

Растениеводство, защита и биотехнология растений

УДК 614.14:575.222.6

DOI: 10.31857/S2500262723010015, EDN: PCYFKW

ОЦЕНКА КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ОЗИМОЙ РЖИ ПО МЕТОДУ ТОПКРОССА**А.А. Гончаренко**, академик РАН, **А.В. Макаров**, доктор сельскохозяйственных наук, **Т.В. Семенова**, **В.Н. Точилин**, **Н.А. Клочко**, **М.С. Гончаренко**, кандидаты сельскохозяйственных наук, **О.А. Крахмалева**Федеральный исследовательский центр «Немчиновка»,
143026, Московская обл., Одинцовский р-н, р.п. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6
E-mail: goncharenko05@mail.ru

Идентификация перспективных по комбинационной способности инбредных линий озимой ржи – важный этап гибридной селекции. Исследования проводили с целью оценки общей и специфической комбинационной способности инбредных линий озимой ржи по методу полных топкроссов. Материнскими формами служили 30 гомозиготных линий ржи, несущие стерильную цитоплазму типа Пампа. В качестве тестеров использовали 4 мужские фертильные гомозиготные линии *mfH-1432*, *mfH-1423*, *mfH-1147* и *mfH-1842*. Тестовые скрещивания проводили в 2019 г. на пространственно-изолированных участках. Всего было создано 120 простых межлинейных гибридов F1. Их испытание проводили в 2020 г. на делянках 8,0 м² в 2-х повторениях. В качестве стандарта использовали популяционный сорт Валдай. Урожайность гибридов F1 варьировала от 5,08 до 7,55 т/га при средней величине этого показателя в опыте 6,27 т/га. Наиболее урожайными оказались гибриды с участием линии *msH-1185-1*. Их урожайность варьировала от 6,92 до 7,48 т/га в зависимости от тестера. Частота встречаемости гибридов F1 с достоверно высоким конкурсным гетерозисом составила 20 из 120, или 16,7 %. В дисперсию признака урожайности существенный вклад вносили как общая (ОКС), так и специфическая (СКС) комбинационная способность. При этом на долю эффектов ОКС приходилась 91,2 % дисперсии урожайности, СКС – 6,9 %. Высокое отношение дисперсий ОКС/СКС указывает на достаточно высокую генетическую дивергенцию инбредных линий, взятых для скрещивания. Достоверно высокая ОКС отмечена у 7 стерильных линий: *ms H-1185-1*, *msH-1185-2*, *msH-1179*, *msH-1238*, *msH-700*, *msH-48*, *msH-1247*. Среди линий-тестеров лучшей по ОКС была *mfH-1147*. Высокие эффекты СКС продемонстрировали линии *msH-451*, *msH-577*, *msH-842*, *msH-1185-2* и *msH-1190*, а также тестеры *mfH-1432* и *mfH-1423*. Средняя урожайность гибридов с участием линий с высокой ОКС была достоверно больше, чем у гибридов с участием линий с высокой СКС (6,76 т/га против 6,24 т/га, $t_{\text{факт.}}=3,38 > t_{05}=2,22$). Существенно меньшей ОКС обладали 9 стерильных линий. Выявлена положительная корреляция между эффектами ОКС линий и уровнем их собственной урожайности ($r=0,59$, $t_{\text{факт.}}=2,30 > t_{05}=2,22$).

ASSESSMENT OF COMBINATIONAL ABILITY OF INBRED LINES OF WINTER RYE BY THE TOPCROSS METHOD**A. A. Goncharenko**, **A. V. Makarov**, **T. V. Semenova**, **V. N. Tochilin**, **N. A. Clochko**, **M. S. Goncharenko**, **O. A. Krakhmaleva**Federal Research Center «Nemchinovka»,
143026, Moskovskaya obl., Odintsovskii r-n, r.p. Novoivanovskoe, ul. Agrokhimikov, 6
E-mail: goncharenko05@mail.ru

