

ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ, ФИЗИОЛОГИИ И ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

На правах рукописи
УДК 633.15:[575.222.78:631.527](478)

МИХАЙЛОВ МИХАИЛ ЭРИКОВИЧ

**ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ
ГЕТЕРОЗИСА КУКУРУЗЫ И ОСОБЕННОСТИ ЕЕ
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В ДИГАПЛОИДНОЙ СЕЛЕКЦИИ**

162.01. Генетика растений

Диссертация на соискание ученой степени доктора habilitat биологических наук

Научные консультанты:



Ботнар Василий,

доктор habilitat
сельскохозяйственных наук



Лупашку Галина,

доктор habilitat
биологических наук,
профессор

Автор



Кишинев, 2021

**INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A
PLANTELOR**

Cu titlu de manuscris
C.Z.U.: 633.15:[575.222.78:631.527](478)

MIHAILOV MIHAIL

**ELEMENTELE DE BAZĂ ALE ORGANIZĂRII GENETICE A
HETEROZISULUI LA PORUMB ȘI PARTICULARITĂȚILE
VALORIFICĂRII ACESTEIA ÎN SELECȚIA PLANTELOR
DIHAPLOIDE**

162.01. Genetică vegetală

Teza de doctor habilitat în științe biologice

Consultanți științifici:



Botnari Vasile,

doctor habilitat în științe agricole



Lupașcu Galina,

doctor habilitat în științe biologice,
profesor

Autor



Chișinău, 2021

© Михайлов Михаил Эрикович, 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ADNOTARE	6
АННОТАЦИЯ	7
SUMMARY	8
СПИСОК ТАБЛИЦ	9
СПИСОК РИСУНКОВ	11
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	13
ВВЕДЕНИЕ	15
1. ГЕНЕТИКА ГЕТЕРОЗИСА И ВОЗМОЖНОСТИ ДИГАПЛОИДНОЙ СЕЛЕКЦИИ	26
1.1. Методы биометрического анализа гетерозиса растений	27
1.2. Генетическая природа гетерозиса	39
1.2.1. Основные концепции гетерозиса	39
1.2.2. Генетические взаимодействия при гетерозисе	45
1.3. Дигаплоидная селекция и возможность закрепления гетерозиса	55
1.4. Выводы к главе 1	65
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	66
2.1. Исходный материал и получение из него дигаплоидов	66
2.2. Условия и организация биометрических испытаний	70
2.3. Выводы к главе 2	75
3. НЕСМЕЩЕННЫЕ ОЦЕНКИ КВАДРАТИЧНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ У КУКУРУЗЫ	77
3.1. Оценка средней степени доминирования	77
3.2. Особые случаи расчета степени доминирования	86
3.3. Оценка числа генетических факторов	91
3.4. Экспериментальная оценка степени доминирования	97
3.5. Анализ неаллельных взаимодействий	110
3.6. Экспериментальная оценка числа действующих факторов	117
3.7. Выводы к главе 3	121

4. ОЦЕНКА ЛИНЕЙНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И СРЕДНЕГО СЦЕПЛЕНИЯ У КУКУРУЗЫ	122
4.1. Сопоставление линейных и квадратичных генетических оценок	122
4.2. Нормированный гетерозис как характеристика признаков	129
4.3. Оценка среднего сцепления между действующими локусами	139
4.4. Рекомбинация на гомозиготном фоне	146
4.5. Выводы к главе 4	155
5. ВОЗМОЖНОСТИ ДИГАПЛОИДНОЙ СЕЛЕКЦИИ У КУКУРУЗЫ	157
5.1. Схема обогатительно-восстановительной селекции	157
5.2. Модельные испытания различных схем дигаплоидной селекции	163
5.3. Дигаплоидная селекция в гибридной комбинации Rf7×Ky123	170
5.4. Частные случаи генетической изменчивости в гибридной комбинации Rf7×Ky123	187
5.5. Дигаплоидная селекция в гибридной комбинации МК01×А619	191
5.6. Неаллельные взаимодействия в дигаплоидных линиях и тесткроссах	200
5.7. Озерненность початка в гибридной комбинации МК01×А619	206
5.8. Выводы к главе 5	210
ВЫВОДЫ И РЕКОМЕНДАЦИИ	212
ЛИТЕРАТУРА	216
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Данные полевых испытаний	236
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Акты о внедрении	295
ДЕКЛАРАЦИЯ ОБ ОТВЕТСТВЕННОСТИ	297
CURRICULUM VITAE	298

ADNOTARE

Mihailov Mihail, "Elementele de bază ale organizării genetice a heterozisului la porumb și particularitățile valorificării acesteia în selecția plantelor dihaploide", teză de doctor habilitat în științe biologice, Chișinău, 2021.

Structura tezei: introducere, 5 capitole, concluzii generale și recomandări, bibliografie din 233 titluri, 2 anexe, 215 pagini de text de bază (până la Bibliografie), 37 figuri, 47 tabele. Rezultatele obținute sunt publicate în 46 lucrări științifice.

Cuvinte-cheie: porumb, heterozis, linii haploide, linii dihaploide, selecție, genetică biometrică, caractere cantitative, *linkage*, *crossing-over*.

Scopul lucrării: identificarea elementelor de bază ale organizării genetice a heterozisului la porumb pentru optimizarea procesului de selectare a plantelor dihaploide, orientat spre crearea liniilor consangvinizate cu productivitate înaltă.

Obiectivele cercetării: elaborarea și aplicarea metodei de determinare a *linkage*-ului la aprecierea parametrilor genetici; elaborarea și aplicarea schemei de selecție a plantelor dihaploide orientată spre obținerea liniilor homozigote cu productivitate maximă din hibridi simpli.

Noutatea și originalitatea științifică. Au fost soluționate noi probleme ale geneticii biometrice: aprecierea valorilor nedeplasate ale gradului mediu de dominare și de poligenie pentru caracterele cantitative; aprecierea intervalului *linkage*-ului mediu; interpretarea genetică a datelor statistice ale manifestării heterozisului. Rezultatele obținute au făcut posibilă stabilirea unor aspecte importante privind natura genetică a heterozisului la porumb: heterozisul productivității este controlat de efecte dominante și semidominante, dominanța fiind practic unidirecționată, cea mai mare parte a efectului heterozis este determinată de câteva zeci de loci; *linkage*-ul mediu dintre ei corespunde nivelului teoretic statistic așteptat pentru localizarea aleatorie a genelor. A fost stabilită *cis*-reglarea *crossing-over*-ului la porumb. A fost elaborată și testată la porumb o nouă metodă de selecție a plantelor bazată pe folosirea dihaploizilor – schema de selecție suplimentată-restaurată care a contribuit la creșterea productivității liniilor consangvinizate cu 30% în ciclul 3 de selecție.

Problema științifică soluționată constă în *fundamentarea științifică* a unei noi direcții în genetica biometrică, bazată pe optimizarea calculului efectelor *linkage*-ului genetic, *ceea ce a condus la identificarea* mai exactă a elementelor de bază ale organizării genetice a heterozisului la porumb, *fapt ce a permis* elaborarea schemei de selecție suplimentat-restaurată la plantele dublu haploide, orientată la crearea liniilor homozigote productive prin acumularea genelor favorabile responsabile de heterozis.

Semnificația teoretică. Procedeele de calcul elaborate pentru *linkage*-ul mediu și contribuția distorsiunilor acestuia extind posibilitățile analizei biometrice a caracterelor cantitative, deoarece aprecierea *linkage*-ului rămâne una dintre cele mai puțin investigate aspecte ale geneticii biometrice. Metodele elaborate fac posibilă obținerea unor estimări veridice ale gradului mediu de dominare, în lipsa cărora problema naturii dominante sau superdominante a heterozisului nu a fost încă complet soluționată.

Rezultatele experimentale obținute relevă prevalența interacțiunilor dominante în efectul heterozis la porumb, fiind un argument important în favoarea teoriei dominanței. Parametrul *heterozis normal* introdus de autor permite o interpretare genetică a datelor obținute cu privire la manifestarea heterozisului la un grup de genotipuri. Efectul detectat al fondalului homozigot asupra frecvenței de recombinare nu este prevăzut de ipotezele de *crossing-over* existente și necesită o revizuire a acestora. Manifestarea unor caractere cantitative și calitative la liniile dihaploide este în concordanță cu teoria efectului compensator al genelor.

Valoarea aplicativă. Schema de selecție suplimentată-restaurată elaborată permite crearea liniilor consangvinizate de porumb cu productivitate înaltă, iar în caz favorabil poate duce la fixarea heterozisului. Schema este aplicabilă pentru diferite culturi la care este posibilă obținerea liniilor dihaploide. Efectul constat al dublării frecvenței de recombinare între locii heterozigoți pe fundalul homozigot poate soluționa problema variabilității inaccesibile a recombinăției.

Implementarea rezultatelor științifice. Metodele de creare a liniilor dihaploide au fost implementate în practica de ameliorare și se utilizează pentru obținerea hibridilor de porumb productivi în cooperare cu Institutul de Fitotehnie "Porumbeni" și crearea liniilor consangvinizate productive în Laboratorul Resurse Genetice Vegetale a Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor.

АННОТАЦИЯ

Михайлов Михаил Эрикович, "Основные элементы генетической организации гетерозиса кукурузы и особенности ее использования в дигамплоидной селекции", диссертация на соискание ученой степени доктора хабилитат биологических наук, Кишинев, 2021.

Структура диссертации: введение, 5 глав, общие выводы и рекомендации, библиография из 233 источников, 2 приложения, 215 страниц основного текста (до библиографии), 37 рисунков, 47 таблиц. Полученные результаты опубликованы в 46 научных работах.

Ключевые слова: кукуруза, гетерозис, гаплоиды, дигамплоиды, селекция, биометрическая генетика, количественные признаки, сцепление, кроссинговер.

Цель: установить основные элементы генетической организации гетерозиса кукурузы для оптимизации процесса дигамплоидной селекции, направленной на создание высокопродуктивных инбредных линий.

Задачи: разработать и применить метод учета сцепления в оценке генетических параметров; разработать и применить схему дигамплоидной селекции, направленную на получение из простых гибридов гомозиготных линий с максимальной продуктивностью.

Научная новизна и оригинальность. Решены новые задачи биометрической генетики: оценка несмещенных значений средней степени доминирования и меры полигенности количественного признака; интервальная оценка среднего сцепления; генетическая интерпретация статистических данных проявления гетерозиса. Полученные результаты позволили установить некоторые важные аспекты генетической природы гетерозиса у кукурузы: гетерозис по продуктивности контролируется доминантными и полудоминантными эффектами, доминирование практически однонаправленное, основная часть гетерозисного эффекта детерминирована несколькими десятками локусами, среднее сцепление между ними соответствует статистически ожидаемому для случайного расположения генов. Обнаружена цис-регуляция кроссинговера у кукурузы. Разработан и испытан на кукурузе новый метод селекции растений, основанный на применении дигамплоидов – схема обогатительно-восстановительной селекции, которая способствовала повышению продуктивности инбредных линий на 30% в 3-м цикле отбора.

Решенная научная проблема состоит в *научном обосновании* нового направления в биометрической генетике, основанного на оптимизации учета эффектов генетического сцепления, *что способствовало* более точной идентификации основных элементов генетической организации гетерозиса у кукурузы и *позволило разработать* схему обогатительно-восстановительной дигамплоидной селекции, направленную на создание продуктивных гомозиготных линий путем накопления благоприятных генов, отвечающих за гетерозис.

Теоретическая значимость. Выведенные способы расчета среднего сцепления и вносимых им искажений расширяют возможности генетического анализа количественных признаков, так как учет сцепления остается одним из наименее разработанных вопросов биометрической генетики. Разработанные методы позволяют получать несмещенные оценки средней степени доминирования, из-за отсутствия которых до сих пор не решен однозначно вопрос о доминантной или сверхдоминантной природе гетерозиса. Полученные экспериментальные результаты показывают преобладание доминантных взаимодействий в эффекте гетерозиса у кукурузы, являясь весомым аргументом в пользу теории доминирования. Введенное нами понятие нормированного гетерозиса позволяет давать генетическую интерпретацию данным по групповому проявлению гетерозиса. Обнаруженный эффект гомозиготного фона на частоту рекомбинации не предсказываются существующими гипотезами кроссинговера и требует их пересмотра. Проявление отдельных количественных и качественных признаков в дигамплоидных линиях согласуется с теорией компенсационного комплекса генов.

Прикладное значение. Разработанная схема обогатительно-восстановительной селекции позволяет создавать высокопродуктивные инбредные линии, а в благоприятном случае может привести к закреплению гетерозиса. Схема применима к любым культурам, у которых возможно получение дигамплоидных линий. Обнаруженный эффект двукратного повышения частоты рекомбинации между гетерозиготными локусами на гомозиготном фоне может решить проблему недоступной рекомбинационной изменчивости.

Внедрение результатов в практику. Методы создания дигамплоидных линий внедрены в селекционную практику и используются при получении продуктивных гибридов кукурузы в рамках сотрудничества с Институтом растениеводства «Порумбень» и создании высокопродуктивных инбредных линий в Лаборатории генетических ресурсов растений Института генетики, физиологии и защиты растений.

SUMMARY

Mikhailov Mikhail, "Basic elements of genetic architecture of heterosis in maize and details of using its in dihaploid breeding", dissertation for the degree of doctor habilitat of biological sciences, Chisinau, 2021.

Thesis structure: introduction, 5 chapters, conclusions and recommendations, bibliography of 233 sources, 2 supplements, 215 pages of the main text (before bibliography), 37 figures, 47 tables. The results are published in 46 scientific works.

Keywords: maize, heterosis, haploids, doubled haploids, breeding programs, biometrical genetics, quantitative traits, linkage, crossing-over.

Aim of the work: to establish the basic elements of genetic architecture of heterosis in maize to optimize dihaploid breeding process oriented to creating high-productive inbred lines.

Objectives: to develop and apply the method of accounting for linkage in the evaluation of genetic parameters; develop and apply a dihaploid breeding scheme aimed at the most productive homozygous line from a simple hybrid.

Scientific novelty and originality. The new problems of biometric genetics have been solved: estimation of unbiased values of an average degree of dominance and polygenism criterion of quantitative traits; interval estimation of average linkage; genetic interpretation of the group statistics of manifestation of heterosis. The results obtained made it possible to establish some important aspects of the genetic nature of heterosis in maize: productivity heterosis is controlled by dominant and semi-dominant effects, and the dominance is almost unidirectional; the main part of the heterosis effect is distributed over several dozen loci, the average linkage between them corresponds to the statistically expected for a random arrangement of genes. Cis-regulation of crossing over in maize was detected. A new breeding method designed for the use of dihaploids was developed and tested on maize - the enriching-restoring breeding scheme, which contributed to an increase in the productivity of inbred lines by 30% in the 3rd breeding cycle.

The solved scientific problem consists in the scientific substantiation of a new direction in biometric genetics, based on the optimization of the calculation of the effects of genetic linkage, which led to the more precise identification of the main elements of the genetic organization of maize heterosis, which allowed the elaboration of the enriching-restoring breeding scheme for double haploid plants, aimed at creating productive homozygous lines by accumulating favorable genes responsible for heterosis.

Theoretical significance: methods for evaluation of mean linkage and the linkage biases on genetic parameters expand the possibilities of genetic analysis of quantitative traits, since the accounting for linkage remains one of the least developed issues of biometric genetics. The methods developed make it possible to obtain unbiased estimates of mean degree of dominance, due to the lack of which the question of the dominant or overdominant nature of heterosis has not yet been unambiguously resolved. The experimental results obtained suggest the prevalence of dominant interactions in the heterosis effect in maize, being a weighty argument for the theory of dominance. The parameter of normalized heterosis introduced allows one to give a genetic interpretation of data on the group manifestation of heterosis. The detected effect of a homozygous background on the recombination frequency is not predicted by the existing crossover hypotheses and requires revision of its. The manifestation of some quantitative and qualitative traits in dihaploid lines is consistent with the theory of the compensation complex of genes.

Applicative value. The enriching-restoring breeding scheme allows create high-yielding inbred lines, and in the favorable case can lead to the fixation of heterosis. This scheme it is applicable to any cultures where doubled haploid lines can be obtained. The observed effect of a twofold increase in the recombination frequency between heterozygous loci on homozygous background can solve the problem of inaccessible recombination variability.

Implementation of results: methods for producing dihaploid lines have been introduced into breeding practice and are used to obtain productive maize hybrids in the framework of cooperation with the Institute "Porumbeni" and to create high-yielding inbred lines in Laboratory of Plant Genetic Resources, Institute of Genetics, Physiology and Plant Protection.

СПИСОК ТАБЛИЦ

Номер таблицы	Наименование таблицы	Номер страницы
2.1	Метеорологические условия за период полевых испытаний	71
2.2	Организация полевых испытаний дигаплоидных линий	73
2.3	Организация полевых испытаний дигаплоидных линий в тесткроссах	73
3.1	Расчитанные оценки средней степени доминирования D^* и β в разных модельных вариантах	85
3.2	Частоты парных генетических классов в ДН-линиях серии гк-200	89
3.3	Связь между числом эффективных факторов и числом случайно распределенных локусов при $\rho = 0,054$	93
3.4	Расчет числа основных локусов в схеме СК-3	94
3.5	Характеристика гетерозиса F_1/MP у признаков кукурузы	98
3.6	Коэффициенты наследуемости (%) признаков у тесткроссов в различных экспериментах	98
3.7	Генотипические корреляции между значения признаков у тесткроссов в разных годах испытания	99
3.8	Оценки средней степени доминирования по Комстоку-Робинсону	101
3.9	Оценки средней степени доминирования с поправкой на сцепление	102
3.10	Этапы расчета средней степени доминирования для продуктивности первого початка	103
3.11	Результаты двухфакторного дисперсионного анализа величины β^2	103
3.12	Изменчивость квадратичных параметров: сравнение наблюдаемой дисперсии σ_1^2 и случайной дисперсии σ_2^2 по F-критерию	104
3.13	Доля неаллельных взаимодействий (%) в генетической изменчивости различных признаков кукурузы	111
3.14	Связь средних значений с параметрами двугенных взаимодействий	114
3.15	Оценка параметров двугенных взаимодействий в гибридной комбинации Rf7×Ку123	116
3.16	Оценки числа локусов и эффективных факторов, контролирующих признак	118
3.17	Крупнейшие доминантные эффекты QTL продуктивности кукурузы: вклад в общую сумму (%) в порядке убывания	120
4.1	Параметры, связанные с направлением эффектов в гибридной комбинации Rf7×Ку123	124
4.2	Параметры, связанные с направлением эффектов в гибридной комбинации МК01×А619	124
4.3	Допустимые диапазоны для линейной степени доминирования α , степени однонаправленности доминантных эффектов k и числа основных локусов $\langle n \rangle$ при $\sigma(\alpha)_{max} = 0,4$	128
4.4	Допустимые диапазоны для линейной степени доминирования α , степени однонаправленности доминантных эффектов k и числа основных локусов $\langle n \rangle$ при $\sigma(\alpha)_{max} = 0,4$ и $\langle n \rangle \leq 100$	128
4.5	Сравнение нормированного гетерозиса в группах гибридов и в схеме СК-3	135

Номер таблицы	Наименование таблицы	Номер страницы
4.6	Модельная проверка минимальных и максимальных оценок среднего сцепления $\bar{\rho}$ при 50 локусах и различных значениях коэффициента однонаправленности k	143
4.7	Оценки среднего сцепления по доминантным эффектам	143
4.8	Средние значения rf в различных генотипах F_2 (Ку123×2-9м)	148
4.9	Изменение rf в сравнении с изменением ожидаемой длины гетерозиготной зоны в F_2 (Ку123×2-9м)	149
4.10	Частота рекомбинации в F_1	149
4.11	Частота рекомбинации на гомо- и гетерозиготном фоне	151
4.12	Оценки средней степени доминирования с учетом влияния гомо- и гетерозиготности на сцепление генов	155
5.1	Имитация селекционного процесса: генотип лучших линий в цикле	160
5.2	Эффективность обогатительно-восстановительной селекции: суммарный фенотипический эффект собранных плюс-аллелей (% от максимально возможного)	165
5.3	Эффективность различных методов дигаплоидной селекции: доля (%) плюс-аллелей, собранных в наиболее продуктивной ДН-линии	169
5.4	Продуктивность дигаплоидных линий серии гk-0 (г/раст.)	172
5.5	Продуктивность дигаплоидных линий серии гk-100 (г/раст.)	176
5.6	Продуктивность дигаплоидных линий серии гk-200 (г/раст.)	177
5.7	Продуктивность дигаплоидных линий серии гk-300 (г/раст.)	178
5.8	Продуктивность дигаплоидных линий серий гk-410 и гk-440 в 2017 году	182
5.9	Характеристики ДН-линий серии МА-0	193
5.10	Характеристики ДН-линий серий МА-100 и МА-200	199
5.11	Распределение дигаплоидных линий в гибридной комбинации Rf7×Ку123 по значениям признаков: доля превышений над теоретическим средним	201
5.12	Распределение дигаплоидных линий в гибридной комбинации МК01×А619 по значениям признаков: доля превышений над теоретическим средним	204
5.13	Средняя озерненность отдельных генотипов в гибридных блоках	204
5.14	Озерненность анализирующих скрещиваний и контрольных генотипов в 2009 году	208
5.15	Озерненность анализирующих скрещиваний и контрольных генотипов в 2011 году	208

СПИСОК РИСУНКОВ

Номер рисунка	Наименование рисунка	Номер страницы
2.1	Гаплоидный индуктор LHI и зерна, полученные в результате опыления индуктором	67
2.2	Гаплоидные растения	67
2.3	Происхождение дигаплоидных линий в гибридной комбинации Rf7×Ky123	69
2.4	Происхождение дигаплоидных линий в гибридной комбинации МК01×А619	69
3.1	Зависимость числа эффективных факторов ef от числа случайно распределенных локусов $\langle n \rangle$ при $\rho = 0,054$	93
3.2	Оценка средней степени доминирования по Комстоку-Робинсону на экспериментальном примере	101
3.3	Продуктивность первого початка в тесткроссах серии rk-0	106
3.4	Продуктивность первого початка в тесткроссах серии rk-100	106
3.5	Продуктивность первого початка в тесткроссах серии rk-200	106
3.6	Продуктивность первого початка в тесткроссах серии МА-0	106
3.7	Графическая проверка адекватности аддитивно-доминантной модели	113
3.8	Доминантные эффекты QTL продуктивности кукурузы в порядке убывания	120
4.1	Регрессия квадратичной оценки средней степени доминирования на нормированный гетерозис	127
4.2	Связь нормированного гетерозиса (S) с частотой истинного гетерозиса (V) в наших экспериментах [206]	137
4.3	Связь нормированного гетерозиса (S) с частотой истинного гетерозиса (V) по Li et al. [101]	137
4.4	Примеры проявления гетерозиса у признаков кукурузы	138
4.5	Сопоставление дисперсии DIF с гетерозисным эффектом для различных признаков в опыте 2016 г.	144
5.1	Продуктивность первого початка у ДН-линий серии rk-0 в разные годы	173
5.2	Лучший родитель, лучшая линия и худшая линия в серии rk-0 в 2017 году	173
5.3	Продуктивность первого початка у ДН-линий серий rk-100, rk-200 и rk-300	175
5.4	Продуктивность первого початка во всех rk-сериях в 2017 году	175
5.5	Линия rk-142 в сравнении с Rf7 и F ₂ в 2016 году	180
5.6	Линия rk-433 в сравнении с Rf7 и F ₂ в 2019 году	183
5.7	Селекционный прогресс в трех циклах по синхронному сравнению 2017 года	183
5.8	Аномалия верхушки початка	189
5.9	Мутация <i>dbcb1</i>	189
5.10	Средняя доля второго початка в общей продуктивности дигаплоидных линий в комбинации Rf7×Ky123	191
5.11	Линии МК01 и А619 в разные годы	194
5.12	Линии ДН 12-00, ДН 44-00 и ДН-3 в 2013 году	194

Номер рисунка	Наименование рисунка	Номер страницы
5.13	Продуктивность первого початка в сериях МА-0, МА-100 и МА-200	196
5.14	Озерненность первого початка в сериях МА-0, МА-100 и МА-200	196
5.15	Озерненность початка при различном избытке обертки по данным 2004 г.	197
5.16	Озерненность линий серии МА-0 с различной окраской стержня	197
5.17	Линия МА-217 в сравнении с МК01 в 2016 году	200
5.18	Потенциальная продуктивность и вес стержня початка у линий серии МА-0	205
5.19	Озерненность початка в семьях (ДН×М)×ДН и в контрольных генотипах	209
5.20	Озерненность початка в семействах (ДН×А)×ДН и в контрольных генотипах	209

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

$\langle n \rangle$ – мера полигенности

⊗ – самоопыление

a – аддитивный эффект

BC – беккросс

cM – сантиморган

CN-NAM – Chinese NAM (китайская популяция NAM)

cov – ковариация

d – доминантный эффект

D* - условная степень доминирования

d/a – степень доминирования

DH – Doubled Haploid (удвоенный гаплоид, дигаплоид)

DIF – разность значений тесткроссов

DMSO – диметилсульфоксид

ef – число эффективных факторов

F₁ – первое гибридное поколение

F₂ – второе гибридное поколение

FPM – Four Parent Maize (population)

LHI – Linia Haplo-Inductor (гаплоид-индуцирующая линия)

MAGIC – Multiparent Advanced Generation Intercrosses (population)

MGD – Maize Genetic Database

MHI – Moldavian Haploid Inducer (Молдавский гаплоидный индуктор)

MP – midparent (среднеродительское значение)

NAM – Nested Association Mapping (population)

P₁ – первая родительская линия

P₂ – вторая родительская линия

QTL – Quantitative Trait Locus (локус количественного признака)

rf – recombination frequency (частота рекомбинации)

RIL – Recombinant Inbred Line (рекомбинантная инбредная линия)

S – нормированный гетерозис

SNP – Single Nucleotide Polymorphism (однонуклеотидный полиморфизм)

SUM – сумма значений тесткроссов

US-NAM – United States NAM (американская популяция NAM)

V – частота истинного гетерозиса

α – линейная оценка средней степени доминирования

β – квадратичная оценка средней степени доминирования

ρ – сцепление

σ^2 – дисперсия

г/раст. – грамм с растения

Мб – мегабаза

СК-3 – схема Северная Каролина – 3

ц/га – центнер с гектара

ЦМС – цитоплазматическая мужская стерильность

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В последнее время производство зерна кукурузы растет в мировом масштабе опережающими темпами по сравнению с другими зерновыми, что связано с ее особой ролью ведущей зерновой и кормовой культуры. Производство зерна кукурузы стимулируется повышением спроса на продукцию животноводства, особенно в развивающихся странах, а также повышением спроса на этанол и другое получаемое из кукурузы промышленное сырье [7]. Если во второй половине прошлого века доля кукурузы составляла 20-30% в общем сборе зерновых, то в настоящее время ситуация изменилась. За 2002-2017 годы производство зерна кукурузы выросло на 88,0% (с 603 до 1135 млн. т), тогда как производство остальных зерновых выросло на 27,3% (с 1449 до 1845 млн. т). Занятые под кукурузу площади возросли за тот же период на 43,4% (с 138 до 197 млн. га), тогда как под остальными зерновыми на 2,0% (с 524 до 534 млн. га). По данным на 2017 год кукуруза занимает первое место в мире среди зерновых культур, что составляет 38% от валового сбора урожая, а в ряде стран она значительно превышает этот показатель (США – 84%, Китай – 42%, Бразилия – 83%, Молдова – 54%) [45]. Мировыми лидерами являются США (371 млн. т. в 2017 году), Китай (259 млн.т.), Бразилия (98 млн.т.) и Аргентина (49 млн.т.), на них приходится 69% мирового сбора и 51% занимаемых площадей.

