

УДК 633.854.78:631.52

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКА УРОЖАЙНОСТИ СЕМЯНОК У МЕЖЛИНЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

В.В. Волгин,

доктор сельскохозяйственных наук

А.Д. Обыдало,

младший научный сотрудник

ФГБНУ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

Тел.: (861) 254-29-29

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Для цитирования: Волгин В.В., Обыдало А.Д. Результаты изучения наследования признака урожайности семян у межлинейных гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2016. – Вып. 4 (168). – С. 19–24.

Ключевые слова: подсолнечник, наследование, признак, урожайность, эпистаз, доминирование, аддитивное взаимодействие генов.

Целью исследований является изучение наследования признака урожайности семян у межлинейных гибридов подсолнечника на ЦМС-основе. опыты проводили в 2012–2014 гг. на полях центральной экспериментальной базы ВНИИМК, г. Краснодар. Две современные материнские формы (линия ВА 93 А с урожайностью семян 1,30 т/га и простой ЦМС-гибрид Кубанский 93 А с более высокой урожайностью – 2,56 т/га) в 2012 г. опыляли под изоляторами типа «рукав» пыльцой каждой из 10 линий-опылителей, которые характеризуются высокой или средней комбинационной способностью по изучаемому признаку. Полученные гибриды в количестве 20 образцов и их родительские компоненты в 2013–2014 гг. оценивались по признаку урожайность семян. Данные исследований позволяют сделать вывод о том, что в наследовании признака урожайности семян у изученных межлинейных гибридов эпистаз отсутствует. В генетическом контроле этого признака основную роль играет аддитивное

взаимодействие генов. Для повышения уровня проявления хозяйственно полезных признаков изученных линий целесообразно использовать методы рекуррентного отбора на ОКС, конвергентное улучшение и кумулятивную селекцию.

UDC 633.854.78:631.52

The research results of inheritance of seed yield trait in interline sunflower hybrids.

V.V. Volgin, doctor of agriculture

A.D. Obydalo, junior researcher

FGBNU VNIIMK

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Тел.: (861) 254-29-29

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Key words: sunflower, inheritance, trait, oil content, yield, epistasis, dominance, additive interrelation of genes.

The purpose of the research is to study inheritance of seeds yield trait in interline sunflower CMS-hybrids. The tests were conducted on fields of VNIIMK, Krasnodar, Russia, in 2012–2014. In 2012, two modern maternal forms (a line VA 93 A, seeds yield is 1.30 t per ha, and a simple CMS-hybrid Kubansky 93 A with higher yield – 2.56 t per ha) were pollinated under the special isolator (so called sleeve) with a pollen of each from ten lines-pollinators which are characterized with high or middle combining ability of a studied trait. The received 20 samples of hybrids and their parental components were estimated on seed yield trait in 2013–2014. The data of research allowed stating that epistasis is absent in inheritance of seed yield trait in studied interline hybrids. The main role in genetic control of this trait belongs to additive interrelation of genes. To use methods of recurrent selection for total combining ability, convergent improvement and cumulative breeding is rational in order to increase a level of demonstration of economically valuable traits in studied lines.

Введение. В работе селекционеров и генетиков большое значение имеет знание закономерностей наследования, числа генов, контролирующих проявление признаков у растений и факторов, влияющих на их проявление.

Существуют две основные модели, учитывающие количество генов, контролирующих тот или иной признак, с помощью которых описывают и объясняют явление наследственности. В случае каче-

ственной модели наследования признаки определяются одним, двумя или тремя генами. При этом в потомстве проявляются закономерности моно-, ди- или тригибридного расщепления, открытые в 1865 г. Г. Менделем [1]. В отдельных случаях экспрессия признаков может выражаться в эпистатическом и комплиментарном взаимодействии генов, что уменьшает число фенотипических классов в расщепляющемся потомстве [2].