Identification perspective on combinational ability of the inbred lines of winter rye is an important stage in hybrid breeding. The purpose of researches – to estimate the general and specific combinational ability of the inbred lines of winter rye by a method of full top crossings. As a maternal form 30 homozygous lines of rye bearing sterile cytoplasm Pampas type served. As testers 4 male fertile homozygous lines used: *mfH-1432*, *mfH-1423*, *mfH-1147* and *mfH-1842*. Test crossings carried out in 2019 on spatially isolated plots. In total 120 simple interlinear hybrids of F1 were received. Their test carried out in 2020 on plots 8,0 m² in 2 repetitions at norm of seeding of 500 grains on 1 m². As the standard used population variety Valдай. Productivity of hybrids F1 varied from 5,08 to 7,55 t/hectare at average productivity in experience 6,27 t/hectare. Hybrids with participation of the line *msH-1185-1* were the most yielding. Their productivity varied from 6,92 to 7,48 t/hectare depending on a tester. Frequency of hybrids of F1 with authentically high competitive heterosis made 20 of 120 or 16,7 %. In dispersion of a sign of productivity the essential contribution was made both the general (GCA), and specific (SCA) combinational ability. However fell to the share of effects GCA 91,2 % of all dispersion of productivity, and to SCA share – 6,9 %. The high relation variances by GCA/SCA is pointed to rather high genetic divergence by the inbred lines taken for crossing. Authentically high GCA showed 7 sterile lines: *ms H-1185-1*, *msH-1185-2*, *msH-1179*, *msH-1238*, *msH-700*, *msH-48*, *msH-1247*. Among lines testers of the best on GCA there was *mfH-1147*. High effects of SCA showed the *msH-451*, *msH-577*, *msH-842*, *msH-1185-2* and *msH-1190* lines, and also testers of *mfH-1432* and *mfH-1423*. It is characteristic that average productivity of hybrids with participation of lines with high GCA was authentically above, than average productivity of hybrids with participation of lines from high SCA (6,76 t/hectare against 6,24 t/hectare, $t_{\text{факт.}}=3,38 > t_{05}=2,22$). Significantly low GCA possessed 9 sterile lines. Positive correlation between effects of GCA lines and level of their own productivity is revealed ($r=0,59$, $t_{\text{факт.}}=2,30 > t_{05}=2,22$).

Ключевые слова: озимая рожь (*Secale cereale* L.), гомозиготные линии, цитоплазматическая мужская стерильность, общая и специфическая комбинационная способность, тестер, гибрид, урожайность.

Key words: winter rye (*Secale cereale* L.), cytoplasmic male sterility (CMS), tester, homozygous inbred line, hybrid, general (GCA) and specific (SCA) combinational ability, productivity.

Важный этап в гибридной селекции озимой ржи – создание гомозиготных инбредных линий с высокой комбинационной способностью [1]. Под этим свойством

подразумевается способность линий давать высокогетерозисное потомство в межлинейных скрещиваниях. Оно определяется не только их хозяйственно ценными при-

знаками, но и генетическими особенностями, выявление которых сложный и трудозатратный этап селекционного процесса.

Комбинационную способность подразделяют на общую (ОКС) и специфическую (СКС). Такое разделение впервые обосновали теоретически и доказали экспериментально Sprague G.F. и Tatum L.G. на кукурузе [2]. Они показали, что ОКС выражает среднюю ценность родительской формы в гибридных комбинациях с ее участием и измеряется отклонением величины признака от среднего по всем испытываемым гибридам. Оценка по ОКС предполагает выявление линий, скрещивание с которыми приводит к созданию гибридов, превышающих по урожайности лучшие гибридные комбинации. Оценка на СКС позволяет выявить те пары линий, которые дают лучший высоко гетерозисный гибрид. Если эффект гетерозиса в конкретной комбинации существенно выше, чем можно ожидать на основании ОКС линии, это значит, что она обладает высокой СКС. Генетическая основа обоих этих феноменов базируется на предположении, что ОКС служит результатом аддитивного взаимодействия генов, тогда как СКС зависит от степени доминирования в локусах, эпистазы и взаимодействия генотипа со средой.

Для оценки комбинационной способности используют различные системы скрещивания (топкросс, поликросс, сетпросс, диаллельные скрещивания) [3]. Сущность метода топкросса заключается в скрещивании инбредных линий с общим тестером, в качестве которого могут быть использованы линии, гибриды или сорта [4]. Основное его преимущество – возможность провести предварительную оценку относительно большого числа линий по их способности давать гетерозисные гибриды при сочетании с другими линиями. Особенность метода состоит в том, что при использовании только одного тестера он не обеспечивает оценку тестируемых линий по СКС, то есть выявить комбинации с высоким сверхдоминированием не удастся. Чтобы этого избежать, в схему топкросса включают несколько тестеров (два, три и более) [5].

Оценку линий озимой ржи на комбинационную способность рекомендуется начинать уже в первых поколениях инбридинга (I_1 - I_3), так как вероятность расщепления по этому признаку в последующих поколениях весьма небольшая [6]. Другая особенность заключается в том, что по этому признаку требуется оценить большое число линий. Такая необходимость обусловлена тем, что гетерозис по урожайности проявляется не у всех гибридов и не по всем элементам продуктивности [7]. Имеются данные, что межлинейные гибриды ржи проявляют более высокий гетерозис, чем межсортовые [8, 9]. По данным Шимко В.Е. и др. [10] эффект гетерозиса у ржи варьирует в зависимости от генетической ценности скрещиваемых форм. Поэтому нельзя выделить какой-либо один главный признак, наиболее сильно определяющий уровень гетерозиса по урожаю зерна. Причина в том, что каждой гибридной комбинации свойственно оптимальное сочетание этих признаков [11]. В.П. Деревянко и Д.К. Егоров [12] проанализировали большое число гибридных комбинаций, полученных с использованием различных схем скрещивания (топкроссных, поликроссных, сортолинейных, межлинейных), и выделили только 20 % линий с высокой ОКС. При этом если учитывать экономически значимый гетерозис, то их частота будет еще ниже. Причина в том, что хорошие инбредные линии могут иметь генетическое родство по происхождению, из-за чего эффект гетерозиса снижается. Максимальное проявление гетерозиса обеспечивает только скрещивание генетически разных инбредных линий [13]. При

