sharma, Y. Combining ability analysis for yield and yield contributing characters in six-rowed barley / Y. Sharma, S.N. Sharma, P. Joshi, R.S. Sain // SABRAO Journal of Breeding and Genetics. – 2002. – Vol. 34. – No. 2. – Pp. 55-64.
 19. Bornare S.S. Exploitation of Heterosis and combining ability for yield and its contributing traits in crosses of two-row and six-row barley (*Hordeum vulgare L.*) under rainfed environment / S.S. Bornare, L.C. Prasad, J.P. Lal, et al. // International Journal of Plant Research. – 2014. – Vol. 27. – No. 3. – Pp. 40-46.
 20. Lal, Ch. Combining ability analysis for grain yield and its attributing traits in six-rowed barley (*Hordeum vulgare L.*) / Ch. Lal, A.S. Shekhawat, S.S. Rajput, et al. // Int. J. Pure App. Biosci. – 2018. – Vol. 6. – No. 4. – Pp. 408-414.
 21. Swati, S. Genetic architecture of barley (*Hordeum vulgare L.*) genotypes for grain yield and yield attributing traits / S. Swati, K.C. Tiwari, J.P. Jaiswal, et al. // Wheat and Barley Research. – 2019. – Vol. 10. – No. 3. – Pp. 179-184.
 22. Singh, S. Triple test cross analysis in F2 populations of four barley crosses / S. Singh, R.S. Dhull, S.B. Mishra // Theoretical and Applied Genetics. – 1979. – Vol. 55. – Pp. 243-245.
 23. Denčić, S. Variability, gene effects and inheritance of harvest index in crosses of wheat genotypes with different Rht genes / S. Denčić, B. Kobiljski // Cereal Research Communications. – 2000. – Vol. 28. – Pp. 73-79.
 24. Nanda, G.S. Epistatic, additive and dominance variation in a triple test cross of bread wheat (*Triticum aestivum L.*) / G.S. Nanda, P. Singh, K.S. Gill // Theoretical and Applied Genetics. – 1982. – Vol. 62. – Pp. 49-52.
 25. Singh, G. Genetic control of grain yield and its related traits in bread wheat / G. Singh, G.S. Bhullar, K.S. Gill // Theoretical and Applied Genetics. – 1986. – Vol. 72. – Pp. 536-540.
 26. Dragavcev, V.A. Ekologo-geneticheskij skrining genofonda i metody konstruirovaniya sortov sel'skohozyajstvennyh rastenij po urozhajnosti, ustojchivosti i kachestvu (novye podhody) / V.A. Dragavcev. – SPb., 1998. – 52 s.