

УДК 631.52:633.854.78

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА МАССЫ СЕМЯН С РАСТЕНИЯ У МЕЖЛИНЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

В.В. Волгин,

доктор сельскохозяйственных наук

А.Д. Обыдало,

младший научный сотрудник

Б.Н. Бочкарёв,

младший научный сотрудник

ФГБНУ ВНИИМК

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

Тел.: (861) 254-29-20

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Для цитирования: Волгин В.В., Обыдало А.Д., Бочкарёв Б.Н. Наследование признака массы семян с растения у межлинейных гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – Вып. 4 (172). – С. 10–17.

Ключевые слова: подсолнечник, наследование, признак, масса семян с растения, эпистаз, доминирование, аддитивное взаимодействие генов.

Целью исследования является изучение наследования признака массы семян с растения 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 массой семян с растения 25,5 г и простой ЦМС-гибрид Кубанский 93 А с более высоким показателем признака – 50,7 г) в 2012 г. опыляли под изоляторами типа «рукав» пыльцой каждой из 10 линий-опылителей, которые характеризуются высокой или средней комбинационной способностью по урожайности семян. Полученные гибриды в количестве 20 образцов и их родительские компоненты в 2013–2014 гг. оценивались по признаку массы семян с растения. Результаты исследований позволяют сделать вывод об отсутствии в наследовании признака массы семян с растения эпистаза (неаллельное взаимодействие генов). Основную роль в генетическом контроле этого признака играет аддитивное взаимодействие генов и в некоторой

степени доминирование. С целью повышения уровня проявления признака массы семян с растения у изученных нами линий целесообразно использовать методы рекуррентного отбора на ОКС, конвергентное улучшение и кумулятивную селекцию.

UDC 631.52:633.854.78

Inheritance of a trait seed weight per a plant in the interline sunflower hybrids.

V.V. Volgin, doctor of agriculture

A.D. Obydalo, junior researcher

Bochkaryov B.N., junior researcher

All-Russia Research Institute of Oil Crops by

Pustovoit V.S. (VNIIMK)

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 254-29-29

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Key words: sunflower, inheritance, trait, seed weight per a plant, epistasis, dominance, additive interrelation of genes.

The purpose of the research is to study inheritance of a trait seed weight per a plant in interline sunflower CMS-hybrids. The tests were conducted on fields of All-Russia Research Institute of Oil Crops by Pustovoit V.S., Krasnodar, Russia, in 2012–2014. In 2012, two modern maternal forms (a line VA 93 A, seeds weight per a plant is 25.5 g, and a simple CMS-hybrid Kubansky 93 A with higher weight – 50.7 g) 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 seeds yield. The received 20 samples of hybrids and their parental components were estimated on a trait seed weight per a plant in 2013–2014. The data of research allowed stating that epistasis is absent in inheritance of a trait seed weight per a plant (non-allelic interrelation of gens). The main role in genetic control of this trait belongs to additive interrelation of genes and a little dominance. 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 the trait seed weight per a plant in studied lines.

Введение. Основой научной селекции является генетика. Её успехи общепризнаны. Однако разрыв между генетикой и селекцией, на который Н.И. Вавилов указывал ещё в 1935 г., до настоящего времени полностью не преодолен [1].

Повышение объективности селекционных решений – одна из задач генетики популяций и количественных признаков [2]. Это разделы генетики, в которых используются специальные разработанные генетико-математические модели и методы. К ним относят популяционно-генетический и биометрико-генетический анализ. Первый предназначен для количественного анализа и прогнозирования генетических процессов в природных и искусственных популяциях, обычно этот метод применяется для анализа качественных признаков. Биометрико-генетический анализ – это результат объединения методов классической генетики и биометрии, т.е. методов математической статистики для биометрических исследований.

Наряду с применением биологической статистики в современной генетике всё шире начинают использовать методы математического моделирования (в популяционной генетике, при изучении действия механизмов наследственности, детерминирующих количественные признаки), а также такие важные свойства для селекции на гетерозис, как общую и специфическую комбинационную способность [3].