использовании в качестве тестера нескольких линий метод топкросса позволяет получить сведения об их СКС, не прибегая к диаллельному скрещиванию. Изучение в качестве тестеров 5 инбредных линий кукурузы показало [14], что лучшими в этом случае будут формы с повышенной собственной урожайностью и высокими эффектами ОКС. Как метод ранней диагностики такой топкросс можно считать эффективным приемом и при гибридной селекции ржи [15].

Имеются сведения, что оценки ОКС по урожайности могут коррелировать с высотой растений, массой 1000 зерен и другими признаками [16, 17]. В этой связи представляет интерес возможность косвенного прогнозирования гибридной мощности. Установлено [18], что эффективный прогноз продуктивности межлинейных гибридов можно провести на основе данных о собственной продуктивности инбредных линий (*per se*). Лучше всего для этого подходят структурно простые признаки, средняя величина которых у родительских линий может служить хорошим ориентиром для прогноза их проявления у гибридов. Однако для более сложных признаков, как, например, урожайность, прогнозирование гибридной мощности менее точно из-за проявления эффектов доминирования. В опытах T. Miedaner et al. [19] обнаружена достоверная корреляция между продуктивностью родительских линий *per se* и продуктивностью гибридов ржи, на основе чего было сделано заключение, что таким образом можно сократить затраты на полевые испытания тесткроссов. По другим данным [20] генетические корреляции между продуктивностью линий *per se* и их тесткроссами были промежуточными по своему значению. Было сделано заключение, что супер высокая продуктивность линий ржи не гарантирует наибольшую продуктивность гибридов. Поэтому отбор линий на уровне фенотипа должен сочетаться с параллельным испытанием тесткроссов на всех этапах гибридной селекции.

При отборе инбредных линий в качестве ориентира можно использовать не только оценки ОКС по урожайности, но и другие признаки. Miedaner T. and Geiger H.N. [21] изучили устойчивости к фузариозу колоса у 40 простых межлинейных гибридов озимой ржи и констатировали, что вариация ОКС по этому признаку была в 10 раз выше, чем вариация СКС. Было сделано заключение о преобладании аддитивного взаимодействия генов в контроле изучаемого признака и определена соответствующая стратегия селекции [22]. Имеются также данные, что эффект гетерозиса тем выше, чем сильнее дифференцированы родительские формы по изучаемому признаку [23]. При этом наибольший гетерозис по урожаю зерна у ржи достигается благодаря изменению массы зерна с колоса и крупности зерна [24, 25].

Цель исследований – оценить общую и специфическую комбинационную способность стерильных инбредных линий озимой ржи по урожайности на основе скрещиваний их с разными тестерами по схеме полных топкроссов и выделить лучшие для гибридной селекции.

Методика. Инбредные линии получали методом многократного инцухта растений из гибридных популяций от скрещивания сортов ржи Альфа, Валдай, Восход 1 и Восход 2 (немчиновский генопул), Саратовская 5, Саратовская 6, Безенчукская 87 (саратовский генопул) и Вятка 2 (вятский генопул) с различными донорами самофертильности. В первых поколениях инцухта отбирали лучшие генотипы по зимостойкости, короткостебельности, продуктивности колоса, массе 1000 зерен, устойчивости к грибным болезням. В результате