Урожайность кукурузы в странах умеренного пояса растет в последнее время на 1% в год [7]. Не весь этот прирост генетический, часть прироста вызвана совершенствованием агротехники. Генетическая составляющая прироста связана главным образом не с повышением индивидуальной продуктивности растения, а с устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам. Это устойчивость к болезням, всхожесть семян, способность давать урожай при дефиците влаги, нехватке азота, повышенной густоте стояния и т.д. [7]. Во многих таких случаях заметный эффект можно получить изменением или внедрением небольшого числа генов, часто единичных. Самыми перспективными методами для решения этой задачи считаются генетическая трансформация и редактирование генома, однако будет сохранять значение и традиционный метод беккроссной интрогрессии, как надежный и экономичный, хотя и более длительный [7]. Значение интрогрессии может со временем и вырасти, если в селекции будет активнее использоваться мировое генетическое разнообразие кукурузы, для того, чтобы скомпенсировать сокращение генетического разнообразия в развитых странах [7, 105].

Что касается сложных полигенных признаков, таких как индивидуальная продуктивность растения, то дальнейшие перспективы связывают с геномной селекцией, когда отбор ведется не по фенотипу, а по генотипу и только на завершающем этапе проводится затратное полевое испытание. Данный метод еще не получил распространения в селекции растений и эффективность его проверялась главным образом в компьютерных моделях, а не в практических испытаниях. Решающее значение для успеха этого метода будет иметь совершенствование прогностической техники, которая позволит надежно предсказывать, какие маркеры или их комбинации следует отбирать. Ожидается также, что в ближайшем будущем повысится экономическая привлекательность этого метода, так как с течением времени генотипирование становится все дешевле, а фенотипирование все дороже [153, 219].

Большое значение сейчас придается ускорению селекционного процесса. Во избежание зимнего перерыва считается целесообразным проводить работу попеременно в Северном и Южном полушарии или перенести часть работы в низкоширотный климатический пояс [7, 219]. В последние годы значительный вклад в сбережение времени принесло применение дигаплоидов - генотипов, получаемых удвоением генома гаплоидов. Их применение в последние годы стало обязательным элементом селекционного процесса в ведущих селекционных центрах, таких как Pioneer, Monsanto, Limagrain, KWS, CIMMYT. Данная технология позволяет производить инбредные линии в сжатые сроки в массовом количестве. Например, в фирме Pioneer за один только 2011 год получено инбредных линий больше, чем за первые 80 лет существования фирмы [139]. В селекционном центре CIMMYT в 2010 году произведено 4000 инбредных дигаплоидных линий [85]. Но несмотря на то, что роль дигаплоидов в селекции кукурузы оценивается как революционная [27], они применяются как дополнительный этап в традиционных схемах рекуррентной селекции и беккроссной интрогрессии и способы их использования во многом повторяют предшествующую селекционную практику.

Однако генетические особенности дигаплоидов предоставляют и другие возможности для селекции. Свойственным популяциям дигаплоидных линий генетическое расщепление по гаметическому типу 1:1 приводит к многократному повышению частоты генетических сочетаний по сравнению с популяциями, расщепляющимися по зиготическому типу 1:2:1, что позволяет вести целенаправленный отбор на сохранение и исключение целых групп генов, и применять нестандартные селекционные схемы. Сейчас основным направлением в селекции кукурузы по-прежнему остается повышение продуктивности гибридов, а повышение продуктивности инбредных линий остается

направлением вспомогательным. Но не исключено, что применение дигаплоидов позволит вывести инбредные линии с такой же продуктивностью, как у гибридов и решить, таким образом, задачу закрепления гетерозиса, которая для кукурузы так и не решена, несмотря на неоднократные попытки [220].

Возможности использования дигаплоидов, ожидаемые результаты и темпы их достижения во многом зависят от генетической архитектуры количественных признаков, к которой, согласно определению J. Holland'a, относятся число и локализация генов, влияющих на признак, величина их эффектов и относительный вклад аддитивных, доминантных и эпистатических (неаллельных) взаимодействий [67]. От числа генов, отвечающих за фенотипический эффект, зависит, сколько из них можно интегрировать в одном генотипе при заданном размере популяции и интенсивности отбора. От соотношения доминантных и аддитивных эффектов (степени доминирования) зависит выбор цели селекции: вести ли отбор на улучшение собственных характеристик инбредных линий или на их комбинационную способность. От неаллельных взаимодействий генов и их сцепления во многом зависят темпы достижения селекционных целей.

Адекватное знание генетической архитектуры признака необходимо для надежного моделирования селекционного процесса, которому сейчас придается большое значение. Современные методы селекции дорогостоящие, и каждый процент прироста сейчас обходится дороже, чем в прошлом веке. Предварительная модельная проверка селекционных схем позволяет избегать потери времени и ресурсов из-за попыток реализации малоэффективных селекционных программ [7]. От степени изученности генетической архитектуры зависит и надежность прогнозирования фенотипа по генотипу, от которого в решающей степени зависит успех геномной селекции [153, 219].

Элементы генетической архитектуры количественных признаков изучаются как традиционными методами биометрической генетики, так и методами молекулярно-генетического картирования [33, 47, 49, 92], но в обоих случаях интерпретация результатов затрудняется эффектами сцепления генов. В биометрической генетике разработаны методы оценки интегральных генетических параметров, таких, как средняя степень доминирования и число действующих локусов, но лишь при отсутствии сцепления [30, 183]. Задача оценки искажений, вносимых сцеплением, на данный момент не решена, как и задача оценки средней величины сцепления. Разработан метод тестирования, позволяющий установить значимость влияние сцепления, не давая ему какой-либо численной оценки [205]. Из-за возможного сцепления биометрические данные

часто не допускают однозначной интерпретации, и теоретические решения, полученные для случая несцепленных генов, становятся бесполезными или полезными лишь условно. При молекулярно-генетическом картировании сцепление тоже затрудняет разделение эффектов соседних локусов, что не позволяет однозначно интерпретировать результаты.

По этим причинам не сделан окончательный выбор между гипотезами доминирования и сверхдоминирования – главным образом из-за того, что затруднительно отличить сверхдоминирование от так называемого псевдосверхдоминирования – эффекта, вызванного сцеплением [49, 92]. Не совсем еще ясна степень концентрации гетерозисного эффекта – рассредоточен ли он по многим локусам или сконцентрирован в небольшом их количестве. Меньше всего локусов выявляется для важнейшего признака – продуктивности, и они отвечают в лучшем случае за половину общего эффекта. Каким образом распределяется между локусами оставшаяся часть эффекта – пока что остается предметом экстраполяции [132]. Для кукурузы не вполне ясна роль неаллельных взаимодействий, так как методы молекулярного картирования выявляют не все взаимодействия, а только сильнейшие. Поэтому в молекулярно-генетических экспериментах часто рассчитываются также и интегральные оценки традиционным биометрическим методом [49, 92]. В отдельных случаях такие оценки могут дать даже гораздо больше информации, чем молекулярно-генетический анализ [88, 89], поэтому усовершенствование методов биометрического анализа количественных признаков по-прежнему остается необходимой задачей.

Усовершенствовать методы биометрической генетики можно, разработав процедуру учета сцепления генов. Искажения, вносимые сцеплением, поддаются учету, если задана средняя величина сцепления между действующими локусами. Можно вычислить ее математическое ожидание, исходя из предположения о случайном распределении действующих локусов в пределах генома, тогда такая оценка будет достаточно надежной при массовом ее применении, так как не будет проявлять систематического смещения, и позволит рассчитать интегральные оценки генетических параметров, типичные для данной культуры. Применение дигаплоидных линий позволяет, однако, получать и прямые оценки среднего сцепления, так как дает возможность в сжатые сроки получить поколение, прошедшее через две рекомбинации, а гаметическое расщепление 1:1 обеспечивает довольно большую разрешающую способность генетического анализа.

Предмет наших генетических исследований во многом совпадает с понятием генетической архитектуры количественных признаков, отличаясь от него более узким

объемом, поэтому будем для него употреблять название "основные элементы генетической организации гетерозиса". В нашем исследовании изучаются такие компоненты генетической архитектуры, как вклад в генетическую изменчивость аддитивных, доминантных и неаллельных взаимодействий, и число локусов, влияющих на значение признака. Не входят в предмет нашего изучения эффекты отдельных генов и их локализация, зато входит среднее сцепление между действующими локусами, которое характеризует их более или менее тесное относительное расположение. Следует отметить, что эффекты и локализация действительно единичных генов редко рассматриваются в работах, в названии которых употребляется термин "генетическая архитектура". Обычно имеются в виду эффекты и локализация генетических кластеров [103, 137, 165].

Поскольку в нашей работе исследуется проявление количественных признаков в гибридах, а не в материале другого типа – панмиктических популяциях и пр., в названии темы упомянут гетерозис, чтобы подчеркнуть особенность изучаемого материала.

Разработку новых селекционных приемов, рассчитанных на применение дигаплоидов, и исследование генетической организации количественных признаков можно интегрировать, так как дигаплоиды могут являться не только средством селекции, но и средством генетического анализа. Использование усовершенствованных методов биометрического анализа в сочетании с новыми приемами дигаплоидной селекции позволяет вести отбор на продуктивность предельно эффективно.

Цель исследования – установить основные элементы генетической организации гетерозиса кукурузы для оптимизации процесса дигаплоидной селекции, направленной на создание высокопродуктивных инбредных линий.

Задачи исследования:

1. Разработать методы расчета несмещенных значений интегральных генетических параметров, в которых элиминирован эффект сцепления.
2. В тестерных скрещиваниях дигаплоидных линий, полученных в гибридных комбинациях кукурузы Rf7×Ky123 и МК01×А619, провести генетический анализ гетерозиса у различных количественных признаков с оценкой следующих параметров: средняя степень доминирования, направление доминантных эффектов, число основных действующих генетических факторов, доля влияния неаллельных взаимодействий.
3. Разработать метод интервальной оценки среднего неравновесия по сцеплению между локусами количественных признаков и использовать его для проверки корректности вычисленных оценок генетических параметров.
4. Разработать селекционный метод, направленный на объединение в дигаплоидной

линии возможно большего количества благоприятных аллелей из исходных форм простого гибрида с целью получения максимально продуктивной гомозиготной линии, и испытать его возможности в модельных экспериментах.

5. Провести начальные циклы дигаплоидной селекции в гибридных комбинациях кукурузы Rf7×Ку123 и МК01×А619 и оценить ее эффективность.

6. Сравнить реальный селекционный прогресс в данных гибридных комбинациях с ожидаемым и оценить адекватность примененной генетической модели.

Исследовательская гипотеза. Разработанная нами схема дигаплоидной селекции рассчитана на доминантную природу гетерозиса. В ином случае, если за гетерозис отвечают сверхдоминантные взаимодействия, предложенная схема не может достичь поставленной цели – собрать в гомозиготной линии возможно больше генетических эффектов, отвечающих за гетерозис и, таким образом, либо закрепить гетерозис в гомозиготе, либо создать гомозиготную линию с достаточно высокой продуктивностью. Практическая применимость данной схемы зависит и от ряда других факторов – неаллельных взаимодействий, числа действующих локусов и характера распределения их по геному. Но только сверхдоминантная природа гетерозиса делает применение предложенной схемы принципиально невозможным, тогда как действие других осложняющих факторов (распыленность гетерозисного эффекта по многим локусам, их тесное сцепление в фазе отталкивания, комплементарные взаимодействия) теоретически можно преодолеть, увеличивая число дигаплоидных линий, получаемых в каждом цикле. Поэтому вопрос о практической применимости предложенной селекционной схемы зависит в первую очередь от справедливости одной из двух основных теорий, касающихся природы гетерозиса – теории сверхдоминирования и теории доминирования. Эти две теории и были исследовательскими гипотезами, выбор между которыми предстояло сделать в данной работе, в ходе анализа основных элементов генетической организации количественных признаков кукурузы.

Приступая к исследованиям, мы не располагали вескими причинами предпочесть одну из гипотез. Ни одна из них не была общепризнанной и ни одна не была подкреплена достаточно убедительным фактическим материалом. Что касается наших собственных результатов, то мы располагали лишь косвенными аргументами в пользу теории доминирования, основанными на данных группового сравнения гибридов и их родительских форм, которых было недостаточно для окончательного вывода. Поэтому для выбора между основными гипотезами гетерозиса необходимо было провести более подробные исследования.

Методология исследования. Работа велась с дигаплоидами кукурузы, так как именно для дигаплоидов и была разработана упомянутая селекционная схема, поскольку в популяции дигаплоидов выполняется необходимое для успешной работы схемы гаметическое расщепление 1:1. Оно выполняется также и в рекомбинантных инбредных линиях, но для их выведения требуются длительные сроки. Дигаплоиды получали стандартным способом – удвоением генома гаплоидов. Гаплоиды получали матроклиным способом, а не андроклиным, так как полученные в нашем институте матроклинные гаплоидные индукторы МН1 и ЛН1 обладают высокой эффективностью и позволяют получать гаплоидные семена в массовом количестве. Удвоение генома гаплоидов было процедурой более трудоемкой, из-за чего число дигаплоидных линий, получаемых в каждом цикле селекции, было ограниченным – не более 50. Но благодаря расщеплению 1:1 селекцию и генетический анализ можно проводить и при таком числе генотипов: по разрешающей способности набор из 50 дигаплоидных линий равносителен 2500 растениям поколения F_2 . Дальнейшее увеличение числа линий не привело бы к существенному улучшению результатов, так как слишком большое число вариантов кукурузы нельзя испытать одновременно с удовлетворительной точностью: с увеличением размера опытного участка возрастает и средовая изменчивость.

Селекцию вели по разработанной схеме, получая цикл за циклом очередные наборы дигаплоидных линий. Материал, получаемый в ходе селекции, использовали и для генетического анализа. Для анализа испытывали не сами линии, а их тесткроссы - гибриды с исходными родительскими формами. По дисперсиям в поколении тесткроссов оценивали интегральные генетические параметры. Это традиционная экспериментальная схема СК-3 Комстока-Робинсона, которая уже 70 лет применяется на разных культурах. Первоначально она применялась в поколении F_2 , но затем было показано, что ее можно применять и в других бипарентальных популяциях, получаемых расщеплением простого гибрида F_1 : в F_3 , RIL (рекомбинантные инбредные линии), ДН (дигаплоидные линии) и пр. На дигаплоидах кукурузы эта схема, насколько нам известно, еще не применялась, но в нашем случае принципиальная новизна состоит не в выборе материала, а в способе обработки данных. Схема СК-3 была разработана для оценки таких интегральных параметров, как сумма квадратов аддитивных и доминантных эффектов, чтобы вычислить по их соотношению среднюю степень доминирования и решить вопрос о доминантной или сверхдоминантной природе гетерозиса. Однако эта схема дает адекватные оценки только в отсутствие сцепления. А так как сцепление обычно имеет место, то оценки получаются смещенными и вопрос о природе гетерозиса остается нерешенным.

Поэтому было необходимо предварительно решить теоретическую проблему учета искажающего влияния сцепления. Были разработаны математические методы получения несмещенных оценок для суммы квадратов аддитивных и доминантных эффектов, и выводимых из них оценок средней степени доминирования. Несмещенные оценки позволили также оценивать в определенных случаях и число действующих генетических факторов методом Райта, которое в схеме СК-3 ранее не оценивалось. Таким образом, была расширена область применения метода Райта, который ранее применялся только в F₂ и беккроссах. Была также решена задача по оценке среднего сцепления между действующими локусами. Это оказалось возможным, так как в нашем распоряжении оказалась популяция дигаплоидных линий, прошедших через две рекомбинации.

Предложенный метод обработки данных, хотя и учитывает сцепление, но так же, как метод Комстока-Робинсона, не учитывает неаллельные взаимодействия. Для учета неаллельных взаимодействий метод Комстока-Робинсона был в свое время модифицирован путем добавления в испытание третьего ряда тесткроссов – кроме тесткроссов с обоими родителями, было предложено еще испытывать тесткроссы с F₁. В нашем случае решено было эту модификацию не применять, потому что добавить третий ряд тесткроссов можно было только за счет сокращения числа испытываемых вариантов, и, значит, за счет уменьшения точности оценки аддитивных и доминантных эффектов. Вместо этого были протестированы неаллельные взаимодействия по классическому тесту Кавалли, с добавлением в испытание поколений F₂, BC₁ и BC₂.

Разработанные здесь методы оценки генетических параметров применялись не только к собственным данным, но и к данным других авторов. Схема СК-3 применялась и ранее, и полученные данные поддаются пересчету по нашей методике. Сравнение генетических оценок, полученных в разных экспериментах, позволяет установить, какие из сделанных в работе выводов носят общий характер, а какие – частный, отражающий особенности нашего материала.

Обзор глав. Диссертация состоит из аннотаций на румынском, русском и английском языках, списков таблиц, рисунков и сокращений, введения, 5 глав, общих выводов и рекомендаций, списка литературы, приложений, декларации об ответственности, *curriculum vitae*. **Первая глава - "Генетика гетерозиса и возможности дигаплоидной селекции"** - включает три раздела. Первый раздел посвящен применяемому в работе методу исследований – биометрическому генетическому анализу количественных признаков. Излагаются основные принципы этого метода и его возможности на текущий момент. Второй раздел посвящен предмету исследований –

генетической природе гетерозиса у растений. Излагаются различные теории гетерозиса и обсуждается их соответствие экспериментальным данным. Анализируется возможная роль доминирования, сверхдоминирования, неаллельных взаимодействий и эпистатических явлений. Обсуждаются методические трудности, из-за которых этот вопрос окончательно не решен. Приводятся сведения по разным культурам, но основное внимание уделяется кукурузе. Третий раздел посвящен проблеме закрепления гетерозиса и возможному средству решения этой проблемы – дигаплоидным линиям. Рассматриваются методы получения гаплоидов и дигаплоидов, генетика гаплоид-индуцирующей способности. Приводится обзор различных способов применения дигаплоидных линий в селекции, как практически используемых, так и предлагаемых.

Во второй главе - "**Материалы и методы**" - приводится характеристика исходного материала – гибридов кукурузы Rf7×Ky123 и МК01×А619, их родительских линий, даются сведения об условиях их выращивания. Излагаются методы, имеющие общее значение для всей работы – техника получения гаплоидов и дигаплоидов, организация полевых испытаний, учет количественных признаков, методы обработки данных.

В третьей главе - "**Несмещенные оценки квадратичных генетических параметров у кукурузы**" - анализируются суммы квадратов аддитивных и доминантных эффектов и производные от них величины – средняя степень доминирования и число основных действующих факторов. Решается задача по выводу несмещенных генетических оценок в экспериментальной схеме СК-3, то есть оценок, в которых элиминировано влияние сцепления генов. Выводятся формулы для расчета сумм квадратов аддитивных и доминантных эффектов в разных типах популяций, которые, в свою очередь, используются для оценок средней степени доминирования. Адекватность оценок проверяется в модельных испытаниях. Вычисляется ожидаемое значение среднего сцепления для разных типов популяций. Рассматривается, в каких случаях несмещенные квадратичные оценки можно применить к вычислению числа действующих генетических факторов и выводятся формулы для таких случаев. Далее разработанные расчетные методы применяются для анализа результатов экспериментов по схеме СК-3 в гибридных комбинациях кукурузы Rf7×Ky123 и МК01×А619. Для измерявшихся признаков рассчитывается средняя степень доминирования и для отдельных признаков – число основных действующих локусов. Производится тестирование неаллельных взаимодействий, оценивается их доля в генетической изменчивости, анализируется, в какой степени они могли повлиять на оценки средней степени доминирования и числа

действующих локусов. Новые расчетные методы применены также к результатам, полученным другими авторами, что позволило провести сравнение генетической организации гетерозиса в разных генотипах.

В четвертой главе **"Оценка линейных генетических параметров и среднего сцепления у кукурузы"** выводятся интервальные решения для оценки линейной степени доминирования и степени однонаправленности доминантных эффектов. Для анализа, помимо экспериментов по схеме СК-3, привлекаются данные по массовому сравнению гибридов и линий, как собственные, так и опубликованные другими авторами. Вводится понятие нормированного гетерозиса, позволяющее давать данным массового сравнения генетическую интерпретацию. Приводится общая картина генетической организации количественных признаков у кукурузы, наилучшим образом согласующаяся с полученными результатами и литературными данными. Проверяется корректность выполненной в предыдущей главе оценки среднего сцепления между действующими локусами, для чего по двум поколениям дигаплоидов вычисляется верхний и нижний предел данной величины. Результаты сравниваются с ожидаемыми для случайного расположения генов на хромосомах. Анализируются также изменения в частоте рекомбинации, происходящие на гомозиготном генетическом фоне, который должен иметь место на поздних стадиях инбридинга. Здесь для исследования используются изогенные линии, полученные путем внедрения мутантных маркеров в линии МК01 и Ку123, и анализируется частота рекомбинации между маркерными генами.

В пятой главе - **"Возможности дигаплоидной селекции у кукурузы"** - излагается разработанная схема дигаплоидной селекции, названная обогатительно-восстановительной, и предназначенная для полного или частичного объединения в гомозиготной линии генетических эффектов, ответственных за гетерозис. Эффективность данной схемы, а также схем, предложенных другими авторами, проверяется в модельных имитациях. В модели получены результаты, ожидаемые при разных значениях варьируемых генетических параметров. Обсуждается применимость схемы в реальных условиях. Показаны результаты практического применения первых трех циклов этой схемы в гибридной комбинации Rf7×Ку123 и двух циклов в комбинации МК01×А619. Достигнутый селекционный прогресс сравнивается с модельными результатами и обсуждаются перспективы дальнейшего продолжения селекции в этом направлении. Анализируется также проявление отдельных количественных и качественных признаков в полученных дигаплоидных линиях и обсуждаются некоторые вопросы частной генетики, включая неаллельные взаимодействия и явления генетического груза. Для комбинации

МК01×А619 особое внимание обращено на изучение генетики озерненности початка, так как этот признак в данной комбинации оказался важнейшим компонентом продуктивности.

На защиту выносятся следующие основные положения:

1. Новые методы статистического анализа, включая метод расчета несмещенных оценок квадратичных генетических параметров, в которых элиминирован эффект сцепления, и метод интервальной оценки среднего сцепления между действующими локусами, основанный на сравнении дисперсий разного ранга.

2. Новые аргументы в пользу теории доминирования для кукурузы, состоящие в установлении несмещенных значений средней степени доминирования, не превышающих единицу, и в повышении статистической обоснованности теории путем увеличения числа подтверждающих примеров с 4 до 10.

3. Генетические закономерности гетерозиса у кукурузы, состоящие в преобладании положительно направленных доминантных и полудоминантных взаимодействий с типичной средней степенью доминирования 0,7 и высокой однонаправленностью; распределении основной части гетерозисного эффекта по нескольким десяткам локусов (ориентировочно 30-70), среднее неравновесие по сцеплению между которыми (0,04-0,07) соответствует статистически ожидаемому.

4. Значимость гомозигот-гомозиготных взаимодействий в проявлении хозяйственно-ценных признаков у дигаплоидов кукурузы, которые вносят существенный вклад в инбредную депрессию.

5. Новая статистическая величина нормированного гетерозиса, позволяющая давать генетическую интерпретацию данным групповой статистики проявления гетерозиса.

6. Цис-эффект гомозиготности на рекомбинацию в соседних маркированных сегментах генома кукурузы, приводящий к двукратному повышению частоты кроссинговера.

7. Схема обогатительно-восстановительной дигаплоидной селекции, направленная на максимальное объединение в инбредной линии благоприятных аллелей, отвечающих за гетерозис, практическое применение которой привело к созданию в третьем цикле инбредной линии, превосходящей по продуктивности лучшую родительскую форму на 30%.

1. ГЕНЕТИКА ГЕТЕРОЗИСА И ВОЗМОЖНОСТИ ДИГАПЛОИДНОЙ СЕЛЕКЦИИ

Гетерозис определяется как превосходство гибридов над родительскими особями, проявляющееся только в первом поколении и не передающееся по наследству при генеративном размножении [192]. Превосходство может проявляться в вегетативной мощности (вегетативный гетерозис), в развитии генеративных органов (генеративный гетерозис), в приспособленности (адаптивный гетерозис). Употребляется и выражение «отрицательный гетерозис», если превосходством считается меньшее значение признака – такого, как длина вегетационного периода и пр. Часто различают терминологически превосходство гибрида над обеими родительскими формами и превосходство над среднеродительским значением. В русскоязычной литературе для этих случаев могут применяться термины «истинный гетерозис» и «гипотетический гетерозис», в англоязычной – *high parent heterosis* (НРН) и *midparent heterosis* (МРН). Для первого случая иногда встречается термин «гетеробельтиозис» [129, 166]. Если же термин «гетерозис» употребляется без специального уточнения, то имеется в виду, как правило, превосходство над среднеродительским значением.

Явление гетерозиса, широко распространенное в растительном и животном мире, изучено еще недостаточно, хотя его понимание имело бы огромное практическое значение. Менее всего оно изучено на уровне отдельных генов. Только у немногих генов, имеющих отношение к эффекту гетерозиса, установлены локализация и функция, и молекулярно-генетические и физиолого-биохимические механизмы гетерозиса остаются большей частью предметом гипотез. Действие генов, участвующих в эффекте гетерозиса, лучше изучено не с физиолого-биохимической стороны, а чисто с количественной, по фенотипическим эффектам, которые проявляются в значении измеряемых признаков. Количественное проявление действия генов описывается рядом параметров, к которым относятся, во-первых, характеристики генетических взаимодействий - внутрилокусных (аддитивные и доминантные эффекты, направление и степень доминирования) и межлокусных (параметры неаллельных взаимодействий). Во-вторых, величины, характеризующие распределение эффектов: число локусов или иные характеристики концентрации эффектов; степень ассоциации или дисперсности, характеризующая распределение генетических эффектов между родительскими формами; величина сцепления между генами, характеризующая их ассоциацию при наследовании.

Перечисленные параметры изучаются биометрической генетикой, которая

анализирует количественные эффекты генов, отвлекаясь от механизма их действия. Установить единичные эффекты классическая биометрическая генетика может в случае моногенного или олигогенного контроля признака, в случае же полигенного наследования классическими биометрическими методами устанавливаются усредненные и обобщенные характеристики, такие, как сумма доминантных эффектов, средняя степень доминирования и т.д. Те же усредненные и обобщенные характеристики устанавливаются и при биометрическом анализе с использованием молекулярных маркеров, но в данном случае они относятся не ко всему геному, а к маркированным сегментам хромосом.

Совокупность перечисленных количественных параметров образует модельно-математическую схему гетерозиса, не заполненную физиологическим содержанием, и такая схема составляет лишь часть информации по генетическим механизмам гетерозиса. Однако это часть весьма существенная, так как ею определяется выбор между основными концепциями гетерозиса и выбор оптимальных селекционных стратегий. Подобное схематичное описание, часто называемое в зарубежной литературе генетической архитектурой, дает гетерозису типологическую характеристику, которая может различаться у разных видов, или у разных генотипов в пределах вида [67, 103, 137, 165]. Данная работа посвящена именно этой стороне генетической организации гетерозиса.