Под эпистазом понимается подавление действия генов одной аллельной пары генов доминантным или рецессивным геном другой, не аллельной им пары генов, даже в тех случаях, если эпистатичный ген находится в гетерозиготном, гомозиготном, рецессивном или доминантном состоянии [3].

Комплиментарное взаимодействие генов – совместное действие двух или большего числа самостоятельно менделирующих генов на проявление одного какого-либо признака. При этом каждый из комплиментарных генов в отдельности не обладает способностью вызывать развитие данного признака, и лишь сочетание их в одном геноме обслуживает его развитие. Первые тесты по комплементации аллелей были проведены Н.П. Дубининым в 1929 г. [4].

В полигенной модели наследования предполагается, что признаки контролируются большим числом генов, каждый из которых вносит небольшой вклад в эффект их проявления. Основной задачей при этом типе наследования является учет средовых влияний на фенотипические проявления того или иного признака. Принципы полимерного наследования открыл в 1908 г. Н. Nilsson-Enle [5]. Большой вклад в развитие этого направления внесли Е.М. East [6], J.M. Rasmusson [7], К. Mather [8] и другие. Следует отметить, что термин «полигены» предложил К. Mather, и после него стали применять понятие «полигенная наследственность». Сущность действия полигенов, в случае количественной

наследственности, состоит в том, что каждый из них включает признак слабо. В связи с этим для полноценного выражения признака требуется ряд полигенов.

Как известно, в процессе селекции основной целью гибридизации растений является достижение гетерозисного эффекта тех или иных хозяйственно-биологических признаков и получение новых трансгрессивных форм с новым их сочетанием и проявлением.

Одним из наиболее важных признаков является урожайность.

По подсолнечнику работ, касающихся изучения наследования урожайности семян, не так много, и они носят противоречивый характер.

В опытах В.Г. Вольфа и Л.П. Думачевой [9] отмечалось преобладающее значение в структуре генетического влияния аддитивных эффектов на этот признак, т.е. наследуемость в широком смысле, обусловленная разнообразием материнских и отцовских линий.

J.F. Miller и G.N. Fick [10] отметили, что аддитивное и неаддитивное взаимодействие генов (или эффекты) играет важную роль в контроле урожайности семян у подсолнечника.

S. Josic [11] изучал процесс наследования и зависимость аддитивных доминантных и двухлокусных эпистатических эффектов генов, используя модель, основанную на семи параметрах и нашел, что доминантные гены имеют значительно большее влияние на урожайность семян, чем аддитивные гены. К такому же выводу пришли ряд других авторов [12; 13; 14].

В исследованиях J.F. Miller et al. [15], E. Gangappa et al. [16], P.M. Panchabae [17] установлено, что эпистатические эффекты, контролирующие урожайность, имели наибольшее значение. При этом некоторое влияние на проявление этого признака оказывают такие взаимодействия генов, как неполное доминирование и аддитивные эффекты, наименьшее значение имеет доминирование.

Учитывая сравнительную немногочисленность исследований по наследованию признака урожайность семян подсолнечника и то, что в последнее время во ВНИИМКе созданы новые линии подсолнечника, нами была поставлена задача изучения этой темы применительно к вновь созданному селекционному материалу.

Материалы и методы. Опыты проводили в 2012–2014 гг. на полях центральной экспериментальной базы ФГБНУ ВНИИМК, г. Краснодар.

Две современные материнские формы: линия ВА 93 А и простой гибрид на основе ЦМС Кубанский 93 А в 2012 г. опылялись под изоляторами типа «рукав» с каждой из 10 отцовских линий-закрепителей стерильности пыльцы подсолнечника: СЛ₁₃2310, СЛ₁₃3854, ВК654, СЛ₀₅16, СЛ₁₃2196, СЛ₁₃2272, СЛ₁₃3870, СЛ₁₃2286, СЛ₁₃2260, и СЛ₁₃2266.

Все вышеотмеченные отцовские линии характеризуются высокой или средней комбинационной способностью по урожайности семян. Линия ВА 93 А отличается меньшей урожайностью (1,30 т/га) по сравнению с простым гибридом Кубанский 93 (2,56 г/га). Опыление материнских форм фертильными линиями проводили под изолятором типа «рукав».