В селекции гибридного подсолнечника наиболее важным, наряду с масличностью, является показатель урожайности семян, который определяется структурой урожая и, главным образом, массой семян с растения. Проявление гетерозиса и наследование этого признака изучали многие авторы.

Гетерозис у подсолнечника от 26 до 60 % по сравнению со средним уровнем родительских компонентов и лучшим родителем отметили В.К. Морозов [4], Е.С.Н. Nabura [5], D. Skoric [6], R. Marinkovic [7], Kumar et al. [8]. Согласно N. Hladni et al. [9], по сравнению со средним уровнем родительских компонентов гетерозис по урожаю семян варьировал от 43,2 до 92,3 %, по сравнению с более урожайным родителем гетерозис подсолнечника варьировал от 35,0 до 85,7 %. В исследованиях N. Hladni et al. [10] вели-

чины гетерозиса были существенными во всех гибридных комбинациях по сравнению со средним уровнем родителей и с лучшими родителями: 108,8–274,3 % 54,8–223,2 % соответственно. В опытах Ф.И. Горбаченко [11] большинство изученных гибридов проявили гетерозис по урожаю семян за счёт уменьшения количества пустых семян в центральной части корзинки и увеличения их крупности. По данным В.В. Волгина и А.Д. Обыдало [12], по признаку урожай семян наблюдался 100 %-ный положительный гетерозис, обусловленный 100 %-ным положительным гетерозисом по признаку количества семян на растении и 90 %-ным положительным гетерозисом и 10 %-ным положительным доминированием по признаку массы 1000 семян.

Наряду с фактом проявления гетерозиса по тому или иному признаку для осуществления более эффективного отбора лучших генотипов необходимо знание механизмов их наследования. Проведены многочисленные исследования по наследованию признака урожая семян на растении подсолнечника. Установлены различные механизмы наследования этого признака.

J.F. Miller et al. [13] отметили, что эпистатические эффекты контроля урожая семян на растении наблюдались в 100 % случаев. Наиболее важными среди эпистатических эффектов были взаимодействия доминантных генов [14]. Этот тип эпистаза является нежелательным, потому что в этом случае эпистаз уменьшает эффекты доминантных генов в фенологическом проявлении урожая семян. К аналогичным выводам пришли E. Gan-gappa et al. [15] и P.M. Panchabaye et al. [16].

В исследованиях A. Manjuath, J.V. Goud [17] в результате анализа 25 гибридов подсолнечника было выявлено сравнительное значение генетических эффектов по урожаю семян с растения в последовательном порядке: доминирование, доминирование на доминирование, аддитивное взаимодействие на аддитивное, аддитив-

ное на доминирование и аддитивное. Доминантное взаимодействие генов было более важным, чем аддитивное в контроле массы семян с растения, урожайность увеличивалось с ростом массы семян с растения и диаметра корзинки [18; 19; 20]. М.А. El-Hity [21] выявил, что эпистатические эффекты сравнительно более важны, чем аддитивное взаимодействие генов, но менее важны, чем доминирование. На проявление признака массы семян с растения наибольшее влияние оказывает аддитивное взаимодействие генов, так как наблюдалось наибольшее значение эффектов ОКС по сравнению с СКС [22; 23; 24]. К тому же выводу пришли L. Dominguez, J.F. Miller [25], они также отметили, что коэффициент наследования варьировал от 30 до 90 %.

Совершенно другие результаты были получены в опытах A. Kovacik, V. Skaloud [26], Dimiter Petakov [27], D. Skoric, S. Jovic, R. Molnar [28], V. Stankovic [29], которые определили, что неаддитивный генетический компонент имеет более важное значение в наследовании массы семян с растения. В исследованиях N. Hladni [30] и E. Farrokhi et al. [31] было установлено, что неаддитивная генетическая вариация имеет наибольшее значение в проявлении признака массы семян с растения, так как соотношение ОКС и СКС меньше единицы.

Многие исследователи пришли к выводу что аддитивные и неаддитивные эффекты взаимодействия генов имеют важное значение в контроле признака массы семян с растения подсолнечника [32; 33; 34].