1.1. Методы биометрического анализа гетерозиса растений

Гетерозис может проявляться в гибридах различного типа – простых межлинейных, двойных, тройных, межсортовых и межпопуляционных. Самые надежные результаты дает анализ простых гибридов между инбредными линиями, так как в этом случае число неизвестных исходных параметров минимально. Если исходные родительские формы генетически однородны и полностью гомозиготны, не надо учитывать множественный аллелизм: каждый полиморфный локус представлен только двумя аллелями. Не надо учитывать и неизвестные частоты аллелей в исходных формах, так как у них возможны значения только 0 и 1.

В аддитивно-доминантной модели, когда неаллельные взаимодействия отсутствуют и эффекты локусов суммируются независимо, средние значения признака у родителей P_1 и P_2 и гибрида F_1 представляются как

$$P_1 = m + \sum \delta_i a_i \quad P_2 = m - \sum \delta_i a_i \quad F_1 = m + \sum d_i \quad (1.1)$$

Среднее значение признака в генотипе принято обозначать символом самого генотипа. Параметр m есть среднее значение по всем гомозиготам, это исходная точка, относительно которой в виде отклонений отсчитываются значения признака. Суммирование производится по локусам, проявляющим в данной комбинации аллельный полиморфизм. Каждый локус i характеризуется аддитивным эффектом a_i (полуразность между гомозиготами) и доминантным эффектом d_i (превышение гетерозиготы над средней гомозиготой). Значение d может быть любого знака, тогда как значения a по определению неотрицательны: это характеристика не отдельного аллеля, а аллельной пары (локуса). Параметр δ – дискретный коэффициент, несущий информацию о распределении аллелей между родителями: $\delta = 1$, если P_1 несет аллель, повышающий значение признака и $\delta = -1$, если повышающий аллель несет P_2 . Аллели, повышающие и понижающие значения признака, часто называют плюс- и минус-аллелями [205].

Формулы (1.1) записаны в метрике F_∞ , в которой генетические эффекты отсчитываются от среднего между всеми гомозиготами и приращения в моногенных классах XX , Xx , xx записываются как $a, d, -a$. Употребляется также предложенная К. Коккерхамом F_2 -метрика, в которой соответствующие эффекты отсчитываются от среднего значения в F_2 и представляются как $a - d/2$, $d/2$, $-a - d/2$ [28]. Выражения для знакопеременных сумм $\sum \delta_i a_i$ здесь записаны в нотации Хэймана [63], но они могут записываться и как $\sum a$ в нотации Коккерхама или как $[a]$ в нотации Мазера-Джинкса [28, 205], если допустить, что значения a могут быть отрицательными. Могут различаться и буквенные обозначения. К. Мазер и Дж. Джинкс обозначают аддитивный и доминантный эффекты как d и h , от слов *difference* и *heterozygote*, но остальные авторы придерживаются обозначений a (*additive*) и d (*dominant*). Все эти нотации применяются, общепринятой нотации нет. Оптимальной, на наш взгляд, является нотация Хэймана в метрике F_∞ , которой и будем придерживаться.

По значениям P_1, P_2, F_1 вычисляются параметры:

$$m = (P_1 + P_2)/2, \quad \sum \delta a = (P_1 - P_2)/2, \quad \sum d = F_1 - (P_1 + P_2)/2 .$$

Самый информативный из них – сумма доминантных эффектов $\sum d$. Другой параметр $\sum \delta a$ менее информативен, так как является суммой аддитивных эффектов лишь в том случае, когда все плюс-аллели сосредоточены у одного из родителей. В общем же случае он равен $r \sum a$, произведению суммы аддитивных эффектов на коэффициент

ассоциации r , который принимает значения от 0 в случае дисперсного распределения (плюс-аллели распределены поровну между родителями) до 1 (все плюс-аллели находятся в одной линии). Поэтому отношение $\Sigma\delta a/\Sigma d$ не является адекватной мерой среднего доминирования изучаемых генов, хотя его часто рассматривают в этом качестве.

Если известны средние значения в четырех или более поколениях, то параметры модели можно оценить точнее методом наименьших квадратов, одновременно проверяется и адекватность аддитивно-доминантной модели. Если привлечь для анализа поколения F_2 , $BC_1 = F_1 \times P_1$ и $BC_2 = F_1 \times P_2$, для которых модельные средние равны

$$F_2 = m + \frac{1}{2}\Sigma d_i, \quad BC_1 = m + \frac{1}{2}\Sigma\delta_i a_i + \frac{1}{2}\Sigma d_i, \quad BC_2 = m - \frac{1}{2}\Sigma\delta_i a_i + \frac{1}{2}\Sigma d_i,$$

то можно применить тест масштабности Мазера [205], в котором проверяется равенство нулю следующих величин:

$$A = 2BC_1 - P_1 - F_1, \quad B = 2BC_2 - P_2 - F_1, \quad C = 4F_2 - 2F_1 - P_1 - P_2.$$

Если модель адекватна, A , B , C не должны значимо отличаться от нуля. Более общий метод – объединенный тест Кавалли - состоит в оценке параметров m , Σd и $\Sigma\delta a$ по произвольным поколениям методом наименьших квадратов. По оцененным параметрам рассчитываются теоретические модельные средние, значимость различий между теоретическими и наблюдаемыми значениями оценивается по критерию хи-квадрат [205].

Если модель неадекватна, ее усложняют введением дополнительных параметров, характеризующих неаллельные взаимодействия. Для двугенных взаимодействий требуются три новых типа параметров, описывающих три типа взаимодействий: гомозигот-гомозиготные (i), гомозигот-гетерозиготные (j) и гетерозигот-гетерозиготные (l) в терминологии Мазера-Джинкса. У других авторов эти взаимодействия могут называться аддитивно-аддитивными, аддитивно-доминантными и доминантно-доминантными и обозначаться aa , ad и dd . Значения признака в дигенных генотипических классах записываются в метрике F_∞ следующим образом:

$$\begin{aligned} AABV &= m + a_1 + a_2 + i_{12} & AABb &= m + a_1 + d_2 + j_{12} & AAbb &= m + a_1 - a_2 - i_{12} \\ AaBV &= m + d_1 + a_2 + j_{21} & AaBb &= m + d_1 + d_2 + l_{12} & Aabb &= m + d_1 - a_2 - j_{21} \\ aaBV &= m - a_1 + a_2 - i_{12} & aaBb &= m - a_1 + d_2 - j_{12} & aabb &= m - a_1 - a_2 + i_{12}. \end{aligned}$$

Для расчета шести величин - m , Σd , $\Sigma \delta a$, Σi , Σj и Σl требуются средние значения в шести поколениях, в стандартной методике это P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_1 и BC_2 . Взаимодействия третьего порядка (трехгенные) требуют еще четырех новых параметров, и, следовательно, дополнительных четырех поколений для анализа, и с каждым повышением порядка число параметров возрастает.

В случае неаллельных взаимодействий интерпретация результатов зависит от того, какой метрикой пользоваться - F_∞ или F_2 . Выбор метрики зависит от конкретной задачи и определяется разными мотивами. Но даже для одной задачи можно встретить противоположные мнения о том, какая метрика удобнее и адекватнее. Например, для анализа бипарентальной популяции по схеме СК-3 можно встретить аргументацию и в пользу F_∞ [184], и в пользу F_2 [88]. Есть и компромиссное мнение, что рассчитывать параметры надо в метрике F_2 , а затем преобразовывать результаты в метрику F_∞ [180].

Иногда неаллельные взаимодействия можно исключить преобразованием шкалы, в которой измеряется признак. Обычно пытаются применить логарифмическое преобразование, которое Д. Фолконер и Т. Маккэй называют самым обычным и наиболее полезным [43]. Например, все изложенные у К. Мазера и Дж. Джинкса [205] случаи успешного преобразования шкалы - логарифмические. Оно эффективно в случае так называемого множественного действия генов - когда генетические эффекты являются относительными, а не абсолютными, и при совместном действии генов их эффекты перемножаются. В этом случае проявление признака будет согласовываться с аддитивно-доминантной моделью, если значения признака заменить их логарифмами.

Неаллельные взаимодействия перегружают модель, поэтому их исключение всегда желательно. Если это невозможно, то необходимо их учитывать. Обычно ограничиваются двугенными взаимодействиями, в редких случаях учитывают трехгенные, а случаи, когда бы учитывались взаимодействия порядка выше третьего, нам неизвестны. К. Мазер и Дж. Джинкс полагают, что это несущественно, потому что фенотипические различия вызываются в основном аддитивными и доминантными эффектами, следующими по значимости идут двугенные взаимодействия, а последующие аппроксимации имеют все меньшее значение [205]. Но такой взгляд, возможно, излишне оптимистичный: множественное действие генов, которое не так и редко встречается, можно с формальной стороны рассматривать как неаллельное взаимодействие максимального порядка, в котором участвует все без исключения локусы. Но тогда можно допустить и взаимодействия меньшего порядка - не максимального, но достаточно высокого и они, вероятно, должны встречаться чаще.

Возможны и дальнейшие усложнения модели: учет цитоплазматической наследственности, материнского эффекта и пр. Но в любом случае минимальной и обязательной частью любой генетической модели признака остается аддитивно-доминантная модель. Она образует ядро модели, к которому могут присоединяться дополнительные параметры. Число оцениваемых в эксперименте средних значений должно равняться числу параметров, чем ограничивается допустимая сложность модели. Обычно не число вариантов (поколений и пр.) планируется под число параметров, а наоборот, число оцениваемых параметров ограничивается числом испытанных вариантов. В этом случае приходится ограничивать сложность модели и из параметров оставлять наиболее существенные.

Экспериментально оцениваемые параметры представляют собой знакопеременные суммы, в которых эффекты разных локусов учитываются с разными знаками. Выбор знака, а значит, и результат этих сумм в большинстве случаев зависит от распределения аллелей между родителями. Не зависят от распределения аллелей только сумма доминантных эффектов и сумма гетерозигот-гетерозиготных взаимодействий. Только такие параметры являются по-настоящему информативными. Этим и ограничены возможности использования статистик первого порядка, то есть средних арифметических. Для расширения возможностей анализа следует применять статистики второго порядка - дисперсии и ковариации.

Анализ по статистикам второго порядка менее надежен, потому что дисперсии и ковариации оцениваются с большей погрешностью, чем средние арифметические. Но зато они позволяют оценивать суммы квадратов, которые генетически более информативны, потому что не зависят от распределения аллелей между родителями и знакопеременными быть не могут. По статистикам первого порядка невозможно оценить, например, среднюю степень доминирования как отношение суммы доминантных эффектов Σd к сумме аддитивных эффектов Σa . Но если сравнить Σd^2 и Σa^2 , то можно составить представление о средней степени доминирования.

Для отдельно взятой пары аллелей степень доминирования d/a характеризует проявление количественного признака в гетерозиготе. Она равна нулю, когда количественный признак проявляется в гетерозиготе строго промежуточно, равна единице при полном доминировании и превышает единицу в случае сверхдоминирования.

В квадратичной оценке $D = \sqrt{\Sigma d^2 / \Sigma a^2}$ не различается положительное и отрицательное доминирование, и она является мерой не среднего доминирования, а его

абсолютной величины. Однако в ней различается доминирование и сверхдоминирование, что имеет ключевое значение для понимания генетической природы гетерозиса.

В расщепляющихся семействах, которые можно произвести от гибрида F_1 , дисперсия включает в себя компоненты, связанные с аддитивными и доминантными эффектами. Можно вычислить эти компоненты, если есть данные по разным семействам.

Наименее трудоемкий способ – оценка по F_2 и беккроссам, так как эти поколения можно получить в первую очередь, непосредственно из F_1 . В аддитивно-доминантной модели в случае несцепленных генов дисперсии разлагаются следующим образом:

$$\sigma^2(F_2) = \frac{1}{2}\Sigma a^2 + \frac{1}{4}\Sigma d^2 + E$$

$$\sigma^2(BC_1) + \sigma^2(BC_2) = \frac{1}{2}\Sigma a^2 + \frac{1}{2}\Sigma d^2 + 2E.$$

Отсюда следует:

$$\Sigma d^2 = 4[\sigma^2(B_1) + \sigma^2(B_2) - \sigma^2(F_2) - E], \quad (1.2.1)$$

$$\Sigma a^2 = 4\left[\sigma^2(F_2) - \frac{\sigma^2(B_1) + \sigma^2(B_2)}{2}\right], \quad (1.2.2)$$

где E - средовая дисперсия, ее оценивают по дисперсии генетически однородного материала, например как $E = \frac{\sigma^2(P_1) + \sigma^2(P_2) + \sigma^2(F_1)}{3}$. Данный метод впервые был испытан Л. Пауэрсом (Powers L., 1942, цит. по [205]).

Эти оценки чувствительны к точности определения средовой дисперсии, которая часто бывает сравнима с дисперсией F_1 и беккроссов. Кроме того, в формулах фигурирует разность между генотипическими дисперсиями, что приводит к значительным относительным ошибкам, которые к тому же учетверяются. Наконец, отсутствует прямая оценка средовой изменчивости. Она вычисляется косвенно, по изменчивости другого материала.

Из разработанных в дальнейшем способов самым удачным оказался предложенный Р. Комстоком и Х. Робинсоном [30] анализ по схеме СК-3 (Северная Каролина-3), которая, по словам К. Мазера и Дж. Джинкса, «наиболее полно иллюстрирует всю мощь дисперсионного анализа» [205]. В данной схеме анализируются генотипы $F_2 \times P_1$ и $F_2 \times P_2$. Для каждого растения F_2 вычисляются статистики $SUM = F_2 \times P_1 + F_2 \times P_2$ и $DIF = F_2 \times P_1 - F_2 \times P_2$. По дисперсиям SUM и DIF оцениваются суммы квадратов d и a :

$$\Sigma d^2 = 2\sigma^2(DIF) - 4E \quad (1.3.1)$$

$$\Sigma a^2 = 2\sigma^2(SUM) - 4E. \quad (1.3.2)$$

Здесь Σd^2 и Σa^2 оцениваются с одинаковой чувствительностью, а поправка E равна среднему квадрату ошибки $F_2 \times P$, поэтому она существенно меньше, чем E из формул (1.2). Схему СК-3 можно применять также к F_3 [29] и другим гетерогенным популяциям, выведенным из F_1 . Основное условие применимости – симметрия частот: для любого локуса A гетерозиготный класс Aa имеет одну и ту же фиксированную частоту f , а остаток $1 - f$ делится пополам между гомозиготами AA и aa . Обозначим $k = \frac{1}{1-f}$ и запишем формулы для общего случая:

$$\Sigma d^2 = k\sigma^2(DIF) - 2kE; \quad (1.4.1)$$

$$\Sigma a^2 = k\sigma^2(SUM) - 2kE. \quad (1.4.2)$$

Для F_2 $k = 2$, для F_3 $k = 4/3$, для популяции без гетерозигот, например, для набора рекомбинантных инбредных линий (RIL) или удвоенных гаплоидов (DH), $k = 1$. Выражение для средней степени доминирования во всех случаях будет одинаковым:

$$\bar{D} = \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{\Sigma a^2}} = \sqrt{\frac{\sigma^2(DIF) - 2E}{\sigma^2(SUM) - 2E}}. \quad (1.5)$$

Преимущество схемы СК-3, во-первых, в том, что каждая сумма квадратов оценивается по одной единственной дисперсии, а не по линейной комбинации разных дисперсий. Во-вторых, она обеспечивает прямую, а не косвенную оценку средней изменчивости. Благодаря этим преимуществам данная схема надолго стала основным методом оценки средней степени доминирования. Она применяется до настоящего времени [49, 92] и интегрирована в анализ QTL [29]. Существует модификация этой схемы под названием «тройной тест-кросс» (Kearsey and Jones, 1968, цит. по [205]). В ней добавлен третий ряд скрещиваний с F_1 , что позволяет вычлнить из дисперсий неаллельную компоненту.

Суммы квадратов используют также для оценки числа генов, контролирующих значение признака. Если генетические эффекты x_i , соответствующие разным локусам, положительны, то отношение $(\Sigma x)^2 / \Sigma x^2$ равно числу всех локусов в случае равенства

всех x_i . Оценивать число локусов по сумме квадратов предложил С. Райт (S. Wright), в окончательном виде его формула выглядит так (цит. по [183]):

$$n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{4(\sigma_{F_2}^2 - \sigma_{BC_1}^2 - \sigma_{BC_2}^2)}. \quad (1.6)$$

В формуле Райта оценка производится по аддитивным эффектам. Она справедлива в идеальном случае, когда аллели распределены ассоциировано (все плюс-аллели собраны у одного из родителей), эффекты разных генов равны и они не сцеплены. Отклонения от этих условий приводят к занижению оценки, поэтому оценку Райта часто называют не числом генов, а минимальным числом генов, или сегрегационным индексом, или числом эффективных факторов [205]. Когда P_1 и P_2 высоко контрастны или выведены в ходе селекции на верхний и нижний пределы, то предполагают, что условие ассоциированности приближенно соблюдаются и разница между родителями не слишком отличается от $2 \sum a$, что позволяет применять формулу (1.6). Однако подобные предварительные условия ограничивают применимость оценки Райта. Мазер и Джинкс указали, что оценивать число локусов можно и по доминантным эффектам, так как в случае хорошо выраженного гетерозиса можно считать доминантные эффекты в основном положительными, и тогда сумма доминантных эффектов, вычисляемая как $F_1 - (P_1 + P_2)/2$, примерно равна сумме их абсолютных величин. Тем не менее, все известные нам случаи практического применения оценки Райта, и дальнейшие модификации этой оценки основаны на аддитивных эффектах, а не на доминантных, когда сумма генетических эффектов измеряется по контрасту между P_1 и P_2 [77, 91, 183].

Мазер и Джинкс называют оценку $(\sum x)^2 / \sum x^2$ оценкой K_1 и предлагают в дополнение оценку K_2 , основанную на повышении степени: вместо x подставляется x^2 и, таким образом, оценивается отношение $(\sum x^2)^2 / \sum x^4$. В качестве x фигурирует смешанная величина $\frac{1}{2}a^2 + \frac{1}{4}d^2$, сумма четвертых степеней вычисляется как дисперсия внутрисемейных дисперсий в F_3 . Преимущество данной оценки в том, что сумма квадратов знакопеременной быть не может, и поэтому она не зависит от распределения генов между родителями. Зато она менее устойчива, чем оценка K_1 , и более чувствительна к неравномерности эффектов. К тому же она более трудоемкая и по этой причине широко не употребляется.

Общий недостаток оценок, основанных на статистиках второго порядка –

чувствительность к сцеплению. Оценки средней степени доминирования, получаемые в схеме СК-3, из-за сцепления регулярно завышены, и в настоящее время за ними признается только сопоставительная ценность: при сравнении оценок, полученных для разных признаков или на разном материале, можно делать заключения, в каких случаях средняя степень доминирования выше или ниже. Механизм завышения - сцепление локусов с доминантным эффектом в фазе отталкивания (у одного родителя генотип AAbb и у другого aaBB). При тесном сцеплении они ведут себя и наследуются как один локус со степенью доминирования $\frac{d_1+d_2}{|a_1-a_2|}$. Сцепление может приводить и к псевдосверхдоминированию – когда два доминантных гена наследуются как один ген со сверхдоминантным действием [54].

Зависит от сцепления и оценка числа действующих локусов по дисперсиям. Сцепление приводит к занижению оценки и фактически оценивается не число локусов, а число так называемых эффективных факторов - групп сцепленных генов, рекомбинирующих как один ген. Адекватные оценки возможны лишь для олигогенных эффектов, когда число действующих локусов сравнимо с числом хромосом.

Методов исключить эффект сцепления из суммы квадратов до сих пор не разработано, что практически обесценивает теоретические разработки по применению статистик второго порядка. Разработаны лишь средства диагностики сцепления, чтобы установить, имеет ли сцепление значимый эффект [205]. А поскольку эффект сцепления обычно присутствует, то методы, разработанные для несцепленных генов, имеют ограниченное применение.

На практике применяется способ неполного учета: в опытной популяции проводится инбридинг и затем повторно применяется схема СК-3. В ходе инбридинга часть генных пар разделяется кроссинговером, снижается частота случаев, когда гены сцеплены в фазе отталкивания, наблюдаемое значение D снижается и становится ближе к истинному значению. Классическое применение этого метода - эксперименты на кукурузе С. Gardner and J. Lonnquist, а также R. Moll and H. Robinson [52, 108, 128].

Этот метод требует большого времени, так как исправленные генетические оценки можно получить лишь по завершении инбридинга. В упомянутых экспериментах наблюдаемая степень доминирования стабилизировалась в шестом поколении. Но и после стабилизации оценка продолжает оставаться смещенной, так как не все генные пары разделились кроссинговером. К тому же полученный результат относится только к изученному генотипу. Чтобы узнать, как генетические оценки варьируют от генотипа к

генотипу, надо на других генотипах повторить ту же процедуру.

На ослаблении эффектов сцепления в поздних поколениях инбридинга основана также оценка K_3 для числа действующих локусов (Jinks and Towey, 1976, цит. по [205]). В высокоинбредных поколениях определяется доля гетерозиготных особей, а гомозиготность или гетерозиготность особи устанавливается по фенотипической однородности или неоднородности произведенных от нее следующих двух поколений.

Неравновесие по сцеплению ослаблено и в диаллельных схемах, так как линии, подобранные для схемы, не являются потомками одной гетерозиготной особи и близкорасположенные гены не обязательно должны распределяться между линиями как сцепленные. Диаллельный анализ, разработанный Б. Хэйманом и Б. Гриффингом (цит. по [205]), основан на статистиках второго порядка и позволяет разделять генетические дисперсии на аддитивную, доминантную и эпистатическую компоненты. Однако диаллельный анализ не годится для оценки средней степени доминирования, так как не дает адекватной оценки суммы квадратов доминантных эффектов. В доминантной компоненте дисперсии, вычисляемой в диаллельном анализе, большая часть приходится не на сумму квадратов доминантных эффектов, а на их ковариации. Поэтому диаллельный анализ дает сильно завышенные оценки средней степени доминирования. По этой причине А. Hallauer *et al.* не включили диаллельные эксперименты в сводку результатов по оценке средней степени доминирования у кукурузы [62].

Дальнейшее развитие биометрических методов связано с картированием QTL, которое начало практиковаться с конца 1980-х годов. Вместе с измерением количественных признаков проводится генотипирование по нейтральным маркерам, более или менее равномерно распределенным по геному, что позволяет локализовывать выявленные эффекты. Понятие QTL (*quantitative trait locus*, локус количественного признака) означает вычисленную координату на карте, с которой связывается локальный максимум фенотипического эффекта, который может соответствовать единичному локусу, но, как правило, является суперпозицией различных эффектов, в большей мере близкорасположенных, но также и удаленных. Хотя влияние удаленных генов падает с расстоянием, в эффекте QTL присутствует шумовая компонента, в которой проявляется суммарный эффект всей хромосомы. Для редукции шумовой компоненты методы обработки данных постоянно совершенствовались, из-за смены методов иногда пересчитывались предыдущие результаты [29, 51]. Но и при усовершенствованных методах расчета низкая частота двойных рекомбинаций, а часто и недостаточная плотность расположения маркеров не позволяют исследовать действительно отдельные

гены [151]. По-прежнему остается проблема разделения эффектов соседних локусов и адекватной оценки степени доминирования, которая переместилась с уровня целого генома на уровень сегментов хромосом.

Данное направление является развитием биометрической генетики применительно к новым возможностям, поскольку сохранило прежний формальный аппарат, классификацию генетических эффектов и форму их представления, а также применяет разработанные ранее экспериментальные схемы. Ряд экспериментальных схем позволяет анализировать доминантные эффекты наряду с аддитивными. В первую очередь это схема СК-3, которую можно применять не только на F_2 , но и на любом расщепляющемся потомстве какого-либо гибрида, например, на F_3 или на семействе RIL [29]. Доминантные эффекты можно оценивать также в F_2 , F_3 и в зафиксированной F_2 (*immortalized F2*), когда от семейства RIL производят скрещивания по случайной схеме [60].

Разрешающая способность анализа ограничена плотностью расположения маркеров. Даже при весьма плотном расположении, как в [161] - 3300 маркеров на геном кукурузы, в среднем через 0,68 сМ - в доверительный интервал каждого QTL попадают около 100 генов-кандидатов. Но основное ограничение связано с числом генотипов, которые можно одновременно испытать [78]. По схеме СК-3 обычно испытывают 100-200 генотипов, а без испытания тесткроссов число генотипов может достигать до 450 [59]. Исключением является эксперимент Wang *et al.* [172], где испытывалось около 1000 RIL, но там испытывалась не продуктивность, а более устойчивые признаки, и в ряде случаев испытания проводились в одной повторности. Большой объем опыта снижает надежность результатов, так как с увеличением экспериментального участка растет средовая изменчивость. Данное обстоятельство ограничивает как точность локализации QTL, так и величину его порогового значения. За порогом значимости остается множество малых необнаруженных эффектов, которые могут в сумме составлять половину всей генетической изменчивости, поэтому сумму всех эффектов оценивают прежними методами. Особенно это относится к эффектам неаллельных взаимодействий.

Первоначально анализ QTL проводился в бипарентальных популяциях - в расщепляющемся потомстве от скрещивания двух родителей. Дальнейший прогресс в технике генотипирования сделал возможным другой метод - поиск полногеномных ассоциаций. В 2000-х годах началось генотипирование по однонуклеотидным различиям (SNP - *single nucleotide polymorphism*), и число анализируемых сайтов может достигать до миллиона на геном. Это позволяет выполнять массовое сравнение особей в представительных выборках, которыми стараются охватить как можно шире генетическое

разнообразии данного вида. Ожидалось, что в расширенных выборках будет обнаруживаться больше QTL и они будут точнее локализовываться из-за сниженного по сравнению с бипарентальными популяциями неравновесия по сцеплению [177].

Практика показала, что таким путем успешно находятся сильнодействующие QTL, но если признак контролируется многими генами со слабым действием, то обнаружение QTL затруднительно [177]. Во-первых, в широких популяциях слишком разнообразный генетический фон, в котором трудно выделить отдельные эффекты. Во-вторых, генетический фон может быть неодинаковым в сравниваемых вариантах. Это так называемый эффект структуры популяции, который может приводить к регистрации ложных связей (ложноположительных сигналов).

Чтобы избежать эффекта структуры, стали создавать искусственные мультипарентальные популяции, состоящих из множества рекомбинантных инбредных линий, в которых объединялись геномы разнообразных линий-предшественников по контролируемым схемам скрещивания [94]. Для кукурузы получены популяции NAM (26 предшественников, 5000 рекомбинантных линий, [119]), которая вскоре стала называться US-NAM, чтобы отличать ее от китайской CN-NAM (12 предшественников, 2000 линий, [100]); MAGIC (8 предшественников, 1636 линий, [33]); FPM (4 предшественника, 1291 линия, [4]). Мультипарентальные популяции получены и на многих других культурах [72], среди которых пшеница [71]), рис [122]), томат, [136].