Полученные гибриды в количестве 20 образцов и их родительские компоненты выращивались в 2013–2014 гг. на 4-рядных делянках в 3-кратной повторности, общая площадь делянки 24,5 м², учетная – 12,2 м², густота стояния растений 55–60 тыс. шт./га.

После уборки определяли урожайность семян (т/га) в пересчете на 10 %-ную влажность.

Достоверность различий между вариантами опыта (НСР₀₅) вычисляли методом дисперсионного анализа в изложении Б.А. Доспехова [18].

В 1969 г. J.L. Jinks et al. [19] предложили метод, позволяющий в основном получать ту же информацию, что дает диаллельный анализ при сокращении объема работы: если диаллельный анализ

требует n² скрещиваний, то двутестерный метод только 2n. В связи с выше изложенным в своих исследованиях мы воспользовались методикой этих авторов.

Этот метод был проверен ими на чистых линиях табака, которые предварительно испытывали классическим диаллельным анализом. При сопоставлении результаты обоих методов оказались идентичными [19].

Сущность двутестерного метода сводится к следующему. Две тестерные линии L₁ и L₂ отбирают из совокупности анализируемых сортов. Тестеры желательно брать максимально контрастными по изучаемому признаку. Каждую линию (i) скрещивают с двумя тестерами, при этом получают гибриды L_{1i} и L_{2i}. Анализ состоит из двух частей: 1) испытание на наличие эпистаза; 2) исследование на аддитивную и доминантную компоненты, если эпистаз отсутствует. Математическую обработку полученных цифровых данных проводили на основе компьютерной программы [20].

Результаты и обсуждение. В процессе исследований изучали 20 межлинейных гибридов подсолнечника и их 10 отцовских линий и двух тестеров на ЦМС-основе, одни из которых характеризуются низким показателем урожайности семян – линия ВА 93 А (1,28 т/га), другой высокими показателями признака – простой гибрид Кубанский 93 А (2,56 т/га).

Итоговые результаты, полученные в 2013 г., отражены в таблице 1.

Таблица 1

Средняя урожайность семян подсолнечника, г/дел.

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

Линия опылитель	Гибрид опылителя с тестером		Среднее	
	ВА 93 А	Куб. 93 А	гибрида	линии опылителя
СЛ ₁₃ 2310	4018	4074	4046	1540
СЛ ₁₃ 3854	3612	4060	3836	1526
ВК654	3437	4186	3811	1694
СЛ ₀₅ 16	4410	5208	4809	2072
СЛ ₁₃ 2196	4648	4956	4802	1918
СЛ ₁₃ 2272	3626	3976	3801	1554
СЛ ₁₃ 3870	4018	4116	4067	1540
СЛ ₁₃ 2286	4466	4816	4641	1862
СЛ ₁₃ 2260	4606	5250	4928	2086
СЛ ₁₃ 2266	2511	4606	3558	1638

Результаты дисперсионного анализа ($L_{1i} + L_{2i} + P$) указывают на отсутствие эпистатического эффекта (табл. 2) взаимодействия генов, так как определение наличия эпистаза позволило получить $F_{\text{факт.}} = 2,325$, что было ниже $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$.

Таблица 2

Тест на эпистаз методом двустерного анализа родительских линий подсолнечника по признаку урожайность семян

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	36753780	29	1267371,72		
Линии	18595620	9	2066180,00	2,325	2,460
Повторность	2159092	2	1079546,13		
Ошибка	15999066	18	888837,00		

Следовательно, в данном опыте при уровне значимости 0,05 эпистаз отсутствовал.

Отсутствие эпистатического эффекта позволило нам провести дальнейший анализ на наличие аддитивного взаимодействия генов и доминирования.