Из данных, полученных многими авторами, следует, что наследование признака массы семян с корзинки подсолнечника определялось различными взаимодействиями генов, что, по-видимому, было обусловлено генетическими отличиями родительских линий. В последние годы в ВНИИМК созданы новые линии подсолнечника, в связи с чем нами была поставлена задача изучения наследования этого

признака применительно к этому 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» каждой из 10 отцовских линий-закрепителей стерильности пыльцы подсолнечника: СЛ₁₃ 2310, СЛ₁₃ 3854, ВК 654, СЛ₀₅ 16, СЛ₁₃ 2196, СЛ₁₃ 2272, СЛ₁₃ 3870, СЛ₁₃ 2286, СЛ₁₃ 2260 и СЛ₁₃ 2266.

Все вышеотмеченные отцовские линии характеризуются высокой или средней комбинационной способностью по урожайности семян. Линия ВА 93 А отличается меньшей массой семян с растения (25,5) по сравнению с простым гибридом Кубанский 93 А (50,7 г/раст.). Опыление материнских форм фертильными линиями проводили под изоляторами 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 массу семян (г/раст.) в пересчете на 10 %-ную влажность.

Достоверность различий между вариантами опыта (НСР₀₅) вычисляли методом дисперсионного анализа в изложении Б.А. Доспехова [35].

В 1969 г. J.L. Jinks et al. [36] 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. Поэтому в своих исследованиях мы воспользовались методикой этих авторов.

Этот метод был проверен ими на чистых линиях табака, которые предвари-

тельно испытывали классическим диаллельным анализом. При сопоставлении результаты обоих методов оказались идентичными.

Сущность двутестерного метода сводится к следующему. Две тестерные линии L1 и L2 отбирают из совокупности анализируемых сортов. Тестеры желательнее брать максимально контрастными по изучаемому признаку. Каждую линию (i) скрещивают с двумя тестерами, при этом получают гибриды L1i и L2i. 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 при помощи компьютерной программы [37].

Результаты и обсуждение. Изучали 10 отцовских линий, два тестера на ЦМС-основе и 20 межлинейных гибридов, полученных в результате скрещивания тестеров с линиями-опылителями. Как уже отмечалось в разделе материал и методы, один из тестеров – линия ВА 93 А характеризуется низким показателем средней массы семян (25,5 г/раст.), другой – простой гибрид Кубанский 93 А – высоким (50,7 г/раст.).

Цифровые данные, полученные в 2013 г., показаны в таблице 1.

Таблица 1

Средняя масса семян подсолнечника с растения, г/раст.

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

Линия-опылитель	Гибрид опылителя с тестером		Среднее	
	ВА 93 А	Кубанский 93 А	гибрида	линии-опылителя
СЛ ₁₃ 2310	50,60	64,70	57,65	22,53
СЛ ₁₃ 3854	47,90	63,10	55,50	22,70
ВК 654	43,30	69,60	56,45	23,80
СЛ ₀₅ 16	62,00	78,00	70,00	25,80
СЛ ₁₃ 2196	63,50	74,20	68,85	26,50
СЛ ₁₃ 2272	49,80	60,40	55,10	24,70
СЛ ₁₃ 3870	56,70	60,70	58,70	21,80
СЛ ₁₃ 2286	61,00	72,30	66,65	26,00
СЛ ₁₃ 2260	60,60	80,70	70,65	29,80
СЛ ₁₃ 2266	53,70	70,70	62,20	22,90
НСР ₀₅	3,5			

По массе семян с растения линии-опылители отличались существенно лишь в отдельных случаях. Так, лучшими среди них были: СЛ₁₃ 2260 (29,8 г/раст.), СЛ₁₃ 2196 (26,5 г/раст.) и СЛ₁₃ 2286 (26,0 г/раст.). Среди гибридов в среднем наиболее продуктивными оказались полученные с участием линий-опылителей СЛ₁₃ 2260 (70,65 г/раст.), СЛ₀₅ 16 (70,00 г/раст.) и СЛ₁₃ 2196 (68,85 г/раст.).