В мультипарентальных популяциях действительно повысилась точность локализации QTL, но не разрешающая способность. Значимые QTL объясняют даже меньшую долю общей генетической изменчивости, чем в бипарентальных популяциях. Обычно обнаруживают порядка десятков QTL с небольшим эффектом и низкой значимостью, которым присваивают статус предварительно установленных и небольшое число сильнодействующих QTL, установленных с высокой значимостью, часть из которых наблюдалась и ранее в бипарентальных популяциях [5, 26, 33, 100, 137]. Предполагают, что недостающая изменчивость может скрываться в неаллельных взаимодействиях или эпистатических явлениях [5, 177, 178]. Но, вероятно, здесь сказывается обилие эффектов и разнообразный генетический фон, отчего единичные эффекты трудно выделяются [102]. Решать эти затруднения предлагается с помощью усовершенствованных математических методов и новых экспериментальных схем [177], или сочетая мультипарентальный анализ с бипарентальным [189].

Не исчезла и зависимость результатов от специфики популяций, несмотря на то, что мультипарентальные популяции охватывают большее генетическое разнообразие, чем

бипарентальные [102]. Другая проблема – трудность синхронного испытания такого числа линий с удовлетворительной точностью фенотипирования. Например, линии популяции FPM, которых насчитывалось более тысячи, испытывали только в одной повторности [4], а при испытании популяции кукурузы MAGIC (более 1600 линий) решили ограничиться одной третьей частью коллекции [33]. Сейчас главную проблему исследователи видят не в генотипировании, которое уже достаточно плотное, а в точном фенотипировании столь обширного материала [33]. Заметим также, что мультипарентальные популяции приспособлены к изучению аддитивных эффектов, но не доминантных, и в этом отношении заменить бипарентальные популяции они не могут.

Что касается физиологического механизма действия генов, то анализ в этом направлении только начинается. Заключение о физиологическом действии найденных QTL чаще всего носят предположительный характер. Обычно под найденный QTL подбираются близкие по локализации гены-кандидаты, и делаются более или менее вероятные предположения о том, который из них может отвечать за обнаруженный эффект. Только после многократной диссекции удастся сузить интервал QTL до единичного гена [104, 178, 185]. Такие случаи пока немногочисленны, но именно в них формально-биометрический анализ количественных признаков начинает приобретать физиолого-биохимическое содержание.

1.2. Генетическая природа гетерозиса

1.2.1. Основные концепции гетерозиса

Первая теория гетерозиса, которую сейчас называют теорией сверхдоминирования, была выдвинута Г. Шеллом - первооткрывателем гетерозиса у кукурузы и автором самого термина "гетерозис" [156]. Вскоре Д. Джонсом была выдвинута альтернативная теория доминирования [76]. Различаются они в том, следует ли считать гетерозиготность обязательным условием гетерозиса. Гипотеза Г. Шелла однозначно связывает гетерозис с гетерозиготностью. У самого Г. Шелла причинно-следственная связь не раскрывается, но его идея была затем развита Ф. Халлом, который придал ей математическую формализацию и ввел в научный оборот термин «сверхдоминирование» (цит. по [31]). В терминах биометрической генетики сверхдоминирование выражается условием $d/a > 1$, то есть значение признака у гетерозиготы выше, чем у любой из гомозигот.

Альтернативная теория доминирования объясняет гетерозис взаимной компенсацией отрицательных эффектов неблагоприятных аллелей, которые имеются у

обоих родителей. Первоначально речь шла о рецессивных мутациях, ослабляющих жизнеспособность, но в настоящее время имеются в виду любые минус-аллели - члены аллельных пар, характеризующиеся более низким значением признака, необязательно мутантного происхождения. По теории доминирования гетерозиготы имеют преимущество не над обеими гомозиготами одновременно, а над средним значением между ними, что выражается условием $0 < d/a \leq 1$. Оно достаточно для превосходства гибрида над среднеродительским значением, но для превосходства гибрида над лучшим родителем требуется дополнительное условие: чтобы сумма аддитивных эффектов $\sum a$ не была сосредоточена у одного лишь родителя, а делилась между ними на части $\sum a_1$ и $\sum a_2$, и сумма доминантных эффектов $\sum d$ должна превосходить разность этих частей. И тогда общее условие запишется так: $|\sum a_1 - \sum a_2| < \sum d$. Таким образом, теория доминирования не требует, чтобы доминирование было обязательно полным. Достаточно и неполного положительного доминирования.

Из изложенных теорий следуют разные практические следствия. По теории сверхдоминирования для увеличения продуктивности следует как можно больше локусов переводить в гетерозиготное состояние, а при обратном переходе в гомозиготу продуктивность снижается. По теории доминирования, напротив, оптимальный генотип - это гомозигота по всем благоприятным аллелям. Для практической селекции это означает, что при сверхдоминировании гетерозисная мощь возможна только у гибридов, тогда как при доминировании ее можно закрепить в гомозиготных линиях.

Таковы две основные концепции, возможные в рамках формальных представлений об организации количественных признаков. Основными они остаются и по сей день, другие гипотезы являются их вариантами или комбинациями.

В качестве третьей концепции иногда рассматривается гипотеза эпистаза, то есть неаллельных взаимодействий: благоприятные аллели обоих родителей взаимодействуют в гибриде по неаллельному типу [114, 170]. Формально это можно считать третьим вариантом, поскольку в биометрической генетике неаллельные взаимодействия рассматриваются как третий тип после аддитивных и доминантных. Но это объяснение вряд ли можно считать самостоятельной альтернативой, потому что оно оставляет открытым основной вопрос: обязательна ли гетерозиготность для гетерозиса? Если локус способен вступать с другим локусом в неаллельное взаимодействие, то за эту способность может отвечать либо один из его аллелей, и тогда этот аллель может действовать и в гомозиготе; либо за эту способность отвечают оба аллеля вместе и проявляют ее только в гетерозиготе. Таким образом, и в случае эпистаза внутрилокусные отношения требуют

характеристики в терминах доминирования и сверхдоминирования.

Основные концепции могут выступать в виде вариантов, имеющих особое физиологическое и эволюционное содержание. Например, теория компенсационного комплекса генов В.А. Струнникова - вариант теории доминирования [222]. Особенность ее в том, что она объясняет, каким образом могли возникнуть благоприятные гены, ответственные за гетерозис: как эволюционный ответ на накопление полуплеталей. Еще вариант теории доминирования - теория метаболического баланса, согласно которой развитие инбредных линий тормозится узкими местами метаболизма (Hageman, цит. по [79, 229]). Если узкие места у разных линий различны, то при объединении геномов прекращается их тормозящее действие. Близка к ней выдвинутая еще ранее теория лимитирующих факторов П. Мангельсдорфа [116]. В отличие от предыдущей теории, в ней делается больший акцент на неаллельные взаимодействия.

Варианты концепции сверхдоминирования касаются физиологических механизмов, через которые реализуются преимущества гетерозигот. Основные объяснения - теория дополнительного действия аллелей, теория альтернативных путей синтеза, теория оптимального количества и теория гибридного вещества [114].

Есть концепции, обращающие главное внимание на физиолого-биохимическую сторону гетерозиса, а в формально-генетическом плане одинаково совместимые и с доминированием, и со сверхдоминированием. Например, в концепции генетического баланса Н.В. Турбина допускается совместное участие в гетерозисе доминантных и сверхдоминантных взаимодействий [226]. В биоэнергетической концепции В.В. Титка гетерозис объясняется тем, что при комплементации родительских геномов взаимно компенсируются узкие места энергетического метаболизма через снятие генетического блокирования [225]. Подобная комплементация возможна как внутрилокусная, так и межлокусная, поэтому усиление энергетического метаболизма может вызываться как доминантными, так и сверхдоминантными взаимодействиями.

Упомянутые физиологические теории касаются важных вопросов, но они не поддаются проверке средствами биометрической статистики, для их проверки нужны другие методы. Биометрическая статистика может лишь провести генеральное разграничение между доминированием и сверхдоминированием и в пределах каждого подразделения установить роль неаллельных взаимодействий. Настоящая альтернатива двум основным концепциям может быть связана лишь с генетическими явлениями, которые не укладываются в рамки классической биометрической генетики.

Параллельно с развитием биометрической генетики обнаруживались новые аллель-

порождающие механизмы, но большинство из них поддаются формализации в терминах классической модели. Это однонуклеотидный полиморфизм, инсерции и делеции, транспозоны, и с некоторыми оговорками – эффект присутствия-отсутствия и вариация числа копий [79]. В последнем случае нарушается модельное требование об одинаковом числе локусов у всех особей одного вида. Не согласуются с принципами количественной генетики эпигенетические явления и полногеномные механизмы.

В отличие от теории сверхдоминирования, полногеномные гипотезы связывают гетерозис непосредственно с несходством родительских геномов независимо от специфики отдельных генов. К таким гипотезам относится модель мультигенного гетерозиса, согласно которой причина гетерозиса – экономия энергии при процессинге ферментов [56]. В гибридах возможен выбор аллеля, что позволяет обнаруживать и предпочтительно экспрессировать менее энергозатратный вариант. Упомянем еще объяснение гетерозиса через эффект дозы генов в макромолекулярных комплексах [17, 167], через усиление метаболической эффективности при слабой коагрегации аллозимов [55] и через комплементацию митохондрий (Srivastava, цит. по [79, 229]).

При полногеномном механизме следует ожидать, что гетерозис будет тем больше, чем отдаленнее генетически будут родители, что, однако, не всегда выполняется. У кукурузы, например, гетерозис возрастает с ростом генетической отдаленности лишь до некоторого предела, пока родительские формы принадлежат одному экологическому типу. Когда же скрещивают формы с разной географической адаптацией, гетерозис, напротив, снижается [79].

По мнению S. Kaeppler [79] и J. Fievet *et al.* [46], при полногеномном механизме гетерозис должен одинаково проявляться у всех признаков, тогда как известно, что гетерозис – явление очень признак-специфическое. У кукурузы, к примеру, сильный гетерозис наблюдается по продуктивности, слабее – по размерам растения, совсем слабый – по числу рядов зерен. Этот аргумент, на наш взгляд, неубедителен, так как изменение плоидности – тоже полногеномное явление, но оно не действует одинаково на все признаки. У гаплоидов кукурузы размер растения уменьшается, а фенофазы остаются такими же. Ширина листа уменьшается сильнее, чем длина. Число клеток в растении остается таким же, но уменьшается их размер, и т.д. То есть гаплоид не похож на уменьшенный диплоид, он имеет узнаваемые морфологические отличия.

Более убедительным представляется соображение S. Flint-García *et al.* о слабой корреляции между проявлениями гетерозиса у различных признаков [47]. У кукурузы бывают гибриды с сильным гетерозисом по зерновой продуктивности и слабым – по

размерам растения, наблюдаются и обратные случаи. Это означает, что для гетерозиса важна гетерозиготность не во всем геноме, а в специфических локусах. Этим гетерозис отличается от действительно полногеномных явлений, таких, как изменение ploидности, при которых изменения в различных признаках хорошо между собой скоррелированы.

К полногеномным концепциям относят и эпигенетическую гипотезу [79], которая связывает гетерозис с геномными модификациями, не затрагивающими нуклеотидную последовательность, но влияющими на функционирование гена. Самая изученная эпигенетическая модификация – метилирование цитозина, которое часто сопровождается и метилированием гистонов. Метилирование в промоторной области блокирует транскрипцию и ген перестает функционировать, что называется эпигенетическим молчанием. Оно может выполнять как защитную функцию, предотвращая нежелательную активность транспозонов и трансгенов [58], так и регуляторную, переключая активность генов при клеточной дифференцировке [178, 193, 203]. Частота эпимутаций (замена метилированного состояния на деметилированное или наоборот) гораздо выше частоты мутаций – в сотни и больше раз, что делает эпимутации инструментом быстрой первичной адаптации к изменившимся условиям [13, 193]. Распространенный случай появления эпимутаций – вставка транспозона. Транспозон подвергается защитному метилированию, которое может захватить промоторную область расположенного рядом гена.

Эпимутации могут быть обратимыми и необратимыми, могут держаться неопределенно долго, а могут существовать только несколько поколений. За этот отрезок времени эпимутация ведет себя как менделевский аллель и наследуется классическим образом. Неклассические явления – парамутации - могут происходить при скрещивании, когда в гетерозиготе оказываются вместе метилированный и неметилированный аллели. Чаще всего каждый аллель сохраняет свое состояние, но в 10% случаев происходит трансхромосомное метилирование или деметилирование - один из аллелей меняет свой статус [58]. Известный пример – модификация гена-усилителя антоциановой окраски В1 у кукурузы. Парамутабельные модификации могут происходить в первом поколении скрещивания, как у В1, но могут запаздывать и происходить через несколько поколений. Механизм этих явлений недостаточно изучен, но с такими явлениями связаны предположения об эпигенетических механизмах гетерозиса [24, 58, 82, 106]. Предполагается, что гибридизация сопровождается метилированием или деметилированием во многих генах, что приводит к гетерозисной мощности.

Теоретически возможна связь гетерозиса с массовым деметилированием или метилированием. В первом случае начинают функционировать гены, которые у родителей

пребывали в состоянии эпигенетического молчания, а во втором перестают экспрессироваться гены, препятствующие развитию – транспозоны или негативные регуляторы. Например, у кукурузы имеются негативные регуляторы *CNR1* и *CNR2*, ограничивающие число клеток в листовой пластине, а значит, и ее размер [58]. Но хотя эпигенетический гетерозис и возможен теоретически, он пока не подтвержден ни одним экспериментальным примером [170].

Экспериментальная проверка показала, что деметилирование если и благоприятно для развития, то лишь до определенного предела. Масштабное деметилирование, вызванное химическими обработками или мутациями метилирующих систем, приводит к активизации транспозонов, отчего могут случаться аномалии развития и мощностность растений обычно уменьшается [79, 84, 154]. С другой стороны, выборочное изучение эпигенетического состояния отдельных локусов у гибридов и родителей кукурузы не обнаружило какой-либо единой тенденции, сопровождающий переход от родителей к гибридам [64, 162].

Следует заметить, что наследование признаков при эпигенетическом гетерозисе должно существенно отличаться от классического. Для эпигенетических факторов характерна, например, инерционность, когда полное действие фактора устанавливается не сразу, а постепенно усиливается на протяжении нескольких поколений и так же не сразу прекращается [58, 84]. Преобразующее влияние факторов друг на друга так же не совместимо с менделевской генетикой. В случае эпигенетического гетерозиса наблюдалось бы, например, сохранение полного гетерозиса в F_2 , F_3 и последующих поколениях, или установление полного гетерозиса не в F_1 , а в более позднем поколении, или другие явления, несовместимые с классической генетикой.

Возможно, для арабидопсиса такая ситуация имеет место. Например, после гетерозиса в F_1 количественный признак может упасть до родительского уровня уже в F_2 и BC_1 , опуститься еще ниже в BC_2 , а затем подняться выше родительского уровня в BC_3 [84]. В данной работе у арабидопсиса предполагается, и возможно, справедливо, эпигенетический гетерозис на том основании, что линии арабидопсиса слабо различаются генетически и больше различаются эпигенетически. Но если в ряду поколений признак проявляет классическую динамику – максимальное значение в F_1 и затем постепенное затухание до родительского уровня, что характерно для кукурузы – то в этом случае причины гетерозиса надо искать в классических факторах, в рамках основных концепций. Рассмотрим, в какой мере основные концепции гетерозиса согласуются с экспериментальными данными.

1.2.2. Генетические взаимодействия при гетерозисе

Теоретически выбор между концепциями доминирования и сверхдоминирования можно сделать уже в элементарном анализе поколений F_1 и F_2 . Распределение признака в F_2 должно быть симметричным в случае сверхдоминирования и асимметричным в случае доминирования. В случае доминирования в F_2 должны встречаться гомозиготы, не уступающие растениям F_1 и не должны - в случае сверхдоминирования.

Фактически распределение признака в F_2 кукурузы всегда симметрично и подобные гомозиготы в F_2 никогда не встречались. Это согласуется с теорией сверхдоминирования, но не исключает и альтернативной версии, если число задействованных локусов достаточно велико. Уже при нескольких локусах асимметрия в F_2 становится практически незаметной, а вероятность найти гомозиготу с закрепленным гетерозисом становится исчезающе малой.

Теория доминирования преобладала в 1920-30-е годы, поскольку она смогла убедительно показать, как можно объяснить гетерозис без привлечения сверхдоминантных взаимодействий, а теория сверхдоминирования не располагала физиологическими объяснениями преимущества гетерозигот. Такие объяснения начали появляться в 1940-х годах, и тогда же Ф. Халл переформулировал гипотезу Г. Шелла, предположив, что для гетерозиса необходима гетерозиготность не сама по себе, а в специфических локусах, в которых имеет место превышение доминантного эффекта над аддитивным, названное им сверхдоминированием. Он же выдвинул два аргумента в пользу сверхдоминирования. Первый - низкий прогресс в селекции инбредных линий кукурузы, ниже ожидаемого по теории доминирования. Эффективность селекции инбредных линий зависит от резерва аддитивной изменчивости, а теория доминирования предполагает такой резерв значительным, так как сумма аддитивных эффектов должна быть не меньше суммы доминантных. Второй аргумент Ф. Халла связан с регрессией гибрид-родитель. Если постоянный родитель высокопродуктивен, то регрессия продуктивности гибрида на продуктивность переменного родителя в случае сверхдоминирования может быть отрицательной, и Ф. Халл нашел свидетельства такой регрессии (Hull, 1952, цит. по [31]). В то же время первые эксперименты на кукурузе по схеме СК-3 дали для продуктивности несколько оценок средней степени доминирования в диапазоне 1,3-2,1, что согласовывалось с теорией сверхдоминирования [53, 145]. Согласно проведенным тогда же расчетам Дж. Кроу, теория доминирования не может полностью объяснить гетерозис, так как устранение неблагоприятных рецессивных мутаций из

популяции может повысить урожайность только на 5% [31]. Благодаря этим аргументам теория сверхдоминирования в первой половине 1950-х годов получила широкое признание и представлялась хорошо обоснованной.

Однако перечисленные аргументы потеряли силу в последующие несколько лет. Эксперименты по схеме СК-3 были продолжены и дальше, чтобы проверить возможность псевдосверхдоминирования. Следовало оценить среднюю степень доминирования не только в F_2 , но и в дальнейших поколениях, когда многие сцепленные локусы разделятся кроссинговером и сцепление будет вносить меньше искажений. Это было реализовано в 1950-60-х годах в двух экспериментах на кукурузе. В эксперименте С. Gardner and J. Lonnquist у одного гибрида инбридинг доводился до F_{16} [52, 54, 108]. В эксперименте R. Moll and H. Robinson у трех гибридов инбридинг доводился до F_{12} , F_{13} и F_7 [128, 145]. В поколении F_2 оценки для продуктивности соответствовали сверхдоминированию, хотя и были очень разными (d/a от 1 до 2). В ходе инбридинга оценки снижались и в двух случаях из четырех опустились ниже единицы. Это указывает на то, что в изученных гибридах за гетерозис отвечают главным образом доминантные эффекты, а сверхдоминантные эффекты могут иметь значение только подчиненное.

В тех же экспериментах обнаружился предполагаемый теорией доминирования значительный резерв аддитивной изменчивости, а благодаря усовершенствованным методам селекции продуктивность инбредных линий стала быстро повышаться [31]. Тогда же Кроу пришел к выводу о некорректности своих предыдущих расчетов, получив более точные данные о частоте рецессивных мутаций и характере их действия [31].

Еще одно подтверждение теория доминирования получила в эксперименте G. Sprague and W. Russell на кукурузе, первые результаты которого получены в 1956 г. Изучалась реакция двух популяций на рекуррентный отбор по комбинативной способности. Продуктивность возросла как в обеих популяциях, так и в гибридах между ними, что объяснимо с позиции доминирования, но не сверхдоминирования (Sprague and Russell, 1956, цит. по [31]; Russell et al., 1973, цит. по [79]).

Биометрические эксперименты на кукурузе для оценки средней степени доминирования продолжались и дальше. A. Hallauer *et al.* обработали результаты 99 экспериментов, проведенных к 1985 году [62]. Не все эксперименты проводились по схеме СК-3, часть экспериментов выполнена по менее надежным схемам, в которых при расчетах нередко случалось $\sum d^2 < 0$. С исключением таких случаев усредненная оценка d/a составила 0,97. При другом варианте расчета, более корректном, по мнению авторов, усреднялись все дисперсии, включая отрицательные, и оценка составила 0,78. Так как

оценки завышены из-за сцепления, реальные значения должны быть ниже. Совокупность данных результатов указывает на доминирование как на основную причину гетерозиса у кукурузы. Так как оценки усредненные, они не исключают определенной доли сверхдоминантных взаимодействий и допускают их преобладание у отдельных гибридов. Они не согласуются лишь с предположением о сверхдоминировании как основной причине гетерозиса во всех или в большинстве случаев.

Ожидалось, что окончательную ясность внесет картирование QTL, начавшееся у кукурузы в конце 1980-х годов [40]. К 2017 году опубликованы 33 работы, в которых сообщалось в общей сложности о 999 обнаруженных QTL, влияющих на продуктивность и связанные с продуктивностью признаки, после объединения совпадающих локусов их остается 76 [26]. В тех экспериментах, где оценивались доминантные эффекты наряду с аддитивными, для большинства QTL продуктивности наблюдалось сверхдоминирование. Укажем частоту сверхдоминантных QTL в некоторых экспериментах:

Stuber *et al.* (1992) - 9 из 13 [160]

Lu *et al.* (2003) - 24 из 28 [109]

Luna Alves Lima *et al.* (2006) - 5 из 16 [111]

Frascaroli *et al.* (2007) - 12 из 17 [49]

Larriere *et al.* (2012) - 10 из 10 [92]

Guo *et al.* (2014) – 5 из 11 [60]

Wang *et al.* (2016) – 27 из 30 [173]

Zhao *et al.* (2019) – 5 из 7 [187]

Yi *et al.* (2019) – 7 из 9 [181].

Данные результаты можно интерпретировать как проявление сверхдоминирования или как проявление псевдосверхдоминирования. Обычно считают более вероятным псевдосверхдоминирование. Но возможна и другая интерпретация – Н. Lu *et al.* [109] допускают сверхдоминирование на том основании, что исследуемый материал прошел через трехлетний инбридинг, после которого многие сцепленные локусы должны разделиться кроссинговером. С другой стороны, Е. Frascaroli *et al.* [49] и А. Larriere *et al.* [92] считают более вероятным псевдосверхдоминирование, хотя у них материал тоже прошел через инбридинг. Они обращают внимание на то, что многие из сверхдоминантных QTL находятся в прицентромерных участках хромосом, где подавлен кроссинговер и считают необходимым принимать во внимание результаты предыдущих

биометрических экспериментов. Н. Wang *et al.* полагают, что в проведенном ими эксперименте обнаружено истинное сверхдоминирование, так как в данном случае изучался эффект хромосомных фрагментов, перенесенных на однородный генетический фон [173]. Но данный вывод не представляется убедительным, так как перенесенные фрагменты довольно длинные, в среднем 9 сМ, что не позволяет исключить эффекты сцепления.

Для более точного анализа проводят диссекцию фрагментов, содержащих QTL, с целью сужения интервала и разделения сцепленных генов. Первая диссекция выполнена в 1997 г. на материале С. Stuber *et al.* [160]. В пятой хромосоме один из QTL продуктивности со сверхдоминированием удалось разделить на два QTL с доминантным действием [57]. Тем самым впервые было обнаружено псевдосверхдоминирование, задолго до того предсказанное теоретически. Отметим еще случай, когда удалось сузить QTL продуктивности до единичного гена и установить его функцию. Доминантные отношения в локусе не проверялись, но, вероятно, здесь имеет место доминирование, так как альтернативные аллели являются мутантными с потерей функции [25].

Из других культур наибольший интерес для нас представляют рожь и подсолнечник, так как они, подобно кукурузе, являются перекрестниками и гетерозис у них выражен в такой же сильной степени. Однако применяющиеся сейчас экспериментальные схемы не рассчитаны на анализ доминантных эффектов. Анализ QTL у ржи сводится к оценке аддитивных эффектов [61, 123, 131], оценка доминантных эффектов только планируется [61]. Так же и у подсолнечника доминантные эффекты не исследуются, а молекулярные маркеры применяются для анализа аддитивных эффектов [133, 140], для исследования полиморфизма селекционного материала, для изучения корреляций гетерозиса с генетической отдаленностью родителей, для маркирования отдельных генов, например генов восстановления фертильности или устойчивости к патогенам [36-38].

Доминантные взаимодействия изучались у риса и арабидопсиса, в меньшей степени у томата. Эти культуры отличаются от кукурузы репродуктивной биологией, являясь самоопылителями, поэтому важно выяснить, отличаются ли они от кукурузы по генетической организации гетерозиса. Гетерозис у них проявляется слабее, типичные для кукурузы случаи, когда урожайность гибрида вдвое превосходит среднеродительское значение, здесь встречаются редко. Обычно гибрид превышает среднеродительский уровень наполовину или еще меньше. Нередко бывает, что гибрид уступает лучшему родителю, что на кукурузе наблюдается только в исключительных случаях.

Выяснилось, что у риса доминантные взаимодействия проявляются слабее, чем у кукурузы. Значимых QTL продуктивности обнаруживается немного, не более 7 в одном эксперименте (по другим признакам обычно больше), причем доминантные эффекты бывают часто отрицательными - так называемое разнонаправленное доминирование, в отличие от строго однонаправленного у кукурузы [69, 70, 96, 97, 98, 112, 176, 182, 184, 188]. Сверхдоминантных эффектов наблюдается меньше, чем доминантных, и, вероятно, это все случаи псевдосверхдоминирования, потому что при дальнейшей диссекции и клонировании QTL ни разу не обнаружено реального сверхдоминирования [188]. Для найденных QTL характерна слабая воспроизводимость: они редко повторяются в разные годы, или в разных локациях, или при разных способах расчета [51, 98, 176, 184]. Сумма доминантных эффектов значимых QTL невелика и может объяснить только небольшую часть прироста продуктивности в F₁.

Зато во всех экспериментах обнаружались значительные неаллельные взаимодействия. Значимых двухлокусных эффектов наблюдается обычно больше, чем однолокусных, и они обеспечивают до половины генетической вариации. Наблюдались и взаимодействия высших порядков - два трехгенных и одно четырехгенное, что для кукурузы совершенно нехарактерно [182]. Эти результаты согласуются с ожидаемым направлением отбора в самоопылителях: поскольку они преимущественно гомозиготны, в них не должен идти отбор на доминирование, неблагоприятные аллели должны быстро элиминироваться, зато следует ожидать отбора на накопление неаллельных эффектов.

Исследовать преимущество гетерозигот для взаимодействующих генов (сверхдоминантный эпистаз) методически сложнее, чем для однолокусных эффектов, поэтому результаты здесь менее определенные. В пользу сверхдоминантного эпистаза свидетельствует значительный вес доминант-доминантных взаимодействий среди всех неаллельных – от 1/7 до 1/2 по разным оценкам [98, 184, 188]. Против свидетельствует крайне низкая корреляция продуктивности с общей гетерозиготностью и возможность объяснить доминант-доминантные взаимодействия сцеплением соседних локусов. Вопрос о преимуществе двойных гетерозигот подробно исследовали J. Hua *et al.* [69, 70], сравнивая в различных парах локусов все 9 возможных генотипов. Они нашли, что двойные гетерозиготы имеют преимущество только в меньшинстве случаев, но этого меньшинства, по их мнению, хватает, чтобы обеспечить гетерозисный эффект.