После проведения дисперсионного анализа сумм ($L_{1i} + L_{2i}$) было установлено, что параметр доминирования D составил 1769922, критерий $F_{\text{факт.}} = 3,357$ и был значительно выше $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$, что позволяет сделать вывод о наличии аддитивного взаимодействия генов в наследовании признака урожайности семян (табл. 3).

Таблица 3

Тест на аддитивность методом двустерного анализа линий подсолнечника по признаку урожайности семян

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	47011472,0	29	1621085,24		
Линии	28131020,0	9	3125668,89	3,357	2,460
Повторность	2120775,5	2	1060387,75		
Ошибка	16759674,0	18	931093,00		

Примечание: параметр доминирования $D = 1769922$

В процессе осуществления дисперсионного анализа разностей ($L_1 - L_{2i}$) был рассчитан параметр доминирования $H_1 = 370498$, при этом степень доминирования $\sqrt{H_1 D} = 0,458$, однако критерий $F_{\text{факт.}} = 1,093$ при $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$ свидетельствует

о незначительном влиянии доминирования в проявлении изучаемого признака (табл. 4).

Аналогичные результаты были получены в 2014 г. Сводные данные урожайности семян представлены в таблице 5.

Таблица 4

Тест на доминирование методом двустерного анализа линий подсолнечника по признаку урожайность семян

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	28258820,00	29	974442,069		
Линии	9238787,00	9	1026531,89	1,093	2,460
Повторность	2114315,25	2	1057157,63		
Ошибка	16905718,00	18	939206,56		

Параметр доминирования $H_1 = 370498$

Степень доминирования $\sqrt{H_1/D} = 0,458$

Таблица 5

Средняя урожайность семян родительских линий и гибридов подсолнечника, г/дел.

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

Линия опылитель	Гибрид опылителя с тестером		Среднее	
	ВА 93	Куб. 93	гибрида	линии опылителя
СЛ ₁₃ 2310	3396	4102	3749	1498
СЛ ₁₃ 3854	3868	3990	3929	1414
ВК654	2690	3837	32630	1624
СЛ ₀₅ 16	4475	5146	4810	1960
СЛ ₁₃ 2196	4275	4874	45740	1848
СЛ ₁₃ 2272	3583	3759	3671	1470
СЛ ₁₃ 3870	3905	3894	3899	1582
СЛ ₁₃ 2286	4592	4739	4665	1813
СЛ ₁₃ 2260	4767	5002	4884	2072
СЛ ₁₃ 2266	3574	2438	3006	742

В процессе дисперсионного анализа величин ($L_{1i} + L_{2i} - P$) было определено отсутствие эпистаза, так как $F_{\text{факт.}} = 2,325$ при $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$ (табл. 6).

Таблица 6

Тест на эпистаз методом двустерного анализа родительских линий подсолнечника по признаку урожайность семян

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	30955980,00	29	1067447,59		
Линии	15743034,00	9	17492126,00	2,195	2,460
Повторность	870344,063	2	435172,031		
Ошибка	14342601,25	18	796811,181		

Учитывая отсутствие эпистатического взаимодействия генов, контролирующих урожайность гибридов подсолнечника, нами были осуществлены тесты на аддитивность и доминирование.

Дисперсионный анализ сумм $L_{1i} + L_{2i}$ позволил выявить величину параметра доминирования, которая составила 3303129, при этом критерии $F_{\text{факт.}} = 10,880$, что значительно выше $F_{05\text{табл.}} = 2,460$, а это позволяет сделать вывод о наличии аддитивного взаимодействия генов в наследовании признака урожайности семян (табл. 7).

Таблица 7

Тест на аддитивность методом двустерного анализа линий подсолнечника по признаку урожайность семян

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05\text{табл.}}$
Общее	57570428,00	29	1985187,17		
Линии	46896176,00	9	5210686,22	10,880	2,460
Повторность	2053877,00	2	1026938,50		
Ошибка	8620378,00	18	478909,889		

Примечание: параметр доминирования $D = 3303129$

Проведение дисперсионного анализа разностей ($L_{1i} - L_{2i}$) дало возможность рассчитать параметр доминирования $H_1 = 569430$, при этом степень доминирования $\sqrt{H_1/D}$ составила 0,415, однако $F_{\text{факт.}} = 2,035$, что ниже $F_{05\text{табл.}} = 2,460$, следовательно влияние доминирования не существенно (табл. 8).