После проведения дисперсионного анализа показателей (L1i + L2i – Pi) было установлено отсутствие эпистатического эффекта (табл. 2), так как F_{факт.} = 1,980, что ниже F_{табл.} = 2,460. Таким образом, в этом опыте при уровне значимости 0,05 эпистаз отсутствует.

Таблица 2

Тест на эпистаз методом двутестерного анализа родительских линий подсолнечника по признаку массы семян с растения

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F _{факт.}	F _{05 табл.}
Общее	3774,649	29	130,160	1,980	2,460
Линии	1854,743	9	206,080		
Повторности	42,771	2	21,385		
Ошибка	1877,136	18	104,290		

Отсутствие неаллельного взаимодействия генов позволило проводить дальнейший анализ на наличие аддитивного взаимодействия генов и доминирования.

Таблица 3

Тест на аддитивность методом двутестерного анализа линий подсолнечника по признаку массы семян с растения

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F _{факт.}	F _{05 табл.}
Общее	4671,274	29	161,078	4,214	2,460
Линии	3090,914	9	343,440		
Повторности	113,288	2	56,644		
Ошибка	1467,073	18	81,500		

* - достоверно на 5 %-ном уровне значимости

В результате осуществления дисперсионного анализа сумм (L1i + L2i) было выявлено, что параметр доминирования D

составил 83,360, критерий $F_{\text{факт.}} = 4,214$ и был значительно выше $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$. Это позволяет сделать вывод о наличии аддитивного взаимодействия генов.

Проведение дисперсионного анализа разностей ($L1i - L2i$) позволило рассчитать параметр доминирования $H_1 = 60,926$, при этом степень доминирования $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ составила 0,854, однако критерий $F_{\text{факт.}} = 1,769$ при $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$, т.е. различия по данному параметру несущественны и, следовательно, влияние доминирования в проявлении изучаемого признака не достоверно (табл. 4).

Таблица 4

Тест на доминирование методом двухтестерного анализа линий подсолнечника по признаку массы семян с растения

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	2134,003	29	73,586	1,769	2,460
Линии	989,643	9	109,960		
Повторности	25,688	2	12,844		
Ошибка	1118,672	18	62,148		

Подобные результаты были получены в 2014 г. Сводные данные массы семян с растения представлены в таблице 5.

Как по собственной продуктивности, так и по средним показателям гибридов лучшими оказались линии-опылители СЛ₀₅ 16, СЛ₁₃ 2196, СЛ₁₃ 2286 и СЛ₁₃ 2260.

Таблица 5

Средняя масса семян родительских линий и гибридов подсолнечника, г/раст.

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

Линия опылитель	Гибрид опылителя с тестером		Среднее	
	ВА 93	Кубанский 93	гибрида	линии-опылителя
СЛ ₁₃ 2310	45,50	62,20	53,85	21,50
СЛ ₁₃ 3854	51,10	61,50	56,30	20,70
ВК 654	38,40	56,20	47,30	23,90
СЛ ₀₅ 16	62,20	75,60	68,90	28,20
СЛ ₁₃ 2196	58,50	73,30	65,90	26,70
СЛ ₁₃ 2272	49,30	55,70	52,50	22,60
СЛ ₁₃ 3870	52,20	57,70	54,60	22,60
СЛ ₁₃ 2286	64,87	67,20	66,03	26,80
СЛ ₁₃ 2260	68,50	80,23	74,37	30,50
СЛ ₁₃ 2266	47,57	62,30	54,93	23,60
НСР ₀₅	3,5			

В процессе дисперсионного анализа величин $L1i + L2i - P_i$ было определено отсутствие эпистаза, так как $F_{\text{факт.}} = 2,100$, при $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$ (табл. 6).

Таблица 6

Тест на доминирование методом двухтестерного анализа родительских линий подсолнечника по признаку массы семян с растения

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	6477,239	29	223,353	2,100	2,460
Линии	5812,540	9	368,060		
Повторности	12,249	2	6,124		
Ошибка	652,451	18	175,140		

В связи с отсутствием неаллельных взаимодействий генов, контролирующих признак массы семян с растения, были осуществлены тесты на аддитивность и доминирование.