У кукурузы наблюдается обратная ситуация: значимые двухлокусные эффекты весьма немногочисленны по сравнению с однолокусными [49, 51, 92]. Вклад значимых двухлокусных эффектов в общую генетическую дисперсию продуктивности составлял для

кукурузы в разных экспериментах 20%, 19%, 7%, 0, 0 [113, 51, 49, 92, 109], а для риса 50%, 40-48%, 16-22% [97, 98]. Можно заметить, что минимальные значения для риса совпадают с максимальными значениями для кукурузы. Данные результаты не подтверждают мнения Р. Алларда, предположившего, что обнаруженные на рисе закономерности относятся и к кукурузе [2]. В анализе продуктивности кукурузы биометрическими методами неаллельная компонента изменчивости, как правило, оказывается незначимой, хотя возможны особые случаи [31, 79] – например, модельный гибрид В73×Мо17, у которого обнаружены значительные неаллельные взаимодействия как в биометрическом анализе [62], так и в анализе QTL [29, 51].

Некоторую информацию дают корреляции продуктивности в расщепляющихся поколениях с общей гетерозиготностью по молекулярным маркерам. В отсутствие неаллельных взаимодействий должна быть высокая корреляция продуктивности с гетерозиготностью, как при доминировании, так и при сверхдоминировании, а присутствие неаллельных взаимодействий должно занижать корреляцию. Иногда эти корреляции рассчитывались, приведем значения для кукурузы и риса:

кукуруза: 0,68 [160], 0,54-0,76 [49];

рис: $\leq 0,12$ [176], $\leq 0,10$ [98], 0,12 [73].

Различия очевидные и согласуются с данными по эпистатическим эффектам QTL. Отметим, что у риса среди неаллельных взаимодействий со значительной частотой могут встречаться дубликатные, которые, в отличие от комплементарных, не обеспечивают прироста признака в F₁. Например, при анализе 12 генов высоты растения, выделенных диссекцией, обнаружилось, что почти все двугенные взаимодействия были дубликатные [190].

У другого самоопылителя – арабидопсиса – изучается гетерозис не генеративный, а вегетативный. В эксперименте по схеме СК-3 установлена средняя степень доминирования ниже единицы для всех проанализированных признаков [88, 89]. Данный вывод основан не на анализе QTL, которых обнаружено мало, а на анализе средних и дисперсий классическим методом. Чаще встречались двухлокусные эффекты QTL, чем однолокусные, и они вносили значительный вклад и в генетическую изменчивость, и в эффект гетерозиса: на неаллельные взаимодействия приходилась треть генетической изменчивости по биомассе [88].

У томата сверхдоминантные эффекты QTL наблюдались значительно реже, чем у кукурузы. Для репродуктивных признаков, включая продуктивность, частота сверхдоминирования (истинного или псевдосверхдоминирования) составила 15%, что

указывает на более слабые по сравнению с кукурузой доминантные отношения [152].

В широкомасштабных полногеномных исследованиях, проводимых в последнее время, доминантные отношения изучаются редко. Отметим работу X. Huang *et al.*, в которой генотипированы 1500 гибридов риса вместе с их родителями и в отдельных случаях изучалась степень доминирования для различных признаков [73]. Обычно благоприятные аллели проявляли неполное доминирование, но отмечено и несколько случаев сверхдоминирования. И доминантные, и сверхдоминантные эффекты были положительными и отрицательными, но положительных эффектов наблюдалось больше.

Судя по приведенным данным, генетическая организация гетерозиса различается у кукурузы и самоопылителей. У самоопылителей большее значение имеет эпистаз, у кукурузы - доминирование. Отличаются они и направленностью эффектов. У кукурузы доминантные эффекты однонаправленные, тогда как у самоопылителей доминантные и эпистатические эффекты разнонаправленные.

Что касается средней степени доминирования, то исследования QTL не дали однозначных результатов. У первичного анализа разрешающая способность недостаточна для разделения эффектов соседних локусов. Разрешающая способность повышается, когда QTL изолируют диссекцией и переводят на стандартный генетический фон. Но и при этом изолируются довольно протяженные участки, и для дальнейшего сужения интервала нужна вторичная диссекция [171, 190]. Случаи такой тонкой диссекции остаются пока единичными, в первую очередь изучают гены с самым сильным действием, и до полной диссекции всех генов с отдельным выявлением их доминантных и аддитивных эффектов еще далеко [187]. Таким образом, анализ QTL не дал пока прямого подтверждения ни теории доминирования, ни теории сверхдоминирования, так как экспериментальные данные допускают различную интерпретацию. В настоящий момент преобладает мнение, что из возможных интерпретаций предпочтительнее та, которая лучше согласуется с результатами предыдущих биометрических экспериментов, показавшими преобладание в эффекте гетерозиса доминантных взаимодействий [49, 79, 92].

Тем не менее, альтернатива доминирование-сверхдоминирование продолжает обсуждаться и по сей день. Речь идет не о полном исключении одного из видов взаимодействия, а об их соотношении. Наряду с мнением, что преобладание доминантных эффектов твердо установлено [7, 31, 46, 79], имеет определенное распространение и другая точка зрения, что теория доминирования не объясняет отдельные факты и гетерозис невозможно объяснить без допущения значительной роли сверхдоминантных взаимодействий [16, 17, 66, 69, 70, 173].

В пользу теории сверхдоминирования приводят наблюдавшиеся примеры преимущества гетерозигот в отдельных локусах. Самые известные из них – локус *Adh1* кукурузы (цит. по [79, 229]) и локус *SFT* томата [87]. В первом случае генный продукт есть гетеродимер алкогольдегидрогеназы, разные компоненты которого имеют разный температурный оптимум. Во втором случае только один из аллелей функциональный, но гетерозигота имеет преимущество благодаря половинной дозе функционального гена. В этом случае гормон цветения флориген синтезируется в пониженном количестве, отчего растягивается период цветения и формируется больше плодов. Эти и другие примеры показывают, что сверхдоминантные взаимодействия тоже могут участвовать в гетерозисе наряду с доминантными, хотя их значение не следует переоценивать. Начиная с 1930-х годов поступало довольно много сообщений о примерах моногенного гетерозиса, но не все из них были убедительны статистически и методологически. Согласно J. Fiévet *et al.*, за столетие изучения гетерозиса набралось не более 20 хорошо проверенных примеров сверхдоминирования по сравнению с гораздо более многочисленными примерами полного или частичного доминирования [46].

Определенное влияние имела в свое время теория Добжанского об универсальном преимуществе гетерозигот, благодаря которому в естественных популяциях не исчезают летальные мутации и поддерживается баланс частот разных аллелей. Но полученные на дрозофиле экспериментальные подтверждения всеобщего преимущества гетерозигот не выдержали в дальнейшем строгой проверки [31]. В настоящее время механизмы, поддерживающие полиморфизм популяций, полностью не раскрыты, но достаточно ясно, что сверхдоминирование здесь не имеет большого значения [31].

Приводят также отдельные факты, рассматриваемые как необъяснимые с позиций доминирования. Например, продуктивность F_1 , особенно у кукурузы, нередко превосходит сумму продуктивности родителей (или, что то же самое – более чем вдвое превосходит среднеродительское значение MP), что в отсутствие неаллельных взаимодействий (то есть в аддитивно-доминантной модели) можно объяснить только сверхдоминированием [79, 226, 227]. В аддитивно-доминантной модели значения признака в максимальной гомозиготе (полная гомозиготность по всем благоприятным аллелям) и в минимальной гомозиготе (противоположный случай) должны располагаться симметрично относительно MP . По теории доминирования максимальная гомозигота должна быть не ниже уровня F_1 , а если этот уровень превышает $2MP$, то у минимальной гомозиготы значение признака должно быть отрицательным. Но данное явление можно объяснить и эпистатическими взаимодействиями [80]. Если установлено согласие с

аддитивно-доминантной моделью в диапазоне значений от M_R до F_1 , не следует забывать об опытно-происхождении этого вывода и механически распространять его на значения, близкие к нулю. В области крайне низких значений может действовать другой закон сложения эффектов.

Приводившийся в свое время аргумент о том, что двойные гибриды кукурузы не уступают по урожайности простым [226], в наше время, по всей видимости, утратил силу. Случившееся в начале 1960-х годов ускорение темпов роста урожайности кукурузы как раз и связано с наступлением «эры простых гибридов» [7, 11]. Также утратил силу аргумент о том, что элиминация неблагоприятных рецессивных мутаций из популяции не приводит к повышению продуктивности в ожидаемых размерах [31]. Аддитивная изменчивость давно уже не связывается исключительно с мутационным грузом, и значительная аддитивная изменчивость у кукурузы, требуемая теорией доминирования, уже в конце 1950-х годов стала установленным фактом.

Еще аргумент - итоги селекции кукурузы на протяжении 20-го века: параллельно с ростом продуктивности линий такими же темпами росла и продуктивность гибридов. По мнению D. Duvick'a, это необъяснимо с позиций теории доминирования, так как селекция линий приводит к их очистке от вредных рецессивов, и исчезает таким образом сама основа для доминантных эффектов [39]. Л. В. Хотылева и др. на это замечают, что нет никаких оснований утверждать, что современные инбредные линии полностью очищены от вредных рецессивов [229]. Наиболее успешно элиминируются мутации со значительными эффектами, а менее вредные рецессивы могут присутствовать в геноме еще долгое время, особенно если они сцеплены с благоприятными аллелями. В последнем случае отбор на их элиминацию может затянуться на сотни и тысячи поколений (J. Wang *et al.*, 1999, цит. по [229]). Заметим, что наблюдение D. Duvick'a - пример отчетливой ретроспективной корреляции родители-гибриды, отсутствие доказательств которой рассматривалось в свое время как аргумент против теории доминирования [226, 227].

J. Birchler обобщил наблюдения за проявлением гетерозиса на разных уровнях плоидности, указывающие, по его мнению, на сверхдоминирование [16, 17]. Одно из них - прогрессивный гетерозис, когда в полиплоидах эффект гетерозиса тем больше, чем выше аллельное разнообразие. Например, гетерозис сильнее проявляется в тетраплоидах, полученных от двойных гибридов, чем от простых, из чего следует, что генотипы ABCD имеют преимущество над генотипами AABV (W.-R. Groose *et al.*, 1989, цит. по [16, 17, 79, 229]). Данное явление может быть следствием сверхдоминирования, но может быть и следствием сцепления в сочетании с эпистазом. Последнее объяснение предложили Е.

Bingham *et al.* (1994, цит. по [79]), обнаружившие прогрессивный гетерозис у люцерны. С ними согласен S. Каерплер [79], замечая, что из различных интерпретаций предпочтительнее та, которая согласуется со всем массивом накопленных ранее данных.

Изучение эффектов дозы в анеуплоидах показало негативный эффект как излишней, так и недостаточной дозы ДНК в отдельных хромосомах или частях хромосом при неизменной ploидности остального генома [16, 17]. Возможно, на явление того же рода указывают наблюдения J. Rice and J. Dudley (1974, цит. по [16, 17, 229]) за инбредной депрессией тетраплоидов кукурузы, которая происходит не замедленно, а так же быстро, как у диплоидов. Вероятно, это свидетельствует о преимуществе сбалансированных генотипов *AAAA* над несбалансированными *AAAa* и *Aaaa*. Данные факты допускают разные объяснения. По гипотезе J. Birchler'a, в несбалансированных генотипах нарушается оптимальное соотношение между аллелями, которые кодируют разные субъединицы одного мультимера, отчего падает уровень синтеза конечного продукта [16, 17]. Важное значение эффекту дозы придает и S. Каерплер, допуская, что он может быть основной причиной гетерозиса. Так как у кукурузы существуют значительная вариация по эффекту присутствия-отсутствия и вариация числа копий, то взаимная комплементация в гибриде приведет к повышению средней копиинности одного гена. Данное объяснение укладывается в формальные рамки доминантных отношений и его можно считать вариантом теории доминирования. В отличие от J. Birchler'a, S. Каерплер сомневается, что эффект дозы чувствителен к аллельному разнообразию и обязательно требует для своего проявления межаллельной комплементации. В подтверждение он указывает на различия в мощности между гаплоидами и полученными из них дигаплоидами, когда налицо положительный эффект дозы, но нет аллельного полиморфизма [79].

Представления J. Birchler'a во многом повторяют идеи Н.В. Турбина о генетическом балансе [227]. Но концепция Н.В. Турбина одинаково совместима и с доминированием, и со сверхдоминированием. Мнение Н. В. Турбина о значительной роли сверхдоминирования вытекает не из его идеи генетического баланса, а из разобранных выше аргументов, которые в 1960-х годах представлялись убедительными.

В заключение можно сказать, что теория доминирования сейчас выглядит предпочтительнее и хорошо согласуется со всей совокупностью экспериментальных данных, а возражения против нее большей частью неубедительны. Но тем не менее она не является сейчас общепризнанной, и продолжающееся обсуждение свидетельствует о том, что для окончательного решения вопроса не хватает убедительного фактического материала в достаточном объеме.

1.3. Дигаплоидная селекция и возможность закрепления гетерозиса

Явление гетерозиса, при всей своей огромной практической важности, обладает одним минусом: гетерозис держится только одно поколение и следующее поколение семян нельзя использовать для посева. Поэтому производитель должен постоянно вести гибридное семеноводство или зависеть от поставщиков семян. За последнее столетие неоднократно предпринимались попытки закрепить гетерозис, то есть создать растительную форму, которая сочетала бы гибридную мощь с негибридным способом размножения.

В случае доминантной природы гетерозиса теоретически можно найти гомозиготу с продуктивностью, не уступающей продуктивности гибрида F_1 , уже в поколении F_2 . Если отвлечься от сцепления, то вероятность найти такое растение зависит от числа генов, контролирующих гетерозис и средней степени доминирования, которую они проявляют в F_1 . Нетрудно рассчитать, что при средней степени доминирования β доля благоприятных аллелей, которые необходимо собрать для воспроизведения гибридной продуктивности, равна $\frac{1+\beta}{2}$. При полном доминировании ($\beta = 1$) необходимо собрать в гомозиготе все благоприятные аллели, и при числе генов n вероятность появления такой гомозиготы в F_2 равна $\frac{1}{4^n}$. Это очень маловероятно даже при небольшом числе генов, контролирующих гетерозис, что показал еще G. Collins в своих расчетах (цит. по [54]). Например, 10 аллелей собираются вместе в гомозиготе с частотой один на миллион.

В случае же неполного доминирования ($\beta < 1$) необязательно объединять все благоприятные аллели для воспроизведения гибридной продуктивности. Например, при $\beta = 0,4$ достаточно собрать 7/10 от общего количества. Вероятность такого события зависит от общего количества действующих локусов и повышается с уменьшением их числа. Например, вероятность объединить в F_2 70 аллелей из 100 равна 10^{-20} , а 7 из 10 - $1/285$. При определенных сочетаниях невысокой степени доминирования и не слишком большого числа локусов появляется реальная возможность найти растение с закрепленным гетерозисом в расщепляющемся потомстве гибрида F_1 . Вероятно, при таких благоприятных обстоятельствах и был закреплен гетерозис в отдельных случаях. У I. Greaves *et al.* перечислены несколько примеров, когда у табака, томата, пшеницы, гороха в поколении F_4 - F_5 удавалось выделить инбредную линию, равную по продуктивности F_1 или даже превосходящую [58]. Авторы видят в этих примерах аргумент в пользу эпигенетической природы гетерозиса и предлагают использовать управление эпигенезом

для закрепления гетерозиса. Однако, на наш взгляд, не обязательно предполагать эпигенез там, где можно объяснить результат простой комбинаторикой.

Вероятнее всего, в приведенных случаях была низкая средняя степень доминирования, поскольку данным культурам, как самоопылителям, свойственен невысокий гетерозис. Например, в случае с горохом гибрид превышал уровень лучшего родителя всего на 11%, и такое закрепление гетерозиса не выглядит выдающимся результатом. Очевидно, что для кукурузы подобное обстоятельство не имеют место. Вся селекционная практика показывает, что найти растение с закрепленным гетерозисом в расщепляющемся потомстве гибрида кукурузы совершенно нереально. Поэтому для кукурузы предлагались другие решения.

М.С. Навашин и Г.Д. Карпеченко предложили закрепить гетерозис размножением, исключая сепрегацию генов (цит. по [220]). Это решение применимо к гетерозису любой природы – и доминантной, и сверхдоминантной, так как предусматривает сохранение всех аллелей, находящихся в F_1 . Подобным образом гетерозис закрепляется у вегетативно размножающихся культур – плодовых деревьев и кустарников. Для кукурузы за невозможностью вегетативного размножения предлагалось перевести ее на другую форму бесполого размножения – апомиксис (развитие яйцеклетки без оплодотворения). Практическая реализация начата Д.Ф. Петровым в 1958 г. Апомиктический способ репродукции был передан в кукурузу из ее дикого сородича *Tripsacum dactyloides*. При этом выяснилось, что за апомиксис отвечает довольно много генов, поэтому слишком много генетического материала пришлось перенести в кукурузу из дикого сородича. Полученные аллополиплоиды оказались довольно далеки по фенотипу от кукурузы, в частности, у них были мелкие семена: средний вес 60 мг против обычного для кукурузы 250 мг. Поэтому предлагалось закреплять таким способом гетерозис по зеленой массе, а не по зерновой продуктивности. Таким образом, поставленная задача была решена лишь отчасти: гетерозис закреплен, но не для тех форм и не для тех признаков, для которых это первоначально планировалось [220].

Другое решение предложено Ю. П. Мирютой – получить из гибрида автотетраплоид и добиться, чтобы в дальнейшем он размножался как диплоид. Тогда каждая гамета будет содержать все гены исходного гибрида и потому гибридный генотип не будет разрушаться расщеплением. В принципе этот способ осуществим – именно таким путем возникли в природе автополиплоидные виды растений. В опытах Мирюты был достигнут некоторый прогресс, но окончательно задачу решить не удалось, потому что полиплоидия значительно снижала фертильность тетраплоидных гибридов [196].

C. Genter предлагал зафиксировать гетерозис в рекуррентной селекции [54]. Это решение предполагает доминантную природу гетерозиса, но здесь не предлагается найти нужный генотип сразу же в F₂. Предлагается в гетерогенной популяции выделить ограниченное число растений с лучшей комбинационной способностью, их потомство скрестить между собой и заложить таким образом новое поколение для нового цикла отбора. Суть решения в мягком инбридинге, при котором в популяции будет постепенно повышаться частота благоприятных аллелей. Отбор должен быть мягким, чтобы не терялись безвозвратно отдельные ценные гены. Ожидается получить в конце концов инбредные линии, не уступающие по свойствам гибридам. Такие линии, насколько нам известно, до сих пор не получены. Вероятно, оттого, что требуемая мягкость отбора сильно затягивает селекцию. Заметим, что безвозвратная потеря ценных генов возможна даже при мягком отборе.

Новые возможности возникли с появлением в селекционной практике дигаплоидов. Изложим особенности их применения, так как в данной работе дигаплоиды являются основным средством генетического анализа и селекции.

Дигаплоидные линии – это генетически однородные полностью гомозиготные линии, полученные удвоением генома гаплоидов. Получают их в два этапа: сначала получают гаплоиды, затем удваивают их геном. В классификации Хохлова различаются гаплоиды матроклинные (развиваются из женских гамет), андроклинные (из мужских гамет) и андрогенные (хромосомы в женской гамете замещаются хромосомами спермия) (цит. по [231]). У других авторов понятие андрогенеза понимается в более широком смысле и включает в себя также и андроклинную гаплоидию.

Самый распространенный способ получения гаплоидов – андроклинный, из культуры пыльников или микроспор по технологиям *in vitro* на питательных средах, с использованием термических или иных стресс-обработок, приводящих к переключению развития с гаметогенеза на эмбриогенез [224]. При этом могут развиваться эмбриоиды или каллус, из которых далее развиваются гаплоидные растения [228]. Генетические механизмы такого переключения еще слабо изучены, и эффективность данного метода различается для разных видов и генотипов, в ряде случаев применение его затруднено из-за низкого выхода регенерантов или высокой частоты альбинизма. Иногда проблема решается подбором подходящей стресс-обработки и условий культивирования [228]. У растений с низким морфогенетическим потенциалом каллусной ткани может также практиковаться вместо андрогенеза гиногенез – развитие гаплоидов *in vitro* из женских гамет, который сейчас является основным способом гаплоидии у лука и сахарной свеклы

[130].

Методы *in vivo* в основном матроклинные. Гаплоидное развитие может инициироваться отдаленной гибридизацией, или опылением облученной пыльцой, или опылением линией-индуктором [130]. Особый случай – индуктор *ig* кукурузы, при опылении которого собственные хромосомы могут с частотой до 6% замещаться хромосомами спермия [7]. Отдаленная гибридизация широко применяется в тех случаях, когда для данной культуры подобран эффективный опылитель. Это луковичный ячмень *Hirsutum bulbosum* для культурного ячменя *Hirsutum vulgare* и некоторых других злаков, кукуруза и *Imperata cylindrica* для мягкой пшеницы и тритикале [200]. Сообщается о получении гаплоидов в парах морковь × петрушка и хлопчатник × гибискус [86]. При таком методе отцовские хромосомы элиминируют из зиготы и развиваются гаплоидные зародыши, обычно без эндосперма, из-за чего их приходится проращивать затем *in vitro* на питательной среде [200].

У кукурузы культура пыльников не получила широкого распространения, а андрогенный индуктор *ig* применяется в ограниченных случаях, когда надо выполнить быстрый перевод на ЦМС [162]. Применяется главным образом опыление индукторами, как наиболее надежный и эффективный метод. Только у кукурузы существуют гаплоидные индукторы, принадлежащие к тому же виду, что и опыляемые растения, и в этом отношении она остается уникальной культурой [27]. В отличие от межвидового скрещивания, гаплоидные зародыши не требуется проращивать *in vitro*, так как вместе с зародышем развивается и нормальный триплоидный эндосперм.

В настоящее время существуют две гипотезы о механизме гаплоидной индукции: гипотеза партеногенеза и гипотеза постзиготической элиминации. Долгое время преобладала первая гипотеза, согласно которой гаплоидия происходит от того, что в пыльцевых зернах индуктора встречаются дефектные спермии. Если один спермий в пыльцевом зерне нормальный, а другой дефектный, то в зародышевом мешке оплодотворяется либо центральное ядро, либо яйцеклетка, и тогда развивается зерно без зародыша или эндосперма. Развивающийся эндосперм может стимулировать неоплодотворенную яйцеклетку к делению, и тогда развивается зерно с триплоидным эндоспермом и гаплоидным зародышем. Из таких зерен и вырастают гаплоидные растения [231]. По появившейся недавно альтернативной гипотезе сначала происходит нормальное двойное оплодотворение, а затем отцовские хромосомы элиминируются на ранних стадиях эмбриогенеза [186]. Элиминация может быть неполной, тогда гаплоидный зародыш будет содержать некоторое количество отцовского генома и будет являться не

чистым гаплоидом, а анеуплоидом.

С первой гипотезой согласуется наличие дефектных спермиев в пыльцевых зернах индукторов и высокая частота нарушений мейоза, которая на порядок превышает частоту нарушений у обычных линий [95, 231]. Со второй гипотезой согласуется наличие в гаплоидах фрагментов генома индуктора [99, 143], хотя это не обязательно указывает на элиминацию: сообщается, что проникновение генетического материала индуктора возможно и при партеногенезе и вопрос о причинах индукции требует более подробного изучения [144]. Но вполне вероятно, что при гаплоидной индукции у кукурузы действуют те же причины, что в межвидовых скрещиваниях злаков: хромосомы опылителя элиминируются в течение ряда митозов, что вызвано утратой одного из видов гистонового белка в центромере. Потеря функции центромер приводит к тому, что хромосомы опылителя не прикрепляются к веретену деления, они формируют микроядра и дегенерируют [200].

Генетика гаплоидиндуцирующей способности сейчас интенсивно изучается. Установлено, что ключевое значение имеет область *qhrl* в 1-й хромосоме, по которой индукторы отличаются от линий-неиндукторов. Эта область охватывает 44 гена, из которых выделены 3 вероятных кандидата, способных вызывать нарушения сегрегации хромосом. Так как индукторы различаются по индуцирующей способности, они должны различаться и по генам-усилителям индукции, которых, судя по результатам генетического анализа, должно быть как минимум несколько [35, 68, 142].

Первым гаплоидным индуктором кукурузы была линия Stock 6 (Сое, 1959, цит. по [231]). Она давала высокий для того времени выход гаплоидных семян - около 2%. Сейчас используются более эффективные индукторы с выходом гаплоидов 10% и более. Выход гаплоидов, характеризующий индуктор, является величиной усредненной, так как он варьирует в зависимости от опыляемого материала и экологических факторов [18, 19, 146, 150]. Матроклиных индукторов кукурузы существует сейчас несколько десятков, создаются они в нескольких научных центрах, из которых упомянем Краснодарский НИИ сельского хозяйства, Саратовский государственный университет, Институт генетики, физиологии и защиты растений (Кишинев), университет Хохенхейма (Германия), INRA (Франция), CIMMYT (Мексика), CAU (Китай), Proseca (Румыния). Различаются индукторы эффективностью, маркерной системой, которая позволяет отличать гаплоиды от диплоидов [120, 146, 198, 231, 233], агрономическими признаками, географической адаптацией [68, 141].

Для получения диплоидных семян от гаплоидного растения его необходимо

самоопылить. В гаплоидных тканях фертильные гаметы не образуются, для образования гамет необходимы диплоидные клетки-предшественники. В початках иногда случается спонтанное удвоение, и если опылить гаплоидное растение чужой пылью, то примерно 10% женских гаметофитов разовьются в нормальные диплоидные семена [231]. Но в гаплоидных метелках спонтанное удвоение случается редко, поэтому приходится применять искусственное удвоение. Обычно применяют колхицин, действие которого состоит в том, что он разрушает веретено клеточного деления во время митоза. В результате происходит эндомиоз: хромосомы удваиваются, но клетка не делится, и в ней остается удвоенное число хромосом. Применяют колхицин на ранних стадиях, не позже стадии 4-х листьев, пока еще продолжается деление в верхушечной меристеме. Применяются разные способы обработки: замачивание семян или проростков в растворе колхицина, прямая подача раствора на верхушечную меристему проростка (шприцом или через нитку), подача раствора через корни [231]. Последний способ весьма неэффективен, потому что колхицин сильно повреждает корневую систему. У многих культур, в том числе у кукурузы, ткани корневой системы наиболее чувствительны к действию колхицина, поэтому этот способ применяется лишь в том случае, когда верхушечная меристема трудно доступна [231]. Есть данные о сходном эффекте и некоторых других реагентов (оризалин, амипрофос-метил, пронамид, трифлуралин, циклоалкан, закись азота), однако колхицин пока остается самым эффективным [27, 144].

Для образования фертильной пыльцы необязательно полное удвоение всего растения, достаточно, чтобы удвоился какой-либо сектор в зародышевой метелке. Тогда можно произвести самоопыление. Выход озерненных початков зависит от генотипа, от успешности обработки, от всхожести, в типичном случае он составляет одну десятую от числа обработанных гаплоидных семян. Семейство зерен с одного початка представляет собой генетически однородную дигаплоидную (DH) линию. Генотип этой линии тождественен удвоенному генотипу исходной женской гаметы, которая развилось в гаплоидное зерно, из которого, в свою очередь, развилось гаплоидное растение.