Табл. 1. Урожайность простых межлинейных гибридов F1 озимой ржи, т/га

Стерильная линия	Фертильная линия (тестер)				Среднее ($\bar{X}_j$)
	mf H-1432	mf H-1423	mf H-1147	mf H-1842	
ms H-31	5,15	5,95	6,10	5,36	5,64±0,23
ms H-48	6,98*	6,53	6,60	6,00	6,53±0,20
ms H-71	5,87	6,17	6,50	5,61	6,04±0,10
ms H-139	6,14	5,45	6,34	5,87	5,95±0,19
ms H-283	6,37	5,82	6,31	5,97	6,12±0,13
ms H-325	6,09	6,15	6,51	6,51	6,31±0,11
ms H-422	5,18	5,22	6,09	6,11	5,65±0,26
ms H-451	5,08	5,77	6,47	6,28	5,90±0,31
ms H-463	5,72	6,25	6,14	5,44	5,86±0,19
ms H-577	5,10	5,77	6,50	6,33	5,92±0,31
ms H-649	5,90	6,18	7,23*	6,27	6,39±0,29
ms H-699	6,10	6,36	6,46	5,95	6,22±0,11
ms H-700	6,60	5,80	6,93*	6,91*	6,56±0,26
ms H-732	6,00	6,30	6,37	6,56	6,31±0,11
ms H-842	6,45	6,67	6,20	5,62	6,23±0,22
ms H-1051	5,94	5,55	6,38	5,66	5,89±0,18
ms H-1054	6,42	6,00	6,86*	6,36	6,40±0,17
ms H-1058-1	5,78	5,82	6,92*	6,46	6,25±0,27
ms H-1058-2	6,01	5,80	7,02*	6,42	6,31±0,27
ms H-1074	6,54	6,45	6,73*	5,57	6,32±0,26
ms H-1099	6,61	5,73	6,49	6,55	6,35±0,20
ms H-1179	6,92*	6,55	7,22*	7,12*	6,95±0,15
ms H-1185-1	7,48*	7,36*	6,92*	7,00*	7,19±0,13
ms H-1185-2	6,90*	7,55*	6,66	6,68	6,95±0,21
ms H-1190	6,67	5,92	5,86	6,37	6,21±0,19
ms H-1238	6,55	6,91*	6,55	6,75*	6,69±0,09
ms H-1247	6,41	6,95*	6,39	6,15	6,48±0,17
ms H-1276	6,46	6,04	6,18	5,82	6,12±0,13
ms H-1309	5,71	5,82	6,22	5,65	5,85±0,13
ms H-1370	6,46	6,36	6,36	6,47	6,41±0,03
Среднее ($\bar{X}_j$)	6,19±0,21	6,17±0,10	6,52±0,06	6,19±0,09	6,27±0,07
HCP ₀₅		0,75			

*урожайность гибрида достоверно выше стандарта Валдай.

были отобраны относительно продуктивные линии, отличающиеся устойчивым к полеганию стеблем, крупным зерном, устойчивостью к грибным болезням. На базе лучших из них был развернут селекционный конвейер по синтезу межлинейных гибридов F1 на основе ЦМС Пампа типа. Стерильные аналоги инбредных линий получали методом насыщающих скрещиваний, которые выполняли зимой в теплице. Беккроссирование проводили методом парных скрещиваний, для чего под один пергаментный изолятор помещали колосья стерильного и фертильного растения. В качестве источника стерильной цитоплазмы типа Пампа использовали одну из высокостерильных инбредных линий. При каждом беккроссе отбираемые растения визуально проверяли на степень удержания стерильности. Простые межлинейные гибриды получали от скрещивания линий, не имеющих родства с генопулом опылителя. В качестве материнской формы использовали 30 мужски стерильных линий немчиновского генопула, в качестве отцовской – четыре мужски фертильные линии mf H-1432, mf H-1423, mf H-1147 и mf H-1842, из которых первые две относятся к вятскому генопулу, вторые – к саратовскому. Каждую линию высеивали на делянке 5 м², которая опылялась окружающим тестером. Тестовые скрещивания провели в 2019 г. на

изолированных участках по схеме топкросса. В итоге получили 120 межлинейных гибридов F1, полевые испытания которых провели в 2020 г. на делянках 8,0 м² в 2-х кратной повторности при норме высева 500 зерен на 1 м². В качестве стандарта использовали популяционный сорт Валдай. По такой же методике в 2021 г. провели сравнительное испытание 10 инбредных линий ржи, показавших различные эффекты ОКС. Оценивали урожайность, зимостойкость, высоту растений, устойчивость к полеганию, число зерен в колосе, массу 1000 зерен. Уборку проводили в фазе полной спелости малогабаритным комбайном Wintesteiger-Classic. Эффекты ОКС и СКС определяли на основе математической модели, предложенной В.Г. Вольф, и П.П. Литун [26]. Стандартные ошибки и достоверность различий оценивали при уровне вероятности P = 0,95.

Результаты и обсуждение. Средняя урожайность 120 межлинейных гибридов F1 в опыте составила 6,27 т/га (табл. 1), что выше, чем у популяционного сорта-стандарта Валдай, на 0,32 т/га, или 5,4 %. Частота гибридов, показавших достоверно высокий (P > 0,95) конкурсный гетерозис, составила 16,7 % (20 из 120 генотипов). Их урожайность варьировала от 6,75 до 7,55 т/га, что превышает стандарт на 13,4...26,9 %. Максимально высокая в опыте она была у гибридов ms H-1185-2 × mf H-1423 (7,55 т/га), ms H-1185-1 × mf H-1432 (7,48 т/га), ms H-1185-1 × mf H-1423 (7,36 т/га), ms H-649 × mf H-1147 (7,23 т/га), ms H-1179 × mf H-1147 (7,22 т/га). Наиболее урожайными были генотипы с участием стерильной линии ms H-1185-1 (7,19 т/га) и тестера mf H-1147 (6,52 т/га). Очень низкую урожайность (на уровне 5,08...5,18 т/га) отмечали у гибридов от скрещивания линий ms H-451, ms H-577, ms H-31, ms H-422 с тестером mf H-1432. При этом генотип материнских линий обуславливал более сильное варьирование гибридов по урожайности, чем генотип тестеров.