Таблица 8

Тест на доминирование методом двустерного анализа линий подсолнечника по признаку урожайность семян

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05\text{табл.}}$
Общее	20826306,000	29	718148,483		
Линии	9991244,000	9	1110138,22	2,035	2,460
Повторность	1015639,313	2	507819,656		
Ошибка	9819422,000	18	545523,444		

Примечание: параметр доминирования $H_1 = 569430$
степень доминирования $\sqrt{H_1/D} = 0,415$

Учитывая результаты наших исследований, можно рекомендовать использо-

вать применительно к изученному селекционному материалу подсолнечника периодический отбор на общую комбинационную способность (ОКС), предложенный Дж. Спрэггом [21], конвергентное улучшение, разработанное F.D. Richey [22], и метод кумулятивной селекции, основанный F.D. Richey [23]. Все три метода отбора базируются в теоретическом отношении на признании основной причиной гетерозиса гипотезы доминантных сцепленных факторов, обладающих аддитивным эффектом.

Выводы. В наследовании признака урожайности семян у межлинейных гибридов подсолнечника на ЦМС-основе эпистаз отсутствовал. Основную роль в генетическом контроле этого признака играет аддитивное взаимодействие генов. Для улучшения изученных нами линий и гибридов подсолнечника целесообразно использовать методы рекуррентного отбора на ОКС, конвергентное улучшение и кумулятивную селекцию.

Список литературы

1. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. – М., 1965. – 159 с.
2. Орлова Н.И. Генетический анализ. Учебное пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – С. 134–136.
3. Bateson W. The progress of genetics since the rediscovery of Mendels paper // Progr. rei bot. – 1907. – 1 – 368–418 s.
4. Dubinin N.P. Allelomorphen treppen bei *Drosophila melanogaster* // B.Z. – 1929. – 49. – P. 328.
5. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Krenzugen bei Hafer und Weizen // Botan. Notiser. – 1908. – S. 257–294.
6. East E.M. A Mendelian interpretation to of variation that is apparently continuous // Am. Naturalist. – 1910. – Vol. 44. – No 518. – P. 65–82.
7. Rasmusson J.M. Studies on the inheritance of quantitative characters in *Pisum*: I. Preliminary note on genetics of flowering // Hereditas. – 1955. – 20. – P. 161–180.
8. Mather K. The balance of polygenic characters // J. Genet. – 1941. – 41. – P. 159–193.
9. Вольф В.Г., Думачева Л.П. Генотипическое влияние родительских форм на изменчивость хозяйственно-ценных признаков у гибридов подсолнечника // Селекция и семеноводство. – 1973. – № 24. – С. 36–43.
10. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // Sunflower technology and Production: Agronomy monograph / Ed. Schneiter A.A. – American Society of Agronomy, Inc., CSSA, SSSA. Inc. Madison, Wisconsin, USA, 1997. – P. 441–496.