В настоящее время дигаплоидная селекция рассматривается как один из четырех основных методов выведения инбредных линий, помимо пэдигри, насыщающего беккроссирования и рекуррентной селекции [93]. Дигаплоиды широко используют для перекомбинации генетического материала с целью получения в массовом количестве новых линий. Освоено получение дигаплоидных линий для кукурузы, ячменя, пшеницы, риса и ряда других культур, сообщается о десятках и сотнях линий, получаемых за сезон [3, 41, 83]. На основе DH-линий к 2011 году созданы 290 сортов различных

сельскохозяйственных культур, среди которых рис, пшеница, тритикале, ячмень, баклажан, дыня, перец [130].

Набор дигаплоидных линий, произведенный от гибридного растения, представляет собой, подобно F_2 , расщепляющуюся популяцию, но выгодно отличается: 1) отсутствием маскирующего влияния гетерозигот; 2) гаметическим расщеплением 1:1, что значительно повышает частоту различных полигенных сочетаний; 3) более надежным фенотипированием, так как в этом случае каждый генетический вариант представлен целой линией, а не отдельным растением. В генетическом плане набор ДН-линий напоминает набор RIL, отличаясь от него: 1) сжатыми сроками получения и 2) отсутствием остаточной гетерозиготности [22].

Основное применение дигаплоидная техника нашла в таких селекционных схемах, где ДН-линии выступают как замена RIL. Дигаплоидная техника позволяет быстро переводить в гомозиготу выбранные варианты и экономит таким образом время. Согласно A. Barkley and F. Chumley, выведение сорта пшеницы от закладки опыта до выхода на рынок занимает 8-12 лет обычными методами и 6-9 лет с помощью дигаплоидной техники [10]. Согласно C. Andorf and W. Beavis, благодаря дигаплоидам средний срок выпуска гибридов кукурузы сократился с 12 до 7 лет [7]. Чаще всего ДН-линии получают из гибридов F_1 , иногда из беккроссов [14], практикуется также получение ДН-линий из свободноопыляющихся популяций или сортов [141, 175].

P. Mayor and R. Bernardo предложили усовершенствовать этот метод – в случае бипарентальной схемы получать ДН-линии не из F_1 , а из F_2 , так как растения F_2 прошли через два мейоза и рекомбинантные варианты среди них встречаются чаще [118]. Тем не менее получение дигаплоидов из F_1 продолжает оставаться обычной практикой [27]. Экспериментальная проверка на кукурузе (Sleper and Bernardo, [158]) не показала, впрочем, практического преимущества получения ДН-линий из F_2 . Сравнивали комбинационную способность линий, полученных из F_1 (311 линий) и из F_2 (241 линия). Применение F_2 действительно повысило число рекомбинационных событий (с 14 до 21 в среднем на линию), но это не отразилось на величине селекционного прогресса, которую измеряли по средней комбинационной способности 10% лучших линий. Вероятно, генные пары, разделение которых желательно для селекционного успеха, оказались слишком тесными и при данном числе линий (200-300) повышения частоты рекомбинации в 1,5 раза для их разделения оказалось недостаточно.

В настоящее время считается, что дигаплоидная селекция наиболее эффективна, когда она сочетается с молекулярным картированием [10, 139, 144]. Предложено

добавлять дигамплоидную стадию в процедуру MAS (*marker assisted selection*). По этой процедуре семена F₂ подвергаются неразрушающему генотипированию, и только семена с благоприятным генотипом отбираются для выведения ДН-линий. Этот способ эффективен для переноса единичных генов. Таким путем удалось перенести в линии кукурузы ген *Crtrb*, повышающий концентрацию каротина [139], и ген *opaque2*, повышающий содержание лизина и триптофана [7].

Другой предложенный метод - дополнять геномную селекцию дигамплоидной стадией [74]. Это вариант рекуррентной селекции, в котором фенотипическое тестирование предлагается производить только в первом цикле вместе с молекулярным генотипированием для выявления эффектов QTL. В следующих циклах предусмотрено вести отбор только по молекулярным маркерам без фенотипического тестирования, благодаря чему сокращается число сезонов. И в завершение - применять дигамплоидную технику для быстрой гомозиготизации выбранных вариантов. Данный метод более эффективен для селекции сложных признаков, контролируемых множеством генов со слабыми эффектами, тогда как MAS эффективен для селекции признаков, контролируемых небольшим числом сильнодействующих локусов [105].

Оригинальное решение предложил С.Т. Чалык – использовать в рекуррентной селекции не дигамплоиды, а гаплоиды [231]. В данном решении используется свойство гаплоидов давать потомство при опылении их пыльцой диплоидных растений. Очередной цикл начинается с того, что из селективируемой популяции производятся гаплоиды, которые, пройдя через отбор, используются в качестве материнского компонента скрещивания при формировании следующего цикла. Отцовским компонентом служат растения той же популяции, из которой получены гаплоиды. Данная процедура позволяет эффективнее вести отбор на аддитивные и неаллельные эффекты, которые на гаплоидном уровне не маскируются доминантными взаимодействиями. Данная схема была применена к двум синтетическим популяциям при селекции их на собственную продуктивность (*per se*) в течение трех циклов. Средний прирост продуктивности составил 12-13% за цикл. Данную схему можно усложнить, дополнив ее оценкой комбинационной способности отцовских растений в скрещиваниях с тестером, в результате получается схема гаплоидно-диплоидного рекуррентного отбора, позволяющая вести селекцию на все виды эффектов – аддитивные, доминантные и эпистатические [231].

Дигамплоидные этапы применялись в схеме беккроссирования, таким путем был перенесен в горчицу ген устойчивости к гербициду [126] и в пшеницу - ген устойчивости к желтой ржавчине [9]. Т. Lübberstedt and U. Frei [110] указали на возможность

одновременной интрогрессии сразу нескольких генов. Обычным методом беккроссирования можно переносить из линии в линию ограниченное число генов, не более трех (если вести поиск нужного варианта в популяции из нескольких сотен растений), но с применением ДН-линий возможности этого метода усиливаются благодаря гаметическому расщеплению 1:1. Если, например, в F₂ сочетание из 5 генов встречается с частотой 1/1024, то среди ДН-линий – с частотой 1/32 и такое сочетание в наборе ДН-линий вполне возможно найти. Предложенный метод пока остается теоретическим предложением [22].

Перечисленные способы применения дигаплоидных линий являются модификациями применявшихся ранее селекционных схем. Отбор вариантов в гетерогенной популяции с последующим инбридингом практиковался и раньше, замена инбридинга на дигаплоидию сокращает время селекции, но приводит к тем же результатам. Включение дигаплоидных стадий в схемы беккроссирования и рекуррентной селекции повышает их эффективность, но эти схемы работают и без дигаплоидов. Однако генетические особенности дигаплоидов позволяют разрабатывать и применять новые селекционные приемы для решения новых задач.

Один из новых путей применения дигаплоидов - задача, обратная гибридизации: располагая только гибридными семенами, но не родительскими, вывести из гибрида родительские линии. Эта задача была решена на арабидопсисе с помощью дигаплоидов [174]. Но здесь, кроме дигаплоидной техники, потребовалось задействовать процедуру ингибирования кроссинговера в F₁. Далее среди дигаплоидных линий подобрали такую пару, у которых был взаимно комплементарный набор хромосом. Авторы считают возможным применять эту процедуру и для других видов. Но у арабидопсиса в гаплоидном наборе всего 5 хромосом, тогда как у других видов обычно больше. А чем больше хромосом, тем меньше вероятность получить нужную пару линий [130].

Другая новая возможность – применение дигаплоидов для фиксации трансформаций. Таким путем был получен трансгенный сорт пшеницы с внедренным геном засухоустойчивости [23].

Наконец, с применением дигаплоидов связан поиск новых решений задачи закрепления гетерозиса. Первое такое решение предложено В.А. Струнниковым, который предложил применять на растениях метод, оказавшийся успешным на шелкопряде [223]. От гибридной особи получали полностью гомозиготных самцов методом искусственного партеногенеза или андрогенеза, скрещивали их с исходной гибридной самкой, от потомства опять получали гомозиготных самцов, и эту процедуру повторяли несколько

раз, используя одну и ту же гибридную самку. Применявшиеся здесь гомозиготные самцы шелкопряда – генетические аналоги растительных дигаплоидов, поэтому В.А. Струнников считал возможным распространить свой метод и на растения.

Попытка применения данного метода на рисе показала, что применять его на растениях затруднительно. Для того, чтобы использовать одно и то же гибридное растение для 5-6 возвратных скрещиваний, как предлагается по методике, надо искусственно поддерживать его жизнеспособность на протяжении нескольких обычных жизненных циклов. Гибридное растение в этом случае существует в ослабленном состоянии, что приводит к очень низкой завязываемости и жизнеспособности семян. Поэтому метод был модифицирован. В модификации Ю.К. Гончаровой дигаплоидные линии скрещиваются между собой, а не с исходным гибридом, для скрещивания отбирается пара продуктивных и генетически контрастных линий. Из потомства от такого скрещивания производится еще один набор дигаплоидных линий. Предлагается выполнять два таких цикла, после чего оценивать полученные линии. Таким способом были получены 6 сортов риса [197].

На наш взгляд, необязательно отказываться от возвратных скрещиваний с F_1 из-за того, что растение F_1 нельзя долгое время поддерживать в нормальном состоянии. Это не обязательно должно быть одно и то же растение: гибрид от скрещивания инбредных линий генетически однороден и разные растения F_1 взаимозаменяемы. Закладка же следующего цикла от скрещивания между собой дигаплоидов, даже контрастных, вовсе не гарантирует от безвозвратной потери благоприятных аллелей [54].

Метод В.А. Струнникова в первоначальной версии несовершенен, так он может быть успешным только при не слишком большом числе генов, отвечающих за гетерозис. При возвратном скрещивании не только приобретаются новые благоприятные аллели из F_1 , но и теряется часть ранее накопленных. И если число генов, которые требуется собрать вместе в гомозиготе, достаточно велико, то в какой-то момент накопление благоприятных аллелей остановится в точке равновесия: благоприятных аллелей будет теряться столько же, сколько приобретаться.

Данный метод следует, на наш взгляд, усовершенствовать, чтобы полнее реализовать преимущества дигаплоидов. Следует обратить внимание на главное их преимущество - расщепление 1:1, благодаря которому повышается частота генетических сочетаний. Это позволяет вести более жесткий отбор, чем в применяющихся сейчас схемах и применять такие приемы, которые в обычной селекции применяться не могут.

1.4. Выводы к главе 1

1. Совокупность накопленных к настоящему моменту экспериментальных данных лучше всего согласуется с предположением, что гетерозис у кукурузы вызывается множеством положительно направленных доминантных эффектов, а сверхдоминантные эффекты могут иметь только подчиненное значение. Доля неаллельных взаимодействий, как правило, невелика, и бывает значительной только в отдельных случаях.

2. Подобная организация гетерозиса делает принципиально возможной его фиксацию в гомозиготных линиях, а появление в селекционной практике дигаплоидных линий может сделать эту возможность практически реализуемой.

3. Предложения по применению дигаплоидов для закрепления гетерозиса нуждаются в усовершенствовании. Необходимо разработать новый метод применения дигаплоидов, в котором были бы полнее всего использованы их генетические особенности, позволяющие вести одновременную интрогрессию многих генов.

4. Для проверки работоспособности новых селекционных приемов необходимо полнее знать генетическую организацию гетерозиса у кукурузы, которая изучена еще недостаточно. Для поставленной задачи необходимо иметь сведения не по частным эффектам отдельных локусов или кластеров, а по интегральным характеристикам: средняя степень доминирования, число основных действующих локусов, степень неравномерности их распределения по геному.

5. Интегральные генетические характеристики в настоящий момент поддаются оценке только средствами биометрической генетики, но и в этом случае оценки искажены из-за эффектов сцепления генов. Усовершенствование методов биометрической генетики, позволяющее учитывать эффекты сцепления, позволит получить несмещенные оценки интегральных генетических параметров, необходимые для прогноза эффективности схем дигаплоидной селекции.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Исходный материал и получение из него дигаплоидов

Дигаплоидные линии производились из гибридных комбинаций кукурузы Rf7×Ku123 и МК01×А619. Урожайность гибрида МК01×А619 составляет 80-100 ц/га при благоприятных условиях выращивания. У первого гибрида Rf7×Ku123 урожайность ниже - 60-80 ц/га, но он выбран для работы из-за высокой эффективности удвоения генома. Материнская линия второго гибрида МК01 – зубовидная среднепоздняя, отличается хорошей и устойчивой продуктивностью, она является также и материнской формой районированных в Республике Молдова гибридов Молдавский 291МВ и Молдавский 450МВ. Линия Rf7 – полужубовидная среднеспелая, тоже отличается хорошей продуктивностью в нормальных условиях, но неустойчива к засухе и минеральной недостаточности. Линия Ku123 – полужубовидная среднепоздняя, отличается низкой, но относительно устойчивой урожайностью. Линия А619 – зубовидная среднеспелая, малоурожайная и неустойчивая к неблагоприятным условиям, но отличается высокой комбинационной способностью в скрещивании с МК01. Биометрические характеристики родительских линий и гибридов, проявленные ими в разные годы испытания, приведены в таблицах А1-А26 приложения 1.

Дигаплоидные линии получали в два этапа: сначала от выбранного генотипа получали семена с гаплоидным зародышем, затем удваивали геном гаплоидов [231]. Для получения гаплоидов растения выбранных генотипов опыляли пыльцой гаплоидного индуктора, при этом растения, от которых требовалось получить гаплоиды, использовались как материнская форма. Применялись созданные в Институте генетики, физиологии и защиты растений индукторы МНІ и LНІ [150, 231]. После уборки опыленных початков отбирали семена с гаплоидным зародышем. Для различения гаплоидных и диплоидных семян использовались присутствующие в индукторах гены C_1 и $R-nj$. Доминантный аллель $R-nj$, присутствующий у индуктора и отсутствующий у материнских форм, в сочетании с геном C_1 определяет в диплоидных зернах антоциановую окраску щитка, тогда как у гаплоидных зерен щиток остается неокрашенным (рис. 2.1). Частота гаплоидных семян составляет около 5% при опылении индуктором МНІ и около 15% при опылении индуктором LНІ [150, 231]. Случаи ошибочной классификации на стадии семян корректировались в поле, так как гаплоидные



Рис.2.1. Гаплоидный индуктор ЛН1 и зерна, полученные в результате опыления индуктором

Слева зерно с гаплоидным зародышем, справа с диплоидным



а)

б)

Рис. 2.2. Гаплоидные растения

а) Диплоид (на переднем плане) на фоне гаплоидов; б) Гаплоидные растения на стадии созревания

растения легко отличимы от диплоидов и имеют характерный фенотип: пониженный рост, узкие листья и другой угол отхождения листьев от стебля, отчего листья у них подняты вверх (рис. 2.2).

Геном гаплоидных растений удваивали по методу S. Deimling *et al.*: у проростков длиной 3-4 см отщипывали кончики и погружали их на 12 часов в 0,06% раствор колхицина с добавлением 0,5% DMSO [32]. Последний реагент облегчает проникновение раствора в ткани. После обработки проростки пересаживали в поле. Применяли и беспересадочный метод с обработкой проростков в поле: раствор колхицина концентрации 0,03-0,12% подавали по нитке через прокол, проходящий ориентировочно через точку роста. В некоторых генотипах была высокая частота спонтанного удвоения, и в таких случаях колхицин не всегда применяли.

Среди взрослых гаплоидных растений выбирали растения с пылящими метелками и самоопылялись. Пылящей метелкой считали такую, с которой за один прием набиралось количество пыльцы, видимое невооруженным глазом. Для большего успеха самоопыление повторяли в следующие дни 2-3 раза или более. При уборке отбирали озерненные початки, каковыми считались початки хотя бы с одним зерном. Семейство зерен с одного початка представляет собой предполагаемую дигаплоидную (ДН) линию.

Предполагаемые ДН-линии в следующем сезоне размножали, так как первоначальное количество семян обычно недостаточно для испытания. Одновременно с размножением производили гибридизацию, если это требовалось для схемы СК-3. Одновременно производили отбраковку линий по фенотипу, так как некоторые из предполагаемых ДН-линий оказывались гетерогенными. После размножения и отбраковки неоднородных вариантов набор ДН-линий считался сформированным.

Из принявшихся методов удвоения наиболее практичным следует считать метод Deimling и в отдельных случаях - спонтанное удвоение. Линия Rf7 проявила повышенную способность к спонтанному удвоению гаплоидов (6-7%), измеряемому по соотношению числа озерненных початков и возшедших гаплоидных растений. Данная способность наследуется и в гибридах с участием Rf7. У гибрида Rf7×Ky123 частота спонтанного удвоения оказалась особенно высокой, 12-16%. Еще выше (21-22%) частота была в популяциях, где доля генома Rf7 составляла свыше половины [125]. Хотя колхициновое удвоение по Deimling обеспечивает еще более высокую частоту, но спонтанное удвоение менее трудозатратно и позволяет для данных генотипов получить тот же результат при повышенном расходе семян, и его следует рекомендовать в тех случаях, когда лимитирующим фактором является не количество гаплоидных семян, а трудозатраты.

Генеалогическая схема дигиплоидных линий, полученных из комбинации Rf7×Ky123 (рис. 2.3), включала следующие этапы. Из гибрида F₁ получены дигиплоидные линии первого цикла, получившие обозначения с rk-1 по rk-60, а весь набор этих линий назван "серия rk-0". В серии rk-0 отобраны для дальнейшей селекции линии rk-5, rk-6 и rk-22. Из скрещиваний с участием отобранных линий производились дигиплоидные линии второго цикла. Всего во втором цикле было получено три серии. Из гибрида rk-6×Rf7 получены 50 дигиплоидных линий, обозначенные с rk-101 по rk-161. Вся эта серия получила название rk-100, так как номера линий в ней начинаются от 100. Из генотипа F₁×rk-5 получено 40 линий серии rk-200 и из генотипа Rf7×rk-22 получено 15 линий серии rk-300. В серии rk-100 были выбраны линии rk-148 и rk-138. От генотипа rk-148×Rf7 были произведены 24 линии серии rk-410 и от генотипа rk-138×Ky123 произведены 8 линий серии rk-440.

В гибридной комбинации МК01×А619 использовались 45 линий первого цикла, полученных С.Т. Чалыком из F₁. Для этих линий мы сохранили авторские обозначения и обозначили данную коллекцию как "серия МА-0" (единственные линии, не полученные нами самостоятельно). Для закладки второго цикла выбрали из этой серии линии ДН-3 и ДН 44-00. Из генотипов F₁×ДН-3 и F₁×ДН 44-00 получены 11 линий серии МА-100 и 20 линий серии МА-200 (рис. 2.4).

2.2. Условия и организация биометрических испытаний

Для целей селекции испытывались дигиплоидные линии *per se*. Генетические эксперименты были организованы по схеме СК-3, согласно которой испытываются тестерные скрещивания ДН-линий с обоими родителями [29]. Для линий, полученных из комбинации Rf7×Ky123, испытывались генотипы вида ДН×Rf7 и ДН×Ky123. Для линий, полученных из комбинации МК01×А619, испытывались генотипы вида ДН×МК01 и ДН×А619.

Полевые испытания проводились на неорошаемых опытных полях Института генетики, физиологии и защиты растений, расположенных в пригородной зоне Кишинева. Почвы были представлены карбонатным тяжелосуглинистым черноземом. Мощность гумусного слоя составляет 120 см, грунтовые воды находятся на глубине 2,0-2,2 м.

Республика Молдова характеризуется умеренным климатом. Сумма активных температур составляет в году 3100-3200°С. Средняя многолетняя температура самого

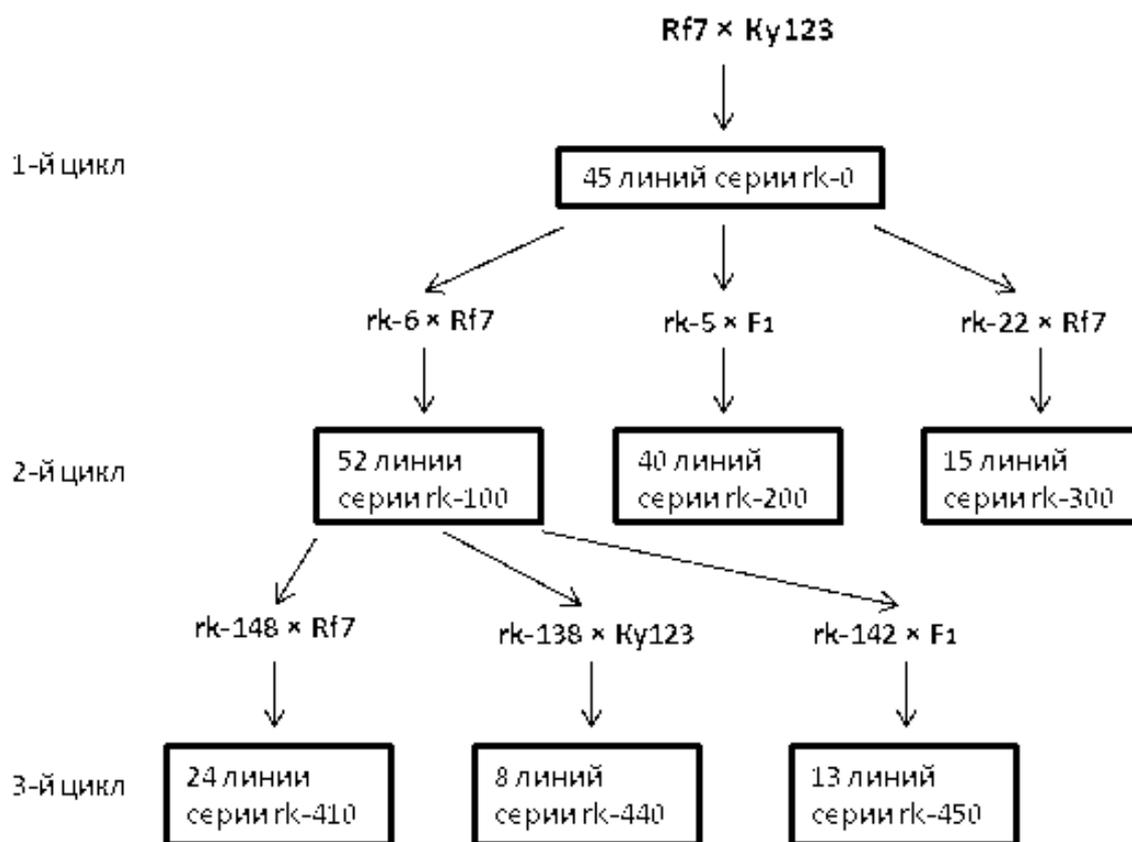


Рис.2.3. Происхождение дигаплоидных линий из гибридной комбинации Rf7×Ky123

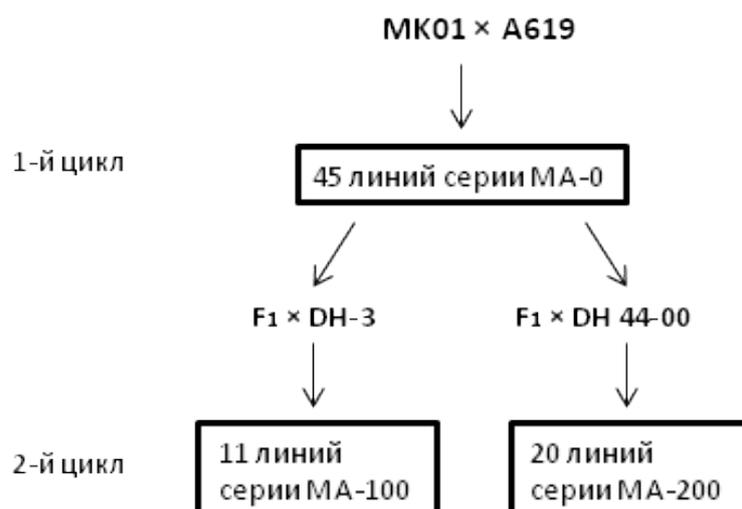


Рис.2.4. Происхождение дигаплоидных линий из гибридной комбинации MK01×A619

холодного месяца в году (январь) составляет около -4°C , а самого теплого (июль) – примерно $+21^{\circ}\text{C}$. Республика Молдова находится в зоне недостаточного увлажнения. Среднегодовое количество осадков в центральных районах – 475 мм. Основная часть осадков (70-80%) выпадает в теплое время в виде дождей. Годичный максимум осадков попадает на июнь. Метеорологические условия за период проведения опытов представлены в таблице 2.1, данные взяты из электронных архивов [148, 221].

В отсутствие орошения решающим климатическим фактором, влияющим на количественные характеристики испытуемого материала, являлось количество осадков. За период 2003-2019 выделяются три года с особенно низкой влагообеспеченностью в летние месяцы – 2007, 2012 и 2015, в одном из которых – 2007 - биометрических экспериментов не проводилось. Те же самые годы выделяются и нетипично высокой температурой в летний период. В 2012 году продуктивность линий снизилась в 1,5-2 раза против обычного, а гибридов – в 3 раза. Вместе со снижением продуктивности и прочих количественных показателей возросла средовая вариация относительно генотипической, что привело к невозможности выделить генотипическую компоненту изменчивости с удовлетворительной точностью. По этой причине данные 2012 года не использовались в биометрическом анализе. В 2015 году столь значительного общего падения продуктивности не наблюдалось, и генотипическая изменчивость удовлетворительно выделялась из средовой, однако ранжирование генотипов по количественным признакам проявилось нехарактерным образом. Поэтому данные 2015 года были включены в анализ, но отдельное внимание было уделено компоненте генетической изменчивости, связанной с дифференциацией по засухоустойчивости.

В остальные годы климатические различия, хотя и имели место, но уже не проявляли прямой связи с продуктивностью. Не менее важным фактором являлись и различия в почвенных условиях, вызванные ежегодной сменой опытного участка.

Сев производился в первых числах мая ручными сажалками. Также вручную выполнялось прореживание для формирования равномерной густоты стояния, которая в разные годы составляла 2, 3 или 4 растения на кв. метр. Интервал между рядами во всех случаях составлял 70 см. Расстояние между гнездами внутри ряда составляло: при густоте 4 раст./м² - 70 см с двумя растения в гнезде; при густоте 2 раст./м² – 70 см с одним растением в гнезде; при густоте 3 раст./м² – 48 см с одним растением в гнезде. Между стадией всходов и стадией цветения выполнялись две ручные культивации. Уборка урожая производилась вручную по мере созревания.