Основной причиной варьирования урожайности изучаемых гибридов были различия между их родителями по комбинационной способности (табл. 2). В наших опытах в целом на долю эффектов ОКС приходилось 91,2 % всей изменчивости урожайности гибридов, на долю СКС – 6,9 %. Из этого следует, что основным компонентом генотипической вариации урожайности служит аддитивное действие генов и очень малая доля приходится на доминирование в локусах и эпистаз. Следовательно, эффект гетерозиса по урожайности можно рассматривать как результат аддитивного взаимодействия генов. Поэтому при отборе лучших линий для скрещивания очень важно знать уровень их ОКС. Широкое соотношение вариантов ОКС/СКС указывает на достаточно высокую генетическую дивергенцию изучаемых линий.

Оценка эффектов ОКС стерильных (g) и фертильных (g_j) линий показала, что изучаемые линии значительно различались по комбинационной способности (табл. 3). С целью сравнения со средней ОКС рассчитывали ошибку Ed_{gi} и HCP₀₅, которые для стерильных линий были равны 0,09 и 0,18 соответственно, для фертильных тестеров – 0,03 и 0,06. По результатам исследований существенно более высокой ОКС обладали 7 линий: ms

Табл. 2. Дисперсионный анализ комбинационной способности инбредных линий озимой ржи

Источник дисперсии	SS	df	ms ²	F _{факт.}	F ₀₅
ОКС ms линий	15,6	29	0,53	14,3	1,57
ОКС mf линий (тестеров)	4,0	3	1,33	35,9	2,70
СКС	12,6	87	0,14	3,8	1,40
Остаточная	4,4	119	0,04		

Табл. 3. Оценка эффектов ОКС стерильных линий (g_i) и фертильных линий-тестеров (g_j)

Линия	Эффект ОКС	Линия	Эффект ОКС
стерильные	g_i	стерильные	g_i
ms H-31	-0,63	ms H-1074	0,06
ms H-48	0,26*	ms H-1099	0,08
ms H-71	-0,23	ms H-1179	0,69*
ms H-139	-0,31	ms H-1185-1	0,92*
ms H-283	-0,15	ms H-1185-2	0,68*
ms H-325	0,05	ms H-1190	-0,06
ms H-422	-0,62	ms H-1238	0,40*
ms H-451	-0,37	ms H-1247	0,21*
ms H-463	-0,38	ms H-1276	-0,14
ms H-577	-0,35	ms H-1309	-0,42
ms H-649	0,12	ms H-1370	0,15
ms H-699	-0,05	$\Sigma=$	0
ms H-700	0,29*	тестеры	g_j
ms H-732	0,04	mf H-1432	-0,08
ms H-842	-0,04	mf H-1423	-0,09
ms H-1051	-0,38	mf H-1147	0,25*
ms H-1054	0,14	mf H-1842	-0,08
ms H-1058-1	-0,02	$\Sigma=$	0
ms H-1058-2	0,05		

*линия с достоверно высокой ОКС.

H-1185-1, ms H-1185-2, ms H-1179, ms H-1238, ms H-700, ms H-48, ms H-1247. Среди тестеров лучшей оказалась только линия mf H-1147. Достоверно низкую ОКС в изучаемом наборе отмечали у 9 стерильных линий и 3 линий-тестеров. Эффекты ОКС у них были отрицательными, а урожайность гибридов F1 с их участием очень сильно варьировала. Наличие линий с низкой ОКС объясняет почему не всякое скрещивание инбредных линий дает гетерозисное потомство.

Средняя дисперсия эффектов СКС по стерильным линиям составила $\sigma^2_{S_i} = 0,1044$, по тестерам $\sigma^2_{S_j} = 0,0692$ (табл. 4). Сравнивая фактические дисперсии по каждой линии с этими величинами, находим, что в отдельных сочетаниях существенно более высокую СКС продемонстрировали 15 стерильных линий и 2 фертильных тестера, которыми оказались mfH-1432 и mfH-1423. Среди них выделялись линии ms H-451, ms H-577, ms H-842, ms H-1185-2 и ms H-1190, особенностью которых состояла в том, что средняя урожайность гибридов с участием линий с высокой ОКС была достоверно выше, чем средняя урожайность гибридов с участием линий с высокой СКС ($6,76$ т/га против $6,24$ т/га, $t_{\text{факт.}} = 3,38 > t_{0,05} = 2,22$). Важно также, что среди 30 изучаемых линий выявлена только одна (ms H-1185-2), которая сочетала высокие оценки по ОКС и СКС. Не сочетались эти два свойства и у лучшего тестера mf H-1147. Это привносит трудности в селекцию, так как если высокие ОКС и СКС линии не сочетаются, то исключается возможность использовать максимальный эффект гетерозиса в гибридах с ее участием.