11. Jovic S. Inheritance of yield components in sunflower (*H. annuus* L.) PhD Thesis. – Novi Sad, 2002. – P. 1–84.
12. Kovacik A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Scientia Agric.* – Bohemoslovaca, Praha, 1972. – XX. – 4. – P. 263–273.
13. Stankovic V. Phenotypic and correlations of morphological traits and yield components of prod. Sunflower (*H. annuus* L.): MSc Thesis. – Novi Sad, 2005. – P. 1–65.
14. Hiadni N. Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): PhD Thesis. – Novi Sad, 2007. – P. 1–104.
15. Miller J.F., Fick G.N., Rooth W.W. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower // *Proc. of 10th Int. Sunfl. Conf. Surfers, Paradise, Australia, March 15–18, 1982.* – P. 238–240.
16. Gangappa E., Channakrishnaiah K.M., Thako C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia.* – 1997. – Vol. 20. – No 27. – P. 85–94.
17. Panchabae P.M., Weginwar D.C., Golhar S.R., Rande M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Amer. Plant Physiological.* – 1998. – 12 (2). – P. 156–158.
18. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
19. Jinks J.L., Perkins J.M., Breese E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines // *Heredity.* – 1969. – 24. – P. 45–57.
20. Сорокин О.Д. Пакет программ BIOGEN URL: odssoft.narod.ru/
21. Спрэг Дж. Ранние испытания и периодический отбор // *Гибридная кукуруза.* – М.: Иностранная литература, 1955. – С. 262–283.
22. Richey F.D. The convergent improvement of selected lines of corn // *Amer. Natur.* – 1927. – 61. – P. 430–449.
23. Richey F.D. Isolating better foundation inbred for use in corn hybrids // *Genetics.* – 1945. – 30. – P. 455–471.
7. Rasmusson J.M. Studies on the inheritance of quantitative characters in *Pisum*: I. Preliminary note on genetics of flowering // *Hereditas.* – 1955. – 20. – P. 161–180.
8. Mather K. The balance of polygenic characters // *J. Genet.* – 1941. – 41. – P. 159–193.
9. Volf V.G., Dumacheva L.P. Genotipicheskoe vliyaniye roditel'skikh form na izmenchivost' khozyaystvenno-tsennykh priznakov u gibridov podsolnechnika // *Selektsiya i semenovodstvo.* – 1973. – № 24. – S. 36–43.
10. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // *Sunflower technology and Production: Agronomy monograph / Ed. Schneiter A.A. – American Society of Agronomy, Inc., CSSA, SSSA. Inc. Madison, Wisconsin, USA, 1997.* – P. 441–496.
11. Jovic S. Inheritance of yield components in sunflower (*H. annuus* L.) PhD Thesis. – Novi Sad, 2002. – P. 1–84.
12. Kovacik A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Scientia Agric.* – Bohemoslovaca, Praha, 1972. – XX. – 4. – P. 263–273.
13. Stankovic V. Phenotypic and correlations of morphological traits and yield components of prod. Sunflower (*H. annuus* L.): MSc Thesis. – Novi Sad, 2005. – P. 1–65.
14. Hiadni N. Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): PhD Thesis. – Novi Sad, 2007. – P. 1–104.
15. Miller J.F., Fick G.N., Rooth W.W. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower // *Proc. of 10th Int. Sunfl. Conf. Surfers, Paradise, Australia, March 15–18, 1982.* – P. 238–240.
16. Gangappa E., Channakrishnaiah K.M., Thako C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia.* – 1997. – Vol. 20. – No 27. – P. 85–94.
17. Panchabae P.M., Weginwar D.C., Golhar S.R., Rande M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Amer. Plant Physiological.* – 1998. – 12 (2). – P. 156–158.
18. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
19. Jinks J.L., Perkins J.M., Breese E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines // *Heredity.* – 1969. – 24. – P. 45–57.
20. Сорокин О.Д. Пакет программ BIOGEN URL: odssoft.narod.ru/
21. Спрэг Дж. Ранние испытания и периодический отбор // *Гибридная кукуруза.* – М.: Иностранная литература, 1955. – С. 262–283.
22. Richey F.D. The convergent improvement of selected lines of corn // *Amer. Natur.* – 1927. – 61. – P. 430–449.
23. Richey F.D. Isolating better foundation inbred for use in corn hybrids // *Genetics.* – 1945. – 30. – P. 455–471.