В результате проведения дисперсионного анализа сумм $L1i + L2i$ (табл. 7) выявлено величина параметра доминирования, которая составила $D = 138,480$, при этом критерий $F_{\text{факт.}} = 2,935$, что существенно выше $F_{05 \text{ табл.}} = 2,460$, а это свидетельствует о наличии аддитивного взаимодействия генов в наследовании признака массы семян с растения у межлинейных гибридов подсолнечника.

Таблица 7

Тест на аддитивность методом двухтестерного анализа линий подсолнечника по признаку массы семян с растения

г. Краснодар, ВНИИМК, 2013 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{\text{факт.}}$	$F_{05 \text{ табл.}}$
Общее	8670,391	29	298,979	2,935	2,460
Линии	5134,551	9	570,510		
Повторности	37,045	2	18,522		
Ошибка	3498,795	18	194,380		

Аналогичным образом был осуществлён дисперсионный анализ разностей $L1i - L2i$ (табл. 8), в результате был определен параметр доминирования $H_1 = 45,982$, при этом степень доминирования составила $\sqrt{\frac{H_1}{D}} = 0,574$, при $F_{\text{факт.}} = 3,021$, что выше $F_{05 \text{ табл.}} =$

2,460, следовательно, влияние доминирования существенно.

Таблица 8

Тест на доминирование методом двухтестерного анализа линий подсолнечника по признаку массы семян с корзинки

г. Краснодар, ВНИИМК, 2014 г.

	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F _{факт.}	F _{05 табл.}
Общее	1272,187	29	43,869	3,021*	2,460
Линии	742,547	9	82,505		
Повторности	37,982	2	18,991		
Ошибка	491,658	18	27,314		

В связи с полученными нами результатами можно рекомендовать использовать применительно к изученным линиям подсолнечника периодический отбор на общую комбинационную способность (ОКС), предложенный Дж. Спрэггом [38], конвергентное улучшение и кумулятивную селекцию, разработанную F.D. Rich-ey [39; 40].

Выводы. Установлено отсутствие неаллельного взаимодействия генов (эпистаз) в наследовании признака массы семян с растения у межлинейных гибридов подсолнечника на ЦМС-основе. Определяющим фактором в наследовании этого признака является аддитивное взаимодействие генов и в некоторой степени доминирование. Целесообразно применять методы рекуррентного отбора на ОКС, конвергентное улучшение и кумулятивную селекцию для улучшения изученных нами линий и гибридов подсолнечника.

Список литературы

1. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // В кн.: Теоретические основы селекции растений. – М.-Л.: Сельхозиз, 1935. – Т. I. Общая селекция растений. – С. 75–128.
2. Смирязев А.В., Кильчевский А.В. Генетика популяций и количественных признаков. – М., 2007. – 270 с.
3. Брежнев Д.Д. Введение // В кн.: Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов. – М., 1973. – С. 3–4.

4. Морозов В.К. Селекция подсолнечника в СССР. – М.: Пищепромиздат, 1947. – 274 с.

5. Habura E.C.H. Heterosis in Eruagsmerkmalen bei der Sonnenblume // Der Zuchter. 2. – 1958. – 28. – S. 285–287.

6. Skoric D. Possibilities of using heterosis based on male sterility of sunflower: PhD. thesis. – University of Novi Sad. Agriculture Faculty. – 1975. – P. 1–148.

7. Marincovic R. The mode of inheritance of seed yields and some yield components by cross-breeding different inbred lines of sunflower: PhD. Thesis. – University of Novi Sad. – Novi Sad, 1984. – P. 63–72.

8. Kumar A.A., Ganesh M., Janila P. Combining ability analysis for yield and yield contributing characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. Agric. Res. – 1998. – 19 (4). – P. 437–440.

9. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Genetic variance of sunflower yield components (*Helianthus annuus* L.) // Genetica. – 2003. – 35. – P. 1–9.

10. Hladni N., Skoric D., Krajevic-Balalic M. Inheritance of heterosis on agronomically important sunflower traits // Conference Proceedings from 47th Counseling on production. – Herseg Novi, 2006. – P. 41–49.