Как было отмечено ранее, комбинационная способность – признак, трудно поддающийся измерению. В

этой связи особый интерес представляет поиск признаков, тесно коррелирующих с эффектами ОКС и СКС. Давно отмечено [1], что важным фенотипическим ориентиром в селекции инбредных линий ржи служит уровень их собственной продуктивности. У ржи существует взаимосвязь между продуктивностью родительских форм и гибридов F1 [12]. Наиболее тесные генотипические корреляции отмечены для высоты растения, массы 1000 зерен, числа падения и содержания крахмала [20]. Считается, что такая взаимосвязь может способствовать сокращению затрат на полевые испытания тесткроссов. Однако по другим данным [19] высокая продуктивность линий не всегда служит показателем наивысшей продуктивности их гибридов. Поэтому в программах селекции гибридной ржи необходимо проводить испытание тесткроссов.

Результаты оценки двух групп линий с плюсом и минус эффектами ОКС в нашем исследовании свидетельствуют (табл. 5), что стерильные линии с высокой ОКС, в сравнении с линиями с низкой ОКС, отличались достоверно большей урожайностью и были более высокорослыми. Выявлена положительная корреляция между эффек-

Табл. 4. Оценка эффектов СКС ms линий и mf тестеров

Стерильная линия	Линия тестер				Σs^2_{ij}	$\sigma^2_{S_i}$
	mf H-1432	mf H-1423	mf H-1147	mf H-1842		
ms H-31	-0,40	0,40	0,21	-0,21	0,4082	0,1113*
ms H-48	0,52	0,10	-0,17	-0,45	0,5118	0,1459*
ms H-71	-0,08	0,23	0,21	-0,36	0,2330	0,0530
ms H-139	0,28	-0,41	0,14	-0,01	0,2662	0,0640
ms H-283	0,32	-0,20	-0,05	-0,07	0,1498	0,0252
ms H-325	-0,15	-0,07	-0,05	0,27	0,1028	0,0096
ms H-422	-0,38	-0,34	0,20	0,52	0,5704	0,1654*
ms H-451	-0,73	-0,03	0,31	0,45	0,8324	0,2528*
ms H-463	-0,08	0,45	0,01	-0,38	0,3534	0,0931
ms H-577	-0,73	-0,06	0,32	0,47	0,8598	0,2619*
ms H-649	-0,42	-0,10	0,57	-0,05	0,5138	0,1466*
ms H-699	-0,04	0,25	-0,01	-0,20	0,1042	0,0110
ms H-700	0,12	-0,69	0,12	0,45	0,7074	0,0112
ms H-732	-0,23	0,09	-0,18	0,32	0,1958	0,0406
ms H-842	0,29	0,52	-0,29	-0,53	0,7195	0,2151*
ms H-1051	0,14	-0,24	0,24	-0,14	0,1544	0,0267
ms H-1054	0,09	-0,31	0,21	0,01	0,1484	0,0248
ms H-1058-1	-0,38	-0,34	0,42	0,30	0,5264	0,1508*
ms H-1058-2	-0,23	-0,42	0,47	0,18	0,4826	0,1362*
ms H-1074	0,30	0,23	0,16	-0,69	0,6446	0,1902*
ms H-1099	0,35	-0,53	-0,10	0,28	0,4918	0,1392*
ms H-1179	0,05	-0,31	0,02	0,24	0,1566	0,0275
ms H-1185-1	0,38	0,26	-0,52	-0,12	0,4968	0,1409*
ms H-1185-2	0,05	0,69	-0,54	-0,20	0,8102	0,2478*
ms H-1190	0,54	-0,18	-0,59	0,23	0,7250	0,2170*
ms H-1238	-0,14	0,22	-0,14	0,06	0,0912	0,0057
ms H-1247	0,03	0,56	-0,34	-0,25	0,4926	0,1395*
ms H-1276	0,41	0,01	-0,19	-0,23	0,2572	0,061
ms H-1309	-0,07	0,07	0,12	-0,12	0,0386	0,0011
ms H-1370	0,12	0,06	-0,30	0,12	0,1224	0,0161
Σs^2_{ij}	3,2725	3,4079	2,5570	2,9299	—	—
$\sigma^2_{S_j}$	0,0771*	0,0818*	0,0525	0,0653	—	—

Средняя $\sigma^2_{S_i} = 0,1044$, средняя $\sigma^2_{S_j} = 0,0692$

*линия с достоверно высокой СКС.