References

1. Mendel' G. Opyty nad rastitel'nymi gibridami. – М., 1965. – 159 s.
2. Orlova N.I. Geneticheskiy analiz. Uchebnoye posobie. – М.: Izd-vo MGU, 1991. – S. 134–136.
3. Bateson W. The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's paper // *Progr. rei bot.* – 1907. – 1 – 368–418 s.
4. Dubinin N.P. Allelomorphen treppen bei *Drosophila melanogaster* // *B.Z.* – 1929. – 49. – P. 328.
5. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Krenzugen bei Hafer und Weizen // *Botan. Notiser.* – 1908. – S. 257–294.
6. East E.M. A Mendelian interpretation to of variation that is apparently continuous // *Am. Naturalist.* – 1910. – Vol. 44. – No 518. – P. 65–82.
1. Mendel' G. Opyty nad rastitel'nymi gibridami. – М., 1965. – 159 s.
2. Orlova N.I. Geneticheskiy analiz. Uchebnoye posobie. – М.: Izd-vo MGU, 1991. – S. 134–136.
3. Bateson W. The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's paper // *Progr. rei bot.* – 1907. – 1 – 368–418 s.
4. Dubinin N.P. Allelomorphen treppen bei *Drosophila melanogaster* // *B.Z.* – 1929. – 49. – P. 328.
5. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Krenzugen bei Hafer und Weizen // *Botan. Notiser.* – 1908. – S. 257–294.
6. East E.M. A Mendelian interpretation to of variation that is apparently continuous // *Am. Naturalist.* – 1910. – Vol. 44. – No 518. – P. 65–82.
7. Rasmusson J.M. Studies on the inheritance of quantitative characters in *Pisum*: I. Preliminary note on genetics of flowering // *Hereditas.* – 1955. – 20. – P. 161–180.
8. Mather K. The balance of polygenic characters // *J. Genet.* – 1941. – 41. – P. 159–193.
9. Volf V.G., Dumacheva L.P. Genotipicheskoe vliyaniye roditel'skikh form na izmenchivost' khozyaystvenno-tsennykh priznakov u gibridov podsolnechnika // *Selektsiya i semenovodstvo.* – 1973. – № 24. – S. 36–43.
10. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // *Sunflower technology and Production: Agronomy monograph / Ed. Schneiter A.A. – American Society of Agronomy, Inc., CSSA, SSSA. Inc. Madison, Wisconsin, USA, 1997.* – P. 441–496.
11. Jovic S. Inheritance of yield components in sunflower (*H. annuus* L.) PhD Thesis. – Novi Sad, 2002. – P. 1–84.
12. Kovacik A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Scientia Agric.* – Bohemoslovaca, Praha, 1972. – XX. – 4. – P. 263–273.
13. Stankovic V. Phenotypic and correlations of morphological traits and yield components of prod. Sunflower (*H. annuus* L.): MSc Thesis. – Novi Sad, 2005. – P. 1–65.
14. Hiadni N. Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): PhD Thesis. – Novi Sad, 2007. – P. 1–104.
15. Miller J.F., Fick G.N., Rooth W.W. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower // *Proc. of 10th Int. Sunfl. Conf. Surfers, Paradise, Australia, March 15–18, 1982.* – P. 238–240.
16. Gangappa E., Channakrishnaiah K.M., Thako C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia.* – 1997. – Vol. 20. – No 27. – P. 85–94.
17. Panchabae P.M., Weginwar D.C., Golhar S.R., Rande M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Amer. Plant Physiological.* – 1998. – 12 (2). – P. 156–158.
18. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
19. Jinks J.L., Perkins J.M., Breese E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines // *Heredity.* – 1969. – 24. – P. 45–57.
20. Сорокин О.Д. Пакет программ BIOGEN URL: odssoft.narod.ru/
21. Спрэг Дж. Ранние испытания и периодический отбор // *Гибридная кукуруза.* – М.: Иностранная литература, 1955. – С. 262–283.
22. Richey F.D. The convergent improvement of selected lines of corn // *Amer. Natur.* – 1927. – 61. – P. 430–449.
23. Richey F.D. Isolating better foundation inbred for use in corn hybrids // *Genetics.* – 1945. – 30. – P. 455–471.