11. Горбаченко Ф.И. Селекция и гетерозис низкорослых форм подсолнечника: дис. ... канд. с.-х. наук / Федор Иванович Горбаченко. – Ростов-на-Дону, 1981. – 189 с.

12. Волгин В.В., Обыдало А.Д. Гетерозис по комплексу хозяйственно-биологических признаков у стерильных гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 4 (164). – С. 3–13.

13. Miller J.F., Hammond J.J., Roath W.W. Comparison of inbred single cross testers and estimation of genetic effects in sunflower // Crop. Sci. – 1980. – 20. – P. 703–706.

14. Manjunath A., Goud J.V. Epistatic gene action in sunflower a caution to sunflower genetists and breeders // Proc. of 10th Inter. Sunfl. Conf., Syrfers Paradis, Australia, March 14-18, 1982. – P. 249–251.

15. Gangappa E., Channa Krishnaiah K.M., Thakur C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 1997. – 20 (27). – P. 85–94.

16. Panchabaye P.M., Weginvar D.G., Colhar S.R., Paude M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. Plant Physiol. – 1998. – 12 (2). – P. 156–158.

17. Cecconi F.C., Pugliesi C., Barocelli S., Rossa M. Genetic analysis for some agronomical characters of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) diallel cross // Helia. – 1987. – 10. – P. 21–27.

18. Jovic S. Inheritance of Yield Components in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // PhD. thesis. – 2002. – P. 1–84.

19. Gaffar M., Farrohi E. Principal component analysis as reflector of combining abilities // Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordova, Spain, June 8-12, 2008. – Vol. 2. – P. 499–504.

20. El-Hity M.A. Genetically analysis of some agronomic characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 13th Intern. Sunf. Conf., Pisa, Italy, Sept. 7-11, 1992. – P. 1118–1128.

21. Putt E.D. Heterosis, combining ability and predicted synthetics from diallel cross sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Can. J. Plant Sci. – 1966. – 46. – P. 59–67.

22. Hladni N., Skoric D., Krajevic-Balalic M. Inheritance of sunflower yield and its components // Conference Proc. from the 1st Intern. Symposium, Food in the 21st century. – Subotica, 2001. – P. 162–167.

23. Ashok S., Mohame-Sheriff N., Narayanan S.L. Combining ability studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Crop. Res. – 2000. – 2013. – P. 457–462.

24. Dominguez J., Miller J.F. Evaluation and genetic studies of F₁ sunflower hybrids between sets of lines selected in USA and Spain // Proc. of 12th Int. Sunfl. Conf., Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – P. 424–428.

25. Kovacik A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower // Sci. Agric.-Bohem., 1972. – 4 (4). – P. 263–273.

26. Dimier Petakav. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses // Symposium on Breeding oil and Protein Crops. – Albena, 1994. – P. 162–164.

27. Skoric D., Jovic S., Molnar R. General (GCA) and specific (SCA) combining abilities in sunflower // Proc. 15th Intern. Sunfl. Conf. Toulouse, France, June 12-15, 2000. – Vol. 2. – P. 23–29.

28. Stancovic V. Phenotypic and correlations of morphological traits and yield components of protein sunflower (*Helianthus annuus* L.): M. Sc. Thesis. – University of Novi Sad. – Novi Sad, 2005. – P. 1–68.

29. Hladni N. Combining ability and mode of inheritance of yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): PhD thesis. – Novi Sad, 2007. – P. 104.

30. Farrokhi E., Khodabanch A., Ghaffari M. Studies on general and specific combining ability in sunflower // Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordova, Spain, June 8-12, 2008. – Vol. 2. – P. 561–565.

31. Fick G.N. Sunflower breeding and genetics // Sunfl. Sci. Technol. – 1992. – Chapter 19. – P. 279–337.

32. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // Sunflower Technology and Production: Agronomy monograph / Ed. Schneiter A.A. – Agronomy American Society of Agronomy. Inc., CSSA, SSSA. Inc. Madison, Wisconsin, USA. – 1997. – P. 441–496.