Табл. 5. Морфо-биологическая оценка инбредных линий ржи с различными эффектами ОКС (2021)

Линия	Эффекты ОКС	Урожайность, т/га	Высота растений, см	Зимостойкость, %	Устойчивость к полеганию, балл	Число зерен в колосе, шт.	Масса 1000 зерен, г
Линии с высокой ОКС							
ms H-1185-1	0,92	3,30	122	42,6	9	52,6	25,6
ms H-1185-2	0,68	4,73	120	70,07	9	45,6	28,0
ms H-1247	0,21	4,36	130	47,9	8	52,2	26,4
ms H-649	0,22	3,70	128	41,1	8,5	45,7	27,0
ms H-1054	0,14	4,07	130	34,4	7,5	49,3	23,8
Среднее	0,43	4,03±0,25*	126,0±2,1*	47,3±6,2	8,4±0,3	49,2±1,5	26,2±0,7
Линии с низкой ОКС							
ms H-451	-0,37	1,94	110	19,9	9	40,8	24,2
ms H-577	-0,35	2,44	105	21,3	9	41,6	22,8
ms H-422	-0,62	3,66	115	51,7	8,5	53,6	27,0
ms H-1309	-0,42	2,85	125	55,6	7,0	42,0	27,2
ms H-842	-0,04	2,76	120	55,9	9	50,3	19,6
Среднее	-0,36	2,73±0,28	115,0±3,5	40,9±8,3	8,5±0,4	45,8±2,6	24,2±1,4

*различия между средними достоверны при 5 %-ном уровне значимости

тами ОКС линий и уровнем их урожайности ($r=0,59$, $t_{\text{факт}}=2,30 > t_{0,05}=2,22$). По другим признакам групповые различия были недостоверны, однако следует отметить заметный тренд таких линий в сторону лучшей зимостойкости, озерненности колоса и массы 1000 зерен. В более ранних наших исследованиях [17], корреляция между этими признаками с эффектами ОКС была статистически достоверной. Анализируя эту зависимость, важно отметить, что положительная корреляция между оценками ОКС и высотой растений нежелательна, так как длинностебельные гибриды будут полегать. В то же время эту проблему можно решить, если проводить интенсивную селекцию на сочетание короткостебельности и крупнозерности. Эти признаки имеют высокий коэффициент наследуемости и отбор по ним позволит увереннее прогнозировать лучшие межлинейные гибриды. Этот тезис подтверждают результаты многолетней гибридной селекции ржи в Германии, где в результате интенсивной селекции современные самоопыленные линии ржи превосходят по продуктивности первые инбредные формы в 5...8 раз [22]. Именно благодаря такому селекционному улучшению родительских форм современные гибриды ржи достигли уровня потенциальной урожайности гибридов кукурузы и сортов пшеницы.

Выводы. Таким образом, оценка инбредных линий озимой ржи в топкроссных скрещиваниях – эффективный метод ранней диагностики их комбинационной способности. Этот метод позволяет объективно выделить перспективные линии и четко дифференцировать их по уровню ОКС и СКС. В результате испытания 120 топкроссных гибридов F1 выделено 20 комбинаций, которые превосходили стандарт Валдай на 13,4...26,9 %. Наиболее урожайными были гибриды с участием линии ms H-1185-1 и тестера mf H-1147. Достоверно более низкой она была у гибридов от скрещивания линий ms H-451, ms H-577, ms H-31, ms H-422 с тестером mf H-1432. Существенно более высокая ОКС отмечена у 7 линий, а среди тестеров лучшей оказалась mf H-1147. Достоверно меньшую ОКС зафиксировали у 9 стерильных линий и 3 линий-тестеров. Эффекты ОКС у них были отрицательными, а урожайность гибридов F1 с их участием сильно варьировала. Существенно более высокую СКС продемонстрировали 15 стерильных линий и 2 фертильных тестера. Среди них выявлена только одна (ms H-1185-2), которая сочетала высокие

оценки не только по ОКС, но и по СКС. Характерная особенность изучаемых линий заключается в широком соотношении вариантов ОКС/СКС, что указывает на их достаточно высокую генетическую дивергенцию. Важно то, что линии с высокими оценками по ОКС достоверно отличаются более высокой собственной урожайностью и высокорослостью, в сравнении с низкой ОКС. Из этого следует, что селекционное улучшение линий необходимо проводить в направлении сочетания у них короткостебельности и крупнозерности. Эти признаки имеют высокий коэффициент наследуемости и отбор инбредных линий с высокой степенью их выраженности позволит относительно надежно прогнозировать получение высокогетерозисных гибридов.