Испытания проводились в двух или трех блоках, в каждом блоке размещались

Таблица 2.1. Метеорологические условия за период полевых испытаний

Год	Средняя температура, °С				Осадки, мм			
	май	июнь	июль	август	май	июнь	июль	август
2003	20,6	21,2	21,0	22,6	8	21	113	27
2004	14,8	19,4	21,7	21,1	76	11	102	69
2005	16,6	18,6	22,8	21,7	76	105	16	151
2006	15,7	19,9	22,0	22,0	99	78	54	68
2007	19,1	23,2	25,7	24,0	19	24	4	28
2008	15,5	21,0	22,3	23,7	44	61	50	30
2009	16,3	21,3	24,0	22,2	33	39	54	30
2010	16,7	20,8	23,4	24,9	69	83	76	53
2011	16,7	20,0	23,1	21,8	50	150	14	16
2012	19,2	23,3	26,1	23,4	65	21	84	24
2013	19,2	21,2	21,7	22,6	50	71	152	45
2014	16,6	19,5	23,0	23,2	84	34	85	54
2015	17,7	21,5	24,3	24,8	15	35	27	10
2016	15,8	21,3	23,4	23,2	100	160	7	31
2017	16,4	21,3	22,4	23,7	58	73	80	21
2018	19,4	21,9	22,2	24,6	18	152	121	0,6
2019	17,0	23,5	22,1	23,8	35	83	34	48

рандомизированно испытываемые варианты в одной повторности и контрольные формы в двух повторностях. Блок имел форму прямоугольника, состоящего из рядов, ряд состоял из учетных делянок, учетная делянка включала от 5 до 8 растений. Число блоков, рядов в блоке и учетных делянок в ряду различалось в разных экспериментах и определялось объемом опыта. Учетные делянки ориентировались в длину в направлении градиента основного средового фактора, каковым в наших экспериментах был наклон поверхности. Если в одном сезоне испытывались одновременно и линии, и тесткроссы, то их испытания были пространственно разобщены. Обычный набор контрольных форм включал при испытании линий P_1 и P_2 , при испытании тесткроссов - F_1 , F_2 , BC_1 , BC_2 , P_1 , P_2 . Сведения об организации опытов даны в табл. 2.2-2.3.

В полевых условиях регистрировались отдельно для каждого растения день цветения метелки, день цветения первого (верхнего) початка и день его созревания, определяемый по побурению узла. По этим данным рассчитывались интервал от сева до цветения метелки, от сева до цветения початка, от цветения метелки до цветения початка (разрыв цветения), от цветения початка до созревания, от сева до созревания. По завершении роста (окончание цветения метелки) измерялись высота растения с метелкой, высота растения без метелки (длина стебля), диаметр стебля в нижнем междоузлии.

Таблица 2.2. Организация полевых испытаний дигиплоидных линий в 2003-2019 гг.

Гибридная комбинация и серия	Год и число линий	Загущение, раст./м ²	Число повторностей	Число растений в повторности	Повторяемость
Rf7×Ку123, серия rk-0	2010 – 13 линий 2011 – 23 линии 2014 – 19 линий 2017 – 31 линия	4 4 4 3	2 3 2 3	8 8 9 5	12 повторены в 2011 и 9 в 2017 13 повторены в 2017 16 повторены в 2017
Rf7×Ку123, серия rk-100	2013 – 50 линий 2017 – 43 линии	2 3	2 3	6 5	41 линия общая
Rf7×Ку123, серия rk-200	2015 – 36 линий 2017 – 40 линий	3 3	3 3	5 5	все повторены в 2017
Rf7×Ку123, серия rk-300	2015 – 12 линий 2017 – 15 линий	3 3	3 3	5 5	все повторены в 2017
Rf7×Ку123, серия rk-410	2017 – 24 линии	3	3	5	не повторялись
Rf7×Ку123, серия rk-440	2017 – 8 линий	3	3	5	не повторялись
Rf7×Ку123, серия rk-450	2019 – 13 линий	3	3	6	не повторялись
МК01×А619, серия МА-0	2003 – 40 линий 2004 – 41 линия 2013 – 30 линий	4 4 2	2 2 2	8 8 6	2003/2004: 37 линий общих 2013: повторены 28 из 2003 и 28 из 2004
МК01×А619, серия МА-100	2013 – 11 линий 2016 – 7 линий	2 3	2 2	6 6	7 линий общих
МК01×А619, серия МА-200	2016 – 20 линий	3	2	6	не повторялись

Таблица 2.3. Организация полевых испытаний дигиплоидных линий в тесткроссах в 2010-2016 гг.

Гибридная комбинация и серия	Год и число линий	Загущение, раст./м ²	Число повторностей	Число растений в повторности	Повторяемость
Rf7×Ку123, серия rk-0	2011 – 23 линии 2014 – 20-21 линия 2016 – 31-34 линии	4 4 3	3 2 2	8 9 6	16 линий повторены в 2016 15 линий повторены в 2016
Rf7×Ку123, серия rk-100	2013 – 44-51 линия	2	2	6	не повторялись
Rf7×Ку123, серия rk-200	2015 – 29 линий 2016 – 36-37 линий	3 3	3 2	5 6	27 общих линий
МК01×А619, серия МА-0	2010 – 29 линий 2013 – 32 линии	4 2	2 2	8 6	18 общих линий

Примечание. Минимальное значение указывает число линий, для которых испытаны оба тесткросса; максимальное – число линий, у которых испытан хотя бы один тесткросс.

Рассчитывалась длина метелки.

В 2003, 2004, 2014-2017 годах проводилась полная уборка всех початков с растения, в 2009-2013 годах убирались только первые початки. Убранные початки высушивались в теплице до влажности зерна 10%, после чего анализировались в лабораторных условиях. У первых початков измерялись длина, максимальный диаметр, масса зерна, масса стержня. Подсчитывалось число рядов зерен в средней части початка. Оценивалась глазомерно озерненность. У остальных початков измерялась только суммарная масса зерна. Суммированием массы зерна с первого и с остальных початков вычислялась общая продуктивность растения.

Основная часть работы выполнена за указанный период 2003-2019 гг. Вся работа проводилась в рамках исследовательских проектов Института генетики, физиологии и защиты растений (перечислены в CV).

Генетический анализ по схеме СК-3 основан на дисперсиях, что требовало уделять особое внимание при обработке данных разделению дисперсии на генотипическую и средовую компоненты. На первом этапе методом сглаженных поверхностей компенсировались глобальные и локальные тренды, связанные с неоднородностью полевого участка [155, 168]. Далее вычислялись средовые и генотипические дисперсии по иерархической схеме [216]. Модель общей дисперсии - $\sigma_{tot}^2 = \sigma_{gen}^2 + \sigma_{ex}^2 + \sigma_{in}^2$, где компоненты разложения – генотипическая дисперсия σ_{gen}^2 , средовая глобальная σ_{ex}^2 (в нее входит и взаимодействие генотип-среда), и средовая локальная σ_{in}^2 . Локальная дисперсия σ_{in}^2 вычислялась как средняя внутриделяночная. Глобальная дисперсия вычислялась как $\sigma_{ex}^2 = \sigma_{rep}^2 - \frac{1}{n} \sigma_{in}^2$, где σ_{rep}^2 – средняя дисперсия между повторностями одного генотипа, n – среднее число растений в делянке. Генотипическая дисперсия вычислялась как $\sigma_{gen}^2 = \sigma_{var}^2 - \frac{1}{k} \sigma_{rep}^2$, где σ_{var}^2 – нескорректированная генотипическая дисперсия, то есть дисперсия между средними значениями различных генотипических вариантов, k – число повторностей в опыте, $\frac{1}{k} \sigma_{rep}^2 = e^2$ – средний квадрат ошибки отдельного генотипа. Для дисперсий параметров $SUM = DH \times P_1 + DH \times P_2$ и $DIF = DH \times P_1 - DH \times P_2$ поправку на средовую изменчивость рассчитывали как сумму средних квадратов ошибок для $DH \times P_1$ и $DH \times P_2$, вычисленных отдельно.

Применяли и другие общепринятые методы статистической обработки данных – двухфакторный дисперсионный анализ, корреляционный анализ, критерий Фишера, хи-квадрат и пр. [216]

Для модельной имитации селекционного процесса и генетической рекомбинации в расщепляющихся поколениях разработаны программы, использующие макросы Excel 2007 в среде операционной системы Microsoft Windows 2007.

Окончательные значения средних и дисперсий, полученные после внесения поправок на средовые эффекты, использовали для расчета генетических параметров. В схеме СК-3 сумму доминантных эффектов Σd , знакопеременную сумму аддитивных эффектов $\Sigma \delta a$ и значимость неаллельных взаимодействий оценивали по объединенному тесту Кавалли [205]. В каждом эксперименте в объединенный тест входили все контрольные формы, усредненное значение по всем $DH \times P_1$ и усредненное значение по всем $DH \times P_2$. В случае значимости неаллельных взаимодействий долю их влияния в общей изменчивости рассчитывали вычитанием из общей изменчивости аддитивно-доминантной и случайной компоненты. Случайную компоненту определяли по ошибкам средних, а долю влияния аддитивно-доминантной компоненты оценивали как квадрат коэффициента корреляции между теоретическими и фактическими средними.

Рассчитанные величины Σd , $\Sigma \delta a$, $\sigma^2(SUM)$ и $\sigma^2(DIF)$ применяли для оценки средней степени доминирования:

$$D^* = \sqrt{\frac{\sigma^2(DIF)}{\sigma^2(SUM)}} - \text{смещенная оценка по Комстоку-Робинсону [30]}$$

$$\beta = \sqrt{\frac{\sigma^2(DIF) - \bar{p}(\Sigma d)^2}{\sigma^2(SUM) - \bar{p}(\Sigma \delta a)^2}} - \text{несмещенная оценка по [208].}$$

Генетические выводы основывались на разработанных нами несмещенных оценках, смещенные оценки применялись только в иллюстративных целях для сравнения методов.

Для оценки числа генетических факторов, влияющих на озерненность початка в гибридной комбинации МК01×А619, применяли формулу Райта $n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{8(\sigma_{F_2}^2 - \sigma_{BC_1}^2 - \sigma_{BC_2}^2)}$ [183]. В данном случае применение этой формулы было допустимо, так как имелись основания предполагать ассоциированное распределение аллелей. В остальных случаях для оценки числа действующих факторов применялись выведенные нами формулы [208].

Остальные применявшиеся методы биометрической статистики – расчет квадратичных параметров в поколении дигамплоидов второго цикла, оценка числа основных действующих локусов по доминантным эффектам, расчет линейной степени

доминирования, степени однонаправленности доминантных эффектов, нормированного гетерозиса, среднего сцепления – являются нашими оригинальными разработками и впервые опубликованы нами в 2005-2018 годах [206-210]. Вывод и обоснование данных методов входит в задачи исследования и излагается в основной части представленной работы.

2.3. Выводы к главе 2

1. Материалом исследования служили дигаплоидные линии, так как применяемая схема селекции была разработана для дигаплоидов.

2. Гаплоидные семена получали матроклинным методом, так как полученные в нашем институте матроклинные индукторы МНІ и ЛНІ обладают высокой эффективностью и позволяют получать гаплоидные семена в массовом количестве. Из применявшихся методов удвоения генома гаплоидов наибольшую эффективность проявили метод Deimling'a и в отдельных случаях – метод спонтанного удвоения.

3. Генетический анализ гетерозиса проводили по экспериментальной схеме СК-3, оптимальной для одновременного исследования аддитивных и доминантных эффектов.

4. Аддитивные и доминантные эффекты оценивались по нашим собственным расчетным методикам, позволяющим, в отличие от метода Комстока-Робинсона, получать несмещенные оценки, в которых элиминировано влияние сцепления.

5. Неаллельные взаимодействия тестировались по методу Кавалли, так как этот метод, в отличие от тройного тест-кросса, не требует уменьшения числа испытуемых вариантов на заданной площади.

6. Для максимально точного разделения генетической и средовой компоненты изменчивости полевые испытания проводились с рандомизированным размещением учетных делянок в 2-3 блоках.

7. В полевых испытаниях измерялись разнообразные количественные признаки, относящиеся к продуктивности, характеристикам початка, габитусу растения и фенофазам, чтобы установить особенности, отличающие гетерозис по продуктивности от гетерозиса по другим признакам.

3. НЕСМЕЩЕННЫЕ ОЦЕНКИ КВАДРАТИЧНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ У КУКУРУЗЫ

3.1. Оценка средней степени доминирования

Средняя степень доминирования – важнейшая генетическая характеристика гетерозиса. От значения этого параметра зависит, какой тип взаимодействий преимущественно отвечает за эффект гетерозиса – сверхдоминирование, доминирование или неполное доминирование. В селекции от значения этого параметра зависит сравнительная эффективность отбора на накопление доминантных и аддитивных эффектов, а также принципиальная возможность или невозможность закрепления гетерозиса. Усредненная по всему геному степень доминирования в настоящее время поддается оценке только биометрическими методами, из которых оптимальным считается анализ по схеме СК-3 с расчетом по формуле Комстока-Робинсона (раздел 1.1.2):

$$D^* = \sqrt{\frac{\sigma^2(DIF)}{\sigma^2(SUM)}}. \quad (3.1)$$

Здесь и далее будем полагать, что средовые компоненты уже вычтены из дисперсий. Данная оценка справедлива для несцепленных генов, сцепление же приводит к смещению оценки. Рассмотрим два гена, которые располагаются настолько близко, что не разделяются кроссинговером. Они ведут себя как один ген с эффектами d и a , равными алгебраической сумме отдельных эффектов. При сцеплении в фазе притяжения наблюдаемая степень доминирования $D^* = \frac{d_1+d_2}{a_1+a_2}$, а при сцеплении в фазе отталкивания $D^* = \frac{d_1+d_2}{a_1-a_2}$. Сцепление в фазе отталкивания приводит, как можно видеть, к завышению оценки. Другой источник искажения – разнонаправленное доминирование, когда d_1 и d_2 имеют разный знак. В этом случае занижается квадратичная оценка $\sqrt{\Sigma d^2 / \Sigma a^2}$, оставаясь при этом не ниже линейной оценки $\Sigma d / \Sigma a$.

Таким образом, оценка по формуле (3.1) по сравнению с линейной оценкой может быть искажена только в сторону завышения. По сравнению же с квадратичной оценкой она может быть как завышенной, так и заниженной. Последнее тем вероятнее, чем ближе к нулю средняя степень доминирования и большее значение приобретает

разнонаправленность доминантных эффектов.

Оценим возможные масштабы искажения. Если частота рекомбинации между локусами равна r , то в фазе отталкивания наблюдаемая степень доминирования $D_{набл} = \sqrt{\frac{d_1^2 + d_2^2 + 2(1-2r)d_1d_2}{a_1^2 + a_2^2 - 2(1-2r)a_1a_2}}$ при $a_1 = a_2 = a$ и $d_1 = d_2 = d$. Если частоту рекомбинации r переведем в расстояние s через картирующую функцию $r = \frac{1 - e^{-2s}}{2}$, то получим $D_{набл} = \frac{d}{a} \sqrt{\frac{1 + e^{-2s}}{1 - e^{-2s}}}$. Если два локуса разнесены по концам средней хромосомы кукурузы (расстояние 150 сМ), то наблюдаемая степень доминирования будет завышена на 5%. При случайном расположении двух локусов на хромосоме среднеожидаемое расстояние между ними составит 50 сМ, и в этом случае наблюдаемая степень доминирования будет завышена на 47%. Таким образом, эффект сцепления может быть значительным, и его необходимо учитывать.

Анализ в поздних поколениях инбридинга, который проводится для уменьшения эффектов сцепления, не устраняет смещения полностью. К тому же этот способ требует многолетних экспериментов, которые из-за трудности исполнения остаются уникальными. Ниже будет выведена процедура получения несмещенной оценки средней степени доминирования, которую можно провести в один год. Изложение ведем по нашей публикации [208]. Несмещенной оценкой в статистике называют точечную оценку, математическое ожидание которой равно оцениваемому параметру. Несмещенность означает отсутствие регулярного завышения или занижения: при систематическом использовании данной оценки положительные и отрицательные ошибки уравниваются и средняя ошибка равна нулю.

Рассмотрим расщепляющуюся популяцию, выведенную из простого гибрида F_1 , состоящую из отдельных компонентов L (растений или однородных субпопуляций, таких как RIL или DH) и в которой соблюдается симметрия частот: для любого локуса A гетерозиготный класс Aa имеет одну и ту же фиксированную частоту f , а остаток $1 - f$ делится пополам между гомозиготами AA и aa . Пренебрежем неаллельными взаимодействиями. Генотип родителей по локусу i будем характеризовать величиной δ_i . Если родитель P_1 гомозиготен по плюс-аллелю локуса i (повышающему значение признака), а P_2 – по минус-аллелю, то $\delta_i = 1$, в противном случае $\delta_i = -1$. Компоненты L будем характеризовать величинами ε_i : $\varepsilon_i = 1$ означает гомозиготу по плюсс-аллелю, $\varepsilon_i = -1$ гомозиготу по минус-аллелю, $\varepsilon_i = 0$ – гетерозиготу. Запишем в нотации Хэймана (раздел 1.1.1) значения признака у L , $L \times P_1$, $L \times P_2$, а также функции SUM и DIF :

$$L = m + \Sigma \varepsilon_i a_i + \Sigma (1 - \varepsilon_i^2) d_i; \quad (3.2.1)$$

$$L \times P_1 = m + \Sigma \frac{\varepsilon_i + \delta_i}{2} a_i + \Sigma \frac{1 - \delta_i \varepsilon_i}{2} d_i; \quad (3.2.2)$$

$$L \times P_2 = m + \Sigma \frac{\varepsilon_i - \delta_i}{2} a_i + \Sigma \frac{1 + \delta_i \varepsilon_i}{2} d_i; \quad (3.2.3)$$

$$SUM = L \times P_1 + L \times P_2 = 2m + \Sigma \varepsilon_i a_i + \Sigma d_i; \quad (3.2.4)$$

$$DIF = L \times P_1 - L \times P_2 = \Sigma \delta_i a_i - \Sigma \delta_i \varepsilon_i d_i. \quad (3.2.5)$$

Эти значения не зависят от сцепления. Однако зависит от сцепления их дисперсия, вызванная переменным компонентом L . Рассчитаем дисперсию функции SUM . В выражении для SUM от выбора L зависит только член $\Sigma \varepsilon_i a_i$. Поэтому

$$\begin{aligned} \sigma^2(SUM) &= \sigma^2(\Sigma \varepsilon_i a_i) = (1 - f) \Sigma a_i^2 + 2 \Sigma_{i < j} cov(\varepsilon_i a_i, \varepsilon_j a_j) = (1 - f) \Sigma (\delta_i a_i)^2 + \\ &2 \Sigma_{i < j} \delta_i a_i \delta_j a_j cov(\varepsilon_i \delta_i, \varepsilon_j \delta_j) = (1 - f) \Sigma (\delta_i a_i)^2 + 2 \Sigma_{i < j} \delta_i a_i \delta_j a_j [\varphi(\varepsilon_i \delta_i = 1, \varepsilon_j \delta_j = 1) + \\ &\varphi(\varepsilon_i \delta_i = -1, \varepsilon_j \delta_j = -1) - \varphi(\varepsilon_i \delta_i = 1, \varepsilon_j \delta_j = -1) - \varphi(\varepsilon_i \delta_i = -1, \varepsilon_j \delta_j = 1)] = \\ &(1 - f) \left[\Sigma (\delta_i a_i)^2 + 2 \Sigma_{i < j} \delta_i a_i \delta_j a_j \frac{\varphi(\delta_i \delta_j \varepsilon_i \varepsilon_j = 1) - \varphi(\delta_i \delta_j \varepsilon_i \varepsilon_j = -1)}{1 - f} \right]. \end{aligned}$$

Здесь f – одинаковая для всех локусов A частота гетерозиготного класса Aa , φ – частоты указанных в скобках генотипических классов. Случай $\delta_i \delta_j \varepsilon_i \varepsilon_j = 1$ соответствует нерекомбинантным двойным гомозиготам (типа $AABB$ и $aabb$ в фазе сцепления или $AAbb$, $aaBB$ в фазе отталкивания), случай $\delta_i \delta_j \varepsilon_i \varepsilon_j = -1$ – рекомбинантным двойным гомозиготам. Классы с гетерозиготой Aa ($\varepsilon_i = 0$) или Bb ($\varepsilon_j = 0$) в выражение для ковариации не входят, так как соответствующие члены обращаются в нуль.

Обозначим $\frac{\varphi(\delta_i \delta_j \varepsilon_i \varepsilon_j = 1) - \varphi(\delta_i \delta_j \varepsilon_i \varepsilon_j = -1)}{1 - f} = \rho_{i,j}$. Это характеристика сцепления. Она равна 1 для полностью сцепленных локусов и равна 0 для полностью несцепленных. В случае F_2 или ДН $\rho_{i,j} = 1 - 2r_{i,j}$, где $r_{i,j}$ – частота рекомбинации между локусами i, j . В случае RIL $\rho_{i,j}$ приближается в ходе инбридинга к пределу $\frac{1 - 2r_{i,j}}{1 + 2r_{i,j}}$. В этих частных случаях $\rho_{i,j}$ совпадает с общепринятыми характеристиками неравновесия по сцеплению $D' = \frac{\varphi(AB) - \varphi(A)\varphi(B)}{\min[\varphi(A)\varphi(b), \varphi(a)\varphi(B)]}$ и $\Delta = \frac{\varphi(AB) - \varphi(A)\varphi(B)}{\sqrt{\varphi(A)\varphi(a)\varphi(B)\varphi(b)}}$, где φ – частота гамет [43]. В общем случае, однако, совпадение не обязательно, поэтому сохраним наше обозначение $\rho_{i,j}$ и будем считать его еще одной характеристикой неравновесия по сцеплению. Обозначим

$\frac{1}{1-f} = k$ и запишем окончательно:

$$\sigma^2(SUM) = \frac{1}{k}(\Sigma(\delta_i a_i)^2 + \frac{1}{k}\Sigma_{i<j} \rho_{i,j}(\delta_i a_i)(\delta_j a_j)).$$

Выражения вида $\Sigma x_i^2 + 2 \Sigma_{i<j} \rho_{ij} x_i x_j$, где x – некая характеристика локуса, будем обозначать как $R(x)$. Запишем рассчитанные дисперсии всех величин, зависящих от переменного генотипа L :

$$\sigma^2(SUM) = \frac{1}{k}R(\delta a) \quad (3.3.1)$$

$$\sigma^2(DIF) = \frac{1}{k}R(d) \quad (3.3.2)$$

$$\sigma^2(L \times P_1) = \frac{1}{4k}R(d - \delta a) \quad (3.3.3)$$

$$\sigma^2(L \times P_2) = \frac{1}{4k}R(d + \delta a) \quad (3.3.4)$$

$$\sigma^2(L) = R(\delta a) \quad (\text{для DH и RIL}) \quad (3.3.5)$$

В отсутствие сцепления $R(x) = \Sigma x^2$. В условиях сцепления Σx^2 по $R(x)$ однозначно не определяется, однако можно оценить наиболее вероятное значение, соответствующее случайному расположению локусов на генетической карте. Будем считать величины x_i фиксированными, а ρ_{ij} случайными. Математическое ожидание всех ρ_{ij} должно быть одинаковым, обозначим его $\bar{\rho}$. Запишем математическое ожидание для $R(x)$:

$$M(R) = \Sigma x^2 + 2M \Sigma_{i<j} \rho_{ij} x_i x_j = \Sigma x^2 + 2\bar{\rho} \Sigma_{i<j} x_i x_j.$$

Так как $2 \Sigma_{i<j} x_i x_j = (\Sigma x)^2 - \Sigma x^2$, то $M(R) = \Sigma x^2 + \bar{\rho}(\Sigma x)^2 - \bar{\rho}\Sigma x^2$. Отсюда

$$\Sigma x^2 = \frac{M(R) - \bar{\rho}(\Sigma x)^2}{1 - \bar{\rho}}.$$

Заменив $M(R)$ на R , получим наиболее вероятную оценку суммы квадратов, соответствующую случайному расположению локусов в пределах генома:

$$(\Sigma x^2)_{вер} = \frac{R(x) - \bar{\rho}(\Sigma x)^2}{1 - \bar{\rho}}. \quad (3.4)$$

Заметим, что при положительных $x_i x_j$ формула (3.4) будет не вероятностной, а точной, так как при данном условии преобразование $\Sigma \rho_{ij} x_i x_j = \bar{\rho} \Sigma x_i x_j$ справедливо не только для матожидания, но и для любого частного случая. Величина $\bar{\rho}$ равна тогда средневзвешенному значению, где весами служат произведения $x_i x_j$

В схеме СК-3 возможны 4 варианта для x , подставив их в формулу (3.4), получим формулы для четырех сумм квадратов:

$$(\Sigma a^2)_{вер} = (\Sigma (\delta a)^2)_{вер} = \frac{k\sigma^2(SUM) - \bar{\rho}(\Sigma \delta a)^2}{1 - \bar{\rho}} \quad (3.5.1)$$

$$(\Sigma d^2)_{вер} = \frac{k\sigma^2(DIF) - \bar{\rho}(\Sigma d)^2}{1 - \bar{\rho}} \quad (3.5.2)$$

$$\Sigma (d - \delta a)^2_{вер} = \frac{4k\sigma^2(LxP_1) - \bar{\rho}(\Sigma d - \Sigma \delta a)^2}{1 - \bar{\rho}} \quad (3.5.3)$$

$$\Sigma (d + \delta a)^2_{вер} = \frac{4k\sigma^2(LxP_2) - \bar{\rho}(\Sigma d + \Sigma \delta a)^2}{1 - \bar{\rho}} \quad (3.5.4)$$

Две последние формулы можно использовать для оценки числа генетических факторов, о чем речь пойдет ниже, а из двух первых формул можно вывести выражение для вероятной средней степени доминирования:

$$\beta = \sqrt{\frac{(\Sigma a^2)_{вер}}{(\Sigma d^2)_{вер}}} = \sqrt{\frac{k\sigma^2(DIF) - \bar{\rho}(\Sigma d)^2}{k\sigma^2(SUM) - \bar{\rho}(\Sigma \delta a)^2}} \quad (3.6)$$

Напомним, что k зависит от типа популяции: $k = 1$ для ДН и RIL, $k = 2$ для F_2 , $k = 4/3$ для F_3 . Нашу оценку обозначаем β , чтобы отличать ее от оценки Комстока-Робинсона D^* . Последнюю оценку часто называют условной степенью доминирования (*augmented degree of dominance*). Условность состоит, во-первых, в том, что не учитывается сцепление, а во-вторых, с точки зрения метрики F_2 , эффекты, учитываемые формулой Комстока-Робинсона, не являются чисто доминантными и аддитивными, а содержат и неаллельную компоненту. В более адекватной физиологически метрике F_∞ , данная условность отсутствует – эффекты являются чисто аддитивными и доминантными.

В случае RIL или ДН вместо $\sigma^2(SUM)$ можно использовать $\sigma^2(L)$, так как обе эти дисперсии равны $R(\delta a)$. Однако в случае гетерозиса лучше использовать $\sigma^2(SUM)$, чтобы избежать возможных искажений, связанных с переходом к другому участку шкалы. Как $\sigma^2(SUM)$, так и $\sigma^2(DIF)$ вычисляются по значениям $L \times P_1$ и $L \times P_2$, которые лежат

примерно в одном диапазоне. Для расчетов по формулам (3.5-3.6) необходимо знать среднее сцепление ρ (или его математическое ожидание) и линейные суммы Σd и Σda . Линейные суммы вычисляются в объединенном тесте Кавалли (см. разделы 1.1.1, 2.6). Способ оценки среднего сцепления будет рассмотрен в главе 4, а здесь рассчитаем его математическое ожидание.