33. Qingu W., Yu Feng J., Xin Shang Z. Selection for oil sunflower hybrids with yield and low husk content by exploiting the complementation of com-

binning ability of two characters // Chinese J. Oil Crop Sci. – 2002. – 24 (3). – P. 33–36.

34. Доснехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агрпромиздат, 1983. – 351 с.

35. Jinks J.L., Perkins J.M., Brees E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines // Heredity. – 1969. – 24 (1). – P. 45–57.

36. Сорокин О.Д. Пакет программ BIOGEN: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: odsoft.narod.ru.

37. Спрэг Дж. Ранние испытания и периодический отбор // Сб. ст.: Гибридная кукуруза. – М.-Л.: Иностранная литература, 1955. – С. 262–283.

38. Richey F.D. The convergent improvement of selected lines of corn // Amer. Natur. – 1927. – 61. – P. 430–449.

39. Richey F.D. Isolating better foundation inbred for use in corn hybrids // Genetics. – 1945. – 30. – P. 455–471.

References

1. Vavilov N.I. Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti // V kn.: Teoreticheskie osnovy selektsii rasteniy. – M.-L.: Sel'khoziz, 1935. – T. I. Obshchaya selektsiya rasteniy. – S. 75–128.

2. Smiryayev A.V., Kil'chevskiy A.V. Genetika polyatsiy i kolichestvennykh priznakov. – M., 2007. – 270 s.

3. Brezhnev D.D. Vvedenie // V kn.: Geneticheskiy analiz kolichestvennykh i kachestvennykh priznakov s pomoshch'yu matematiko-statisticheskikh metodov. – M., 1973. – S. 3–4.

4. Morozov V.K. Seleksiya podsolnechnika v SSSR. – M.: Pishchepromizat, 1947. – 274 s.

5. Habura E.C.H. Heterosis in Eruegsmerkmalen bei der Sonnenblume // Der Zuechter. 2. – 1958. – 28. – S. 285–287.

6. Skoric D. Possibilities of using heterosis based on male sterility of sunflower: PhD. thesis. – University of Novi Sad. Agriculture Faculty. – 1975. – P. 1–148.

7. Marincovic R. The mode of inheritance of seed yields and some yield components by cross-breeding different inbred lines of sunflower: PhD. Thesis. – University of Novi Sad. – Novi Sad, 1984. – P. 63–72.

8. Kumar A.A., Ganesh M., Janila P. Combining ability analysis for yield and yield contributing characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. Agric. Res. – 1998. – 19 (4). – P. 437–440.

9. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Genetic variance of sunflower yield components (*Helianthus annuus* L.) // Genetica. – 2003. – 35. – P. 1–9.

10. Hladni N., Skoric D., Krajevic-Balalic M. Inheritance of heterosis on agronomically important sunflower traits // Conference Proceedings from 47th

Counseling on production. – Herseg Novi, 2006. – P. 41–49.

11. Gorbachenko F.I. Seleksiya i geterozis nizkoroslykh form podsolnechnika: dis. ... kand. s.-kh. nauk / Fedor Ivanovich Gorbachenko. – Rostov-na-Donu, 1981. – 189 s.

12. Volgin V.V., Obydalo A.D. Geterozis po kompleksu khozyaystvenno-biologicheskikh priznakov u steril'nykh gibridov podsolnechnika // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2015. – Vyp. 4 (164). – S. 3–13.

13. Miller J.F., Hammond J.J., Roath W.W. Comparison of inbred single cross testers and estimation of genetic effects in sunflower // *Crop. Sci.* – 1980. – 20. – P. 703–706.

14. Manjunath A., Goud J.V. Epistatic gene action in sunflower a caution to sunflower genetists and breeders // *Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf.*, Syrfers Paradis, Australia, March 14-18, 1982. – P. 249–251.

15. Gangappa E., Channa Krishnaiah K.M., Thakur C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Helia*. – 1997. – 20 (27). – P. 85–94.

16. Panchabaye P.M., Weginvar D.G., Colhar S.R., Paude M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Ann. Plant Physiol.* – 1998. – 12 (2). – P. 156–158.