Литература

1. Geiger H.H. *Strategies of Hybrid Rye Breeding* // *Vortr. Pflanzenzüchtung*. 2007. Vol. 41. P.1-5.
2. Sprague G.F., Tatum L.G. *General and specific combining ability in single crosses of corn* // *J. Amer. Soc. Agron.* 1942. Vol. 34. P. 923-932.
3. Савченко В.К. *Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях*. Минск: Наука и техника, 1984. 225 с.
4. Хотылева Л.В., Тарутин Л.А. *Генетика гетерозиса // Генетические основы селекции растений*. Минск: Белорусская наука, 2008. Т. 1. С. 81-136.
5. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В., Тарутин Л.А., Шаптуренко М.Н. *Гетерозис в селекции сельскохозяйственных растений // Молекулярная и прикладная генетика*. 2008. Т.8. С.7-24.
6. Geiger H.H., Miedaner T. *Rye Breeding* // *Cereals. (Handbook of Plant Breeding)*. New York: Springer Science+Business Media LLC, 2009. Vol. 3. P. 157-181.
7. *Комбинационная способность стерильных линий озимой ржи в системе топкроссных скрещиваний* / В.Д. Кобылянский, Н.С. Лапиков, А.Г. Катерова и др. // *Научно-технический бюллетень ВИР. Л.: Сельхозгиз*. 1987. Вып. 69. С.3-8.
8. Худоеерко В.И., Панченко И.А. *Проявление гетерозиса у озимой ржи* // *Научно-технический бюллетень ВИР. Л.: Сельхозгиз*. 1975. Вып. 48. С. 38-41.
9. Morgenstern K., Geiger H.H. *General and specific combining ability in testcrosses between inbred lines of rye* // *Hodowla Rosl. Aklimat. Nasienn.* 1975. Vol. 19. No. 5/6. P. 386-390.

10. Особенности проявления эффекта гетерозиса у гибридов F1 озимой ржи (*Secale cereale* L.) по элементам продуктивности / В.Е. Шимко, С.И. Гордей, И.А. Гордей и др. // Проблемы и пути повышения эффективности растениеводства в Беларуси. Минск: НПЦ НАН Беларуси по земледелию, 2007. С.24-27.
11. Пономарева М.Л., Пономарев С.Н. Научные основы селекции озимой ржи. Казань: Изд-во ФЭН, 2019. 352 с.
12. Деревянко В.П., Егоров Д.К. Актуальные вопросы гетерозисной селекции озимой ржи. Харьков: Институт растениеводства им. В.Я.Юрьева. 2008. 152 с.
13. Genetic architecture of plant height in winter rye introgression libraries / T. Miedaner, B.U. Muller, H.-P. Piepho, et al. // Plant Breed. 2011. Vol. 130. No. 2. P. 209-216.
14. Соколов Б.П., Костюченко В.И. К вопросу выбора тестеров для оценки комбинационной способности линий кукурузы в топкроссах // Сельскохозяйственная биология. 1978. Т. 13. № 1. С. 44-48.
15. Гончаренко А.А. Актуальные вопросы селекции озимой ржи. М.: ФГБНУ Росинформагротех. 2014. 372 с.
16. Изучение комбинационной способности инбредных линий озимой ржи по методу топкросса / А.А. Гончаренко, С.А. Ермаков, А.В. Макаров и др. // Зерновое хозяйство России. 2017. №5. С. 5-12.
17. 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.
18. Reif J.C., Hahn V., Melchinger A.E. Genetic basis of heterosis and prediction of hybrid performance // *Helia*. 2012. Vol. 35, No. 57. P. 1-8. URL: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.2298/hel1257001r/html> (дата обращения: 10.04.2022).
19. 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.
20. Correlation between per se and Testcross Performance in Rye (*Secale cereale* L.) Introgression Lines Estimated with a Bivariate Mixed Linear Model / K.C. Falke, P. Wilde, H. Wortmann, et al. // *Crop Science*. 2010. Vol. 50. No.5. P. 1863-1873.
21. Miedaner T., Geiger H.H. Estimates of combining ability for resistance of winter rye to *Fusarium culmorum* Head Blight // *Euphytica*. 1996. Vol. 89. No. 3. P. 339-344.
22. Genome-wide association mapping and genomic prediction of *Fusarium* head blight resistance, heading stage and plant height in winter rye (*Secale cereale*) / D.S. Gaikpa, S. Koch, F.J. Fromme, et al. // *Plant Breed*. 2020. Vol. 139. No. 3. P.508-520.
23. Гордей И.А., Гордей С.И., Урбан Э.П. Генетические основы селекции гибридных сортов ржи (*Secale cereale* L.) // Молекулярная и прикладная генетика. 2008. Т.8. С. 40-52.
24. Пенева Т.И., Мартыненко Н.М., Кобылянский В.Д. Использование спектров секалина для прогнозирования гетерозиса в селекции // III Вавиловская международная конференция «Идеи Н.И.Вавилова в современном мире». С-Пб.: ВИР, 2012. С. 380.
25. Combining ability of parental genotypes of winter rye / I. Kolasinska, W. Brukwirski, J. Jagodzinski, et al. // *Biul. Inst. Hodowli Aklimat. Rosl*. 2011. No. 260-261. P. 241-249.
26. Вольф В.Г., Литун П.П. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности. Харьков: УНIIIPCuГ им. В.Я.Юрьева, 1980. 75 с.
27. Genetic gain from hybrid rye breeding: achievements and challenges / P. Wilde, P. Bajgain, P. Dopierala, et al. // *Intern. Conference on Rye Breeding and Genetics*. Wroclaw: 2015. P. 20-21.

Поступила в редакцию 20.08.2022

После доработки 25.09.2022

Принята к публикации 30.11.2022