17. Cecconi F.C., Pugliesi C., Barocelli S., Rossa M. Genetic analysis for some agronomical characters of a sunflower (*Helianthus annuus L.*) diallel cross // *Helia*. – 1987. – 10. – P. 21–27.

18. Jocic S. Inheritance of Yield Components in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // PhD. thesis. – 2002. – P. 1–84.

19. Gaffar M., Farrohi E. Principal component analysis as reflector of combining abilities // *Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf.*, Cordova, Spain, June 8-12, 2008. – Vol. 2. – P. 499–504.

20. El-Hity M.A. Genetically analysis of some agronomic characters in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Proc. of 13th Intern. Sunf. Conf.*, Pisa, Italy, Sept. 7-11, 1992. – P. 1118–1128.

21. Putt E.D. Heterosis, combining ability and predicted synthetics from diallel cross sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Can. J. Plant Sci.* – 1966. – 46. – P. 59–67.

22. Hladni N., Skoric D., Krajevic-Balalic M. Inheritance of sunflower yield and its components // *Conference Proc. from the 1st Intern. Symposium, Food in the 21st century.* – Subotica, 2001. – P. 162–167.

23. Ashok S., Mohame-Sheriff N., Narayanan S.L. Combining ability studies in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Crop. Res.* – 2000. – 2013. – P. 457–462.

24. Dominguez J., Miller J.F. Evaluation and genetic studies of F1 sunflower hybrids between sets of

lines selected in USA and Spain // *Proc. of 12th Int. Sunfl. Conf.*, Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – P. 424–428.

25. Kovacic A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower // *Sci. Agric.-Bohem.*, 1972. – 4 (4). – P. 263–273.

26. Dimier Petakav. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses // *Symposium on Breeding oil and Protein Crops.* – Albena, 1994. – P. 162–164.

27. Skoric D., Jocic S., Molnar R. General (GCA) and specific (SCA) combining abilities in sunflower // *Proc. 15th Intern. Sunfl. Conf.* Toulouse, France, June 12-15, 2000. – Vol. 2. – P. 23–29.

28. Stancovic V. Phenotypic and correlations of morphological traits and yield components of protein sunflower (*Helianthus annuus L.*): M. Sc. Thesis. – University of Novi Sad. – Novi Sad, 2005. – P. 1–68.

29. Hladni N. Combining ability and mode of inheritance of yield components in sunflower (*Helianthus annuus L.*): PhD thesis. – Novi Sad, 2007. – P. 104.

30. Farrokhi E., Khodabanch A., Ghaffari M. Studies on general and specific combining ability in sunflower // *Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf.*, Cordova, Spain, June 8-12, 2008. – Vol. 2. – P. 561–565.

31. Fick G.N. Sunflower breeding and genetics // *Sunfl. Sci. Technol.* – 1992. – Chapter 19. – P. 279–337.

32. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // *Sunflower Technology and Production: Agronomy monograph / Ed. Schneiter A.A.* – Agronomy American Society of Agronomy, Inc., CSSA, SSSA, Inc. Madison, Wisconsin, USA. – 1997. – P. 441–496.

33. Qingu W., Yu Feng J., Xin Shang Z. Selection for oil sunflower hybrids with yield and low husk content by exploiting the complementation of combining ability of two characters // *Chinese J. Oil Crop Sci.* – 2002. – 24 (3). – P. 33–36.

34. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta. – M.: Agropromizdat, 1983. – 351 s.

35. Jinks J.L., Perkins J.M., Brees E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines // *Heredity.* – 1969. – 24 (1). – P. 45–57.

36. Sorokin O.D. Paket programm BIOGEN: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: odssoft.narod.ru.

37. Sprog Dzh. Rannie ispytaniya i periodicheskiy otbor // *Sb. st.: Gibridnaya kukuruza.* – M.-L.: Inostrannaya literatura, 1955. – S. 262–283.

38. Richey F.D. The convergent improvement of selected lines of corn // *Amer. Natur.* – 1927. – 61. – P. 430–449.

39. Richey F.D. Isolating better foundation inbred for use in corn hybrids // *Genetics.* – 1945. – 30. – P. 455–471.