Начнем с F_2 , когда $\rho = 1 - 2r$. Для упрощенного случая, когда гены равномерно распределены по рекомбинационной карте, а интерференция отсутствует, Franklin [48] предложил формулу

$$\bar{r} = \frac{1}{2} - \frac{2C - N + \sum_{i=1}^N e^{-2c_i}}{4C^2}, \text{ откуда следует } \bar{\rho} = \frac{C - \frac{1}{2}N + \frac{1}{2}\sum_{i=1}^N e^{-2c_i}}{C^2}, \quad (3.7)$$

где N – гаплоидное число хромосом, c_i – длина отдельной хромосомы в морганидах, C – сумма их длин.

Если для кукурузы примем $N = 10$ и в грубом приближении $C = 15$ и $c_i = 1,5$ для всех хромосом, получим $\bar{\rho} = 0,0456$. Однако этот результат может вызвать ряд возражений: 1) нет полной ясности со значением C : оценки варьируют от 10 до 20 [115], причем картирование по маркерным локусам обычно дает большие значения, чем подсчет хиазм или рекомбинационных узелков [3]; 2) гены распределены по рекомбинационной карте неравномерно: плотность повышена возле центромер [115]; 3) интерференция делает неприменимой картирующую функцию Холдейна, использованную в выводе формулы (3.7).

Поэтому оценим ожидаемое среднее сцепление другим способом. Для оценки взяты 173 гена, локализованных к 1983 году [215]. Можно с достаточно большой вероятностью предположить, что эти гены являются случайной выборкой из генома и распределены по карте примерно так же, как и вся совокупность. Соответствие между расстояниями на данной карте и реальной частотой рекомбинации установили эмпирически, используя первичные данные, доступные в MGD [115]. Как оказалось, наилучшее согласие между расстоянием d согласно списку из [215] и частотой рекомбинации r согласно базе данных дает усреднение между функцией Холдейна $r = \frac{1 - e^{-2d}}{2}$ и функцией Косамби $r = \frac{e^{4d} - 1}{2(e^{4d} + 1)}$.

173 гена образуют 14878 пар, в 13321 паре гены локализованы в разных хромосомах, для них $\rho = 0$. В остальных 1557 парах при пересчете d в r по усредненной

функции в среднем получилось $r = 0,268$ и $\rho = 1 - 2r = 0,463$. В среднем по всем парам получаем $\bar{\rho}(F_2) = 0,0485$. Использованные здесь экспериментальные данные получены в разное время на разном материале, поэтому полученный результат можно считать средним для кукурузы в целом. В случае рекомбинантных инбредных линий ρ снижается с каждым поколением, приближаясь в пределе к $\frac{1-2r}{1+2r}$. Пересчет дает для предельного случая $\bar{\rho} = 0,0366$.

В случае удвоенных гаплоидов следует различать матроклинные гаплоиды и андроклинные: в первом случае рекомбинация происходит в женском мейозе F_1 , во втором – в мужском. У кукурузы частота рекомбинации в микроспорогенезе обычно выше, чем в мегаспорогенезе [201]. Поэтому для микроспорогенеза дистанции между генами умножаем на 1,18, а для мегаспорогенеза – на 0,82 (коэффициенты получили, обработав данные из [201]). В итоге получаем для кукурузы:

$$F_2: \bar{\rho} = 0,0485$$

рекомбинантные инбредные линии: $\bar{\rho} = 0,0366$

удвоенные андроклинные гаплоиды: $\bar{\rho} = 0,0437$

удвоенные матроклинные гаплоиды: $\bar{\rho} = 0,0543$.

Адекватность выведенной нами несмещенной оценки средней степени доминирования требуется проверить в модели, так как в формулу (3.6) выражение для среднего сцепления входит одновременно в числитель и в знаменатель, отчего связь между степенью смещения и сцеплением может быть нелинейной.

В компьютерной модели вместе с оценкой β по формуле (3.6) проверялась одновременно и оценка D^* Комстока-Робинсона. Генерировались различные варианты расположения локусов по геному и для каждого варианта имитировалось выведение из F_1 100 рекомбинантных линий. Число хромосом и их рекомбинационная длина заданы как для кукурузы. Число локусов, контролирующих значение признака, принималось равным 10, 20, 50 и 100. Локусы располагались по геному случайным образом, вероятность для локуса попасть в интервал принималась пропорциональной его рекомбинационной длине. Распределение плюс-аллелей между родителями также устанавливалось случайным образом. Плюс-аллель любого локуса мог с равной вероятностью оказаться как у родителя P_1 , так и у родителя P_2 . Истинная средняя степень доминирования $\alpha = \sum d / \sum a$ принималась равной 0,5, 1 и 1,5 ($\sum a = 1$, $\sum d = 0,5$, или 1, или 1,5). Доминирование

считалось однонаправленным.

Распределение суммарного эффекта по локусам выполнялось тремя способами:

1) Равномерно. Сумма аддитивных эффектов, как и сумма доминантных, делится поровну между всеми локусами;

2) Случайно. Интервал $[0, 1]$ делился на n отрезков с помощью $n - 1$ случайно расположенных точек. Длины отрезков принимаются равными аддитивным эффектам a_i . Подобным образом и $\sum d$ делится на n частей. Аддитивные и доминантные эффекты не коррелируют, и локусы имеют разную степень доминирования. Равенства $\alpha = 0,5$, $\alpha = 1$ и $\alpha = 1,5$ выполняются только в сумме;

3) Равномерно-пропорционально: $\sum a$ делится случайным образом на n слагаемых a_i , а d_i вычисляются умножением a_i на постоянную степень доминирования.

Различные комбинации начальных параметров (3 степени доминирования, 4 числа локусов и 3 способа деления эффектов) дают 36 вариантов. Для каждого варианта проводилось 50 имитаций, с каждой новой имитацией расположение локусов по геному и распределение аллелей между родителями определялось заново. По итогам каждой имитации рассчитывалось D^* по формуле (3.1) и β по формуле (3.6). В каждом из 36 вариантов рассчитывались средние значения D^* и β , ошибки среднего и стандартные отклонения. Формула (3.6) иногда приводит к $\beta^2 < 0$, в этих случаях принимается $\beta = 0$. Результаты имитационных испытаний представлены в табл. 3.1.

Модельная проверка показала, что оценки D^* и β довольно неустойчивы. Обе они проявляют примерно одинаковую значительную вариацию. Однако β , в отличие от D^* , оказалась несмещенной оценкой. Отклонение среднего по 50 имитациям β от истинной средней степени доминирования лежит в пределах ошибки. Среднее D^* , напротив, оказывается систематически завышенным, и степень завышения возрастает с увеличением числа локусов. Смещение заметно даже при 10 локусах: D^* в среднем на четверть выше истинного значения, а при 100 локусах D^* выше истинного в среднем в 2,5 раза. С ростом числа локусов уменьшается устойчивость обоих параметров. Для параметра β частота некорректных результатов $\beta^2 < 0$ при 100 локусов достигает 1/7.

Что касается способа распределения эффектов по локусам, то случайное и случайно-пропорциональное распределение дают примерно одинаковые результаты, которые повторяют результаты равномерного распределения при половинном числе локусов. Это вызвано, вероятно, тем, что поведение параметров D^* и β определяется не самим числом локусов, а мерой $\langle n \rangle = (\sum x)^2 / \sum x^2$, где x есть количественная

Таблица 3.1. Рассчитанные оценки средней степени доминирования D^* и β в разных модельных вариантах

Распределе- ние локусов по количест- венному эффекту	Число локусов	Средняя степень доминиро- вания $\sum d / \sum a$	D^*		β		Частота случаев $\beta^2 < 0$
			среднее	стандарт- ное от- клонение	среднее	стандарт- ное от- клонение	
Равномерное	10	0,5	0,63±0,02	0,11	0,53±0,02	0,11	0
		1,0	1,25±0,03	0,24	1,05±0,03	0,24	0
		1,5	1,88±0,04	0,31	1,57±0,04	0,30	0
	20	0,5	0,71±0,02	0,12	0,52±0,02	0,12	0
		1,0	1,34±0,03	0,21	0,94±0,03	0,19	0
		1,5	2,02±0,04	0,29	1,45±0,04	0,30	0
	50	0,5	0,95±0,02	0,16	0,48±0,03	0,20	2/50
		1,0	1,81±0,04	0,26	0,96±0,05	0,37	3/50
		1,5	2,76±0,06	0,45	1,37±0,08	0,54	3/50
	100	0,5	1,24±0,03	0,22	0,48±0,04	0,28	9/50
		1,0	2,48±0,06	0,40	0,98±0,08	0,54	6/50
		1,5	3,64±0,07	0,49	1,31±0,11	0,80	7/50
Случайное	10	0,5	0,55±0,02	0,12	0,50±0,02	0,12	0
		1,0	1,10±0,03	0,24	1,01±0,04	0,25	0
		1,5	1,67±0,05	0,34	1,51±0,05	0,36	0
	20	0,5	0,64±0,02	0,14	0,53±0,02	0,13	0
		1,0	1,28±0,04	0,30	1,07±0,04	0,30	0
		1,5	1,89±0,04	0,32	1,58±0,05	0,33	0
	50	0,5	0,76±0,02	0,12	0,50±0,02	0,13	0
		1,0	1,51±0,04	0,27	1,02±0,04	0,29	0
		1,5	2,38±0,07	0,50	1,60±0,06	0,46	0
	100	0,5	0,94±0,02	0,17	0,49±0,02	0,17	0
		1,0	1,86±0,04	0,30	0,99±0,04	0,26	0
		1,5	2,79±0,07	0,46	1,43±0,08	0,56	1/50
Случайно- пропорцио- нальное	10	0,5	0,56±0,01	0,09	0,51±0,01	0,08	0
		1,0	1,13±0,04	0,25	1,02±0,04	0,25	0
		1,5	1,69±0,04	0,28	1,53±0,04	0,30	0
	20	0,5	0,61±0,02	0,10	0,50±0,01	0,09	0
		1,0	1,19±0,03	0,20	0,98±0,03	0,20	0
		1,5	1,83±0,04	0,27	1,52±0,04	0,27	0
	50	0,5	0,75±0,02	0,13	0,50±0,02	0,13	0
		1,0	1,52±0,03	0,24	1,02±0,03	0,23	0
		1,5	2,20±0,04	0,30	1,43±0,04	0,29	0
	100	0,5	0,92±0,02	0,16	0,48±0,03	0,18	0
		1,0	1,93±0,04	0,26	1,02±0,05	0,33	1/50
		1,5	2,83±0,06	0,45	1,56±0,7	0,48	1/50

характеристика локуса, такая, как a или d . Данную меру можно интерпретировать как число основных слагаемых, вносящих основной вклад в общую сумму, и при случайном или случайно-пропорциональном распределении эффектов $\langle n \rangle = n/2$.

Проведенное моделирование показало, что оценка средней степени доминирования по формуле (3.6) действительно является несмещенной, и в этом отношении она гораздо адекватнее оценки Комстока-Робинсона. Для единичного эксперимента оценка по формуле (3.6) ненадежна, но ее можно применять для ряда экспериментов, выполненных на различном материале. В половине случаев эта оценка будет завышенной, в половине – заниженной, но усредненное по разным экспериментам значение должно достаточно точно отражать типичную среднюю степень доминирования для данного признака и данного вида.

3.2. Особые случаи расчета степени доминирования

Для расчета средней степени доминирования по формуле (3.6) подходят серии дигиплоидных линий $rk-0$ и $MA-0$ (раздел 2.1). В серии $rk-0$ оценивается средняя степень доминирования в тех локусах, по которым различаются линии $Rf7$ и $Ky123$ (или, что тоже самое - локусов, которые гетерозиготны в F_1), в серии $MA-0$ – в локусах, по которым различаются линии $MK01$ и $A619$. Среднюю степень доминирования можно рассчитывать и в сериях $rk-100$ и $rk-200$, но в этом случае в расчетах есть свои особенности.

Линии серии $rk-100$ получены из гибрида $rk-6 \times Rf7$, ($rk-6$ – одна из линий серии $rk-0$, см. 2.1). При анализе их тескроссов с $Rf7$ и $Ky123$ оценивается средняя степень доминирования в локусах, по которым различаются $Rf7$ и $rk-6$. Они составляют часть локусов, по которым различаются $Rf7$ и $Ky123$. Расчет ведется по формуле (3.6), но линейные суммы вычисляются иначе.

Разделим локусы, которыми $Rf7$ отличается от $Ky123$, на две группы: 1) локусы, которыми $Rf7$ отличается и от $Ky123$, и от $rk-6$; 2) локусы, которыми $Rf7$ отличается от $Ky123$, но не от $rk-6$. Эффекты первой группы обозначим a' и d' , эффекты второй группы – a'' и d'' . В формулу (3.6) надо подставлять $\Sigma \delta a'$ и $\Sigma d'$. В данном эксперименте испытывались следующие контрольные генотипы:

$$F_1 = m + \Sigma d' + \Sigma d'';$$

$$F_2 = m + \frac{1}{2} \Sigma d' + \frac{1}{2} \Sigma d'';$$

$$\begin{aligned}
F_1 \times Rf7 &= m + \frac{1}{2} \Sigma \delta a' + \frac{1}{2} \Sigma \delta a'' + \frac{1}{2} \Sigma d' + \frac{1}{2} \Sigma d''; \\
F_1 \times Ky123 &= m - \frac{1}{2} \Sigma \delta a' - \frac{1}{2} \Sigma \delta a'' + \frac{1}{2} \Sigma d' + \frac{1}{2} \Sigma d''; \\
F_1 \times rk6 &= m - \frac{1}{2} \Sigma \delta a' + \frac{1}{2} \Sigma \delta a'' + \frac{1}{2} \Sigma d' + \frac{1}{2} \Sigma d''; \\
Rf7 &= m + \Sigma \delta a' + \Sigma \delta a''; \\
rk6 &= m - \Sigma \delta a' + \Sigma \delta a''; \\
(DH \times Rf7)_{cp} &= m + \frac{1}{2} \Sigma \delta a' + \Sigma \delta a'' + \frac{1}{2} \Sigma d'; \\
(DH \times Ky123)_{cp} &= m - \frac{1}{2} \Sigma \delta a' + \frac{1}{2} \Sigma d' + \Sigma d''.
\end{aligned}$$

Методом наименьших квадратов оценивались параметры m , $\Sigma \delta a'$, $\Sigma \delta a''$, $\Sigma d'$, $\Sigma d''$, из которых $\Sigma \delta a'$ и $\Sigma d'$ использовались для дальнейших расчетов.

В серии rk-200, полученной из $F_1 \times rk-5$ (rk-5 – одна из линий серии rk-0, см. 2.1), оценивается полный набор локусов, но по другой формуле, так как получение этой серии сопровождалось двумя рекомбинациями. Первая рекомбинация произошла в мегаспорогенезе растений F_1 , когда они опылялись линией rk-5. Вторая рекомбинация произошла в мегаспорогенезе растений $F_1 \times rk-5$, когда они опылялись индуктором. Выражения для средних значений в тесткроссах будут такие же, как и для первого цикла:

$$\begin{aligned}
L \times P_1 &= MP + \Sigma \frac{\varepsilon_i + \delta_i}{2} a_i + \Sigma \frac{1 - \delta_i \varepsilon_i}{2} d_i; \\
L \times P_2 &= MP + \Sigma \frac{\varepsilon_i - \delta_i}{2} a_i + \Sigma \frac{1 + \delta_i \varepsilon_i}{2} d_i.
\end{aligned}$$

Таковыми же будут выражения для статистик SUM и DIF :

$$\begin{aligned}
SUM &= 2MP + \Sigma \varepsilon_i a_i + \Sigma d_i; \\
DIF &= \Sigma \delta_i a_i - \Sigma \delta_i \varepsilon_i d_i.
\end{aligned}$$

Дисперсии этих статистик зависят от переменной ε :

$$\sigma^2(SUM) = \sigma^2(\Sigma \varepsilon_i a_i) = \Sigma \sigma^2(\varepsilon_i a_i) + 2 \Sigma_{i < j} cov(\varepsilon_i a_i, \varepsilon_j a_j); \quad (3.8.1)$$

$$\begin{aligned}
\sigma^2(DIF) &= \sigma^2(\Sigma \delta_i \varepsilon_i d_i) = \Sigma \sigma^2(\delta_i \varepsilon_i d_i) + 2 \Sigma_{i < j} cov(\delta_i \varepsilon_i d_i, \delta_j \varepsilon_j d_j) \\
&= \Sigma \sigma^2(\delta_i \varepsilon_i d_i) + 2 \Sigma_{i < j} d_i d_j cov(\delta_i \varepsilon_i, \delta_j \varepsilon_j). \quad (3.8.2)
\end{aligned}$$

Ковариация равна среднему произведению минус произведение средних:

$$\text{cov}(\delta_i \varepsilon_i, \delta_j \varepsilon_j) = \varphi(\delta_i \varepsilon_i \delta_j \varepsilon_j = 1) - \varphi(\delta_i \varepsilon_i \delta_j \varepsilon_j = -1) - [\varphi(\delta_i \varepsilon_i = 1) - \varphi(\delta_i \varepsilon_i = -1)] [\varphi(\delta_j \varepsilon_j = 1) - \varphi(\delta_j \varepsilon_j = -1)],$$

где φ – частоты генетических классов, которые отличаются от частот в первом цикле.

Пусть линия $rk-5$ имеет генотип AA , тогда у F_1 генотип будет Aa . В популяции $F_1 \times rk-5$ половина растений будет иметь генотип AA , такой же генотип будут иметь и все произведенные от них дигаплоидные линии. Другая половина растений $F_1 \times rk-5$ будет иметь генотип Aa , и от них с равной вероятностью могут произойти дигаплоиды AA и aa . В результате $3/4$ линий второго цикла будут иметь генотип AA и $1/4$ – генотип aa . Таким образом, в ДН-линиях второго цикла геном линии $rk-5$ обновляется в среднем на четверть.

Рассчитаем теперь дисперсию DIF . Для отдельного локуса i значения $\delta_i \varepsilon_i d_i$ будут составлять $+d_i$ у $3/4$ линий и $-d_i$ у $1/4$ линий, либо наоборот. В любом случае дисперсия составит $\frac{3}{4} d_i^2$ и первый член в формуле (3.8.2) будет равен $\frac{3}{4} \sum d_i^2$.

Перейдем ко второму члену формулы (3.8.2) (ковариация в парах локусов). Здесь следует учитывать генотип промежуточного родителя $rk-5$. Обозначим его символом η : $\eta_i = 1$, если локус i представлен у $rk-5$ плюс-аллелем и $\eta_i = -1$ в противоположном случае. Напомним, что таким же образом определяется генотип P_1 через символ δ и генотип ДН-линий через символ ε . Для родителя P_2 специального символа вводить не нужно, потому что у полиморфных локусов его генотип противоположен родителю P_1 .

Для пары локусов i, j у $rk-5$ возможны 4 варианта: либо генотип $rk-5$ совпадает с генотипом P_1 ($\delta_i \eta_i = 1, \delta_j \eta_j = 1$), либо совпадает с генотипом P_2 ($\delta_i \eta_i = -1, \delta_j \eta_j = -1$), либо является рекомбинантным ($\delta_i \eta_i = 1, \delta_j \eta_j = -1$ или $\delta_i \eta_i = -1, \delta_j \eta_j = 1$). Такие же варианты возможны и для ДН-линий. Частоты этих вариантов (табл. 3.2) получены суммированием, так как генетические классы могут появляться разными путями. Рассмотрим верхнюю строку таблицы, где приведена частота нерекомбинантного класса, полученного в случае, когда $rk-5$ тоже имеет нерекомбинантный генотип. Обозначим эту пару локусов A и B , тогда генотип будет $AABB$ у P_1 и $rk-5$, $aabb$ у P_2 и $AaBb$ у F_1 . В результате скрещивания $F_1 \times rk-5$ получатся растения нерекомбинантных классов $AABB$ и $AaBb$ с частотой $\frac{1+\rho}{4}$ у каждого и растения рекомбинантных классов $AABb$ и $AaBB$ с частотами $\frac{1-\rho}{4}$. Рассмотрим происхождение ДН-линий с генотипом $AABB$. Они получаются:

Таблица 3.2. Частоты парных генетических классов в ДН-линиях серии гк-200

Дигенные варианты гк-5		Дигенные варианты ДН		Частота ДН-линий данного класса (φ)	Дигенные варианты гк-5		Дигенные варианты ДН		Частота ДН-линий данного класса (φ)
$\delta_i\eta_i$	$\delta_j\eta_j$	$\delta_i\varepsilon_i$	$\delta_j\varepsilon_j$		$\delta_i\eta_i$	$\delta_j\eta_j$	$\delta_i\varepsilon_i$	$\delta_j\varepsilon_j$	
1	1	1	1	$\frac{1}{2} + \frac{(1+\rho)^2}{16}$	-1	1	1	1	$\frac{1}{4} - \frac{1-\rho^2}{16}$
1	1	1	-1	$\frac{1}{4} - \frac{(1+\rho)^2}{16}$	-1	1	1	-1	$\frac{1-\rho^2}{16}$
1	1	-1	1	$\frac{1}{4} - \frac{(1+\rho)^2}{16}$	-1	1	-1	1	$\frac{1}{2} + \frac{1-\rho^2}{16}$
1	1	-1	-1	$\frac{(1+\rho)^2}{16}$	-1	1	-1	-1	$\frac{1}{4} - \frac{1-\rho^2}{16}$
1	-1	1	1	$\frac{1}{4} - \frac{1-\rho^2}{16}$	-1	-1	1	1	$\frac{(1+\rho)^2}{16}$
1	-1	1	-1	$\frac{1}{2} + \frac{1-\rho^2}{16}$	-1	-1	1	-1	$\frac{1}{4} - \frac{(1+\rho)^2}{16}$
1	-1	-1	1	$\frac{1-\rho^2}{16}$	-1	-1	-1	1	$\frac{1}{4} - \frac{(1+\rho)^2}{16}$
1	-1	-1	-1	$\frac{1}{4} - \frac{1-\rho^2}{16}$	-1	-1	-1	-1	$\frac{1}{2} + \frac{(1+\rho)^2}{16}$

- 1) из класса *AABB* с вероятностью 100%;
- 2) из класса *AABb* с вероятностью 50%;
- 3) из класса *AaBB* с вероятностью 50%;
- 4) из класса *AaBb* с вероятностью $\frac{1+\rho}{4}$.

Умножив частоты классов на вероятности и просуммировав, получим:

$$\varphi(\delta_i\varepsilon_i = 1, \delta_j\varepsilon_j = 1) = \frac{1+\rho}{4} + \frac{1-\rho}{4} \cdot 0,5 + \frac{1-\rho}{4} \cdot 0,5 + \frac{1+\rho}{4} \cdot \frac{1+\rho}{4} = \frac{1}{2} + \frac{(1+\rho)^2}{16}.$$

В подобных расчетах обычно выражают частоту классов через частоту рекомбинации r и записывают частоту рекомбинантного класса как $\frac{r}{2}$ и частоту нерекомбинантного класса как $\frac{1-r}{2}$. Мы же предпочитаем применять величину $\rho = 1 - 2r$, так как в этом случае легче производятся преобразования и формулы приобретают симметричный вид.

Подставив частоты из таблицы в выражение для ковариации, получим два варианта в зависимости от генотипа промежуточного родителя gk-5:

$$\text{в случае } (\delta_i\eta_i = 1, \delta_j\eta_j = 1) \text{ или } (\delta_i\eta_i = -1, \delta_j\eta_j = -1) \quad \text{cov}(\delta_i\varepsilon_i, \delta_j\varepsilon_j) = \frac{\rho^2 + 2\rho}{4};$$

$$\text{в случае } (\delta_i\eta_i = 1, \delta_j\eta_j = -1) \text{ или } (\delta_i\eta_i = -1, \delta_j\eta_j = 1) \quad \text{cov}(\delta_i\varepsilon_i, \delta_j\varepsilon_j) = \frac{\rho^2}{4}.$$

В первом случае $\delta_i\eta_i\delta_j\eta_j = 1$, во втором случае $\delta_i\eta_i\delta_j\eta_j = -1$, поэтому эти два случая можно объединить в один: $\text{cov}(\delta_i\varepsilon_i, \delta_j\varepsilon_j) = \frac{\rho^2 + \rho + \delta_i\eta_i\delta_j\eta_j\rho}{4}$. Подставим этот результат в формулу (3.8.2):

$$\sigma^2(DIF) = \frac{3}{4}\Sigma d_i^2 + \frac{1}{2}\Sigma_{i<j}d_id_j(\rho_{i,j}^2 + \rho_{i,j} + \delta_i\eta_i\delta_j\eta_j\rho_{i,j}). \quad (3.9.1)$$

Аналогично получаем:

$$\sigma^2(SUM) = \frac{3}{4}\Sigma a_i^2 + \frac{1}{2}\Sigma_{i<j}\delta_i a_i \delta_j a_j (\rho_{i,j}^2 + \rho_{i,j} + \delta_i\eta_i\delta_j\eta_j\rho_{i,j}). \quad (3.9.2)$$

Выведем выражения для вероятной суммы квадратов тем же способом, что в разделе 3.1: приравняем σ^2 к его математическому ожиданию, считая значения ρ и ρ^2 случайными, а d , a и сопутствующих коэффициентов – фиксированными. Особый случай – последний член $\delta_i\eta_i\delta_j\eta_j\rho_{i,j}$ в обеих формулах. Математическое ожидание ρ нельзя отделить от коррелирующего с ним произведения $\delta_i\eta_i\delta_j\eta_j$, так значения η_i и η_j установились в результате рекомбинации. Произведение $\delta_i\eta_i\delta_j\eta_j$ равно 1 с вероятностью $\frac{1+\rho}{2}$ и равно -1 с вероятностью $\frac{1-\rho}{2}$. Поэтому случайной величиной следует считать все выражение $\delta_i\eta_i\delta_j\eta_j\rho_{i,j}$, имеющее математическое ожидание $\frac{1+\rho}{2}\rho - \frac{1-\rho}{2}\rho = \rho^2$. Получаем:

$$\sigma^2(DIF) = \frac{3}{4}\Sigma d_i^2 + \frac{1}{2}(2\bar{\rho}^2 + \bar{\rho})\Sigma_{i<j}d_id_j = \frac{3}{4}\Sigma d_i^2 + \frac{2\bar{\rho}^2 + \bar{\rho}}{4}((\Sigma d_i)^2 - \Sigma d_i^2),$$

$$\text{откуда } 4\sigma^2(DIF) = (3 - \bar{\rho} - 2\bar{\rho}^2)\Sigma d_i^2 + (\bar{\rho} + 2\bar{\rho}^2)(\Sigma d_i)^2.$$

$$\text{Тогда } (\Sigma d^2)_{\text{вер}} = \frac{4\sigma^2(DIF) - (\bar{\rho} + 2\bar{\rho}^2)(\Sigma d)^2}{3 - \bar{\rho} - 2\bar{\rho}^2}. \quad (3.10.1)$$

Аналогично получаем:

$$(\Sigma a^2)_{вер} = \frac{4\sigma^2(SUM) - (\bar{\rho} + 2\bar{\rho}^2)(\Sigma \delta a)^2}{3 - \bar{\rho} - 2\bar{\rho}^2}. \quad (3.10.2)$$

Значение $\bar{\rho}^2$ в общем случае не равно квадрату $\bar{\rho}$ и его следует оценить отдельно. Пользуясь тем же источником [115] и введя ту же поправку на снижение частоты рекомбинации в мегаспорогенезе, мы оценили для кукурузы $\bar{\rho}^2 = 0,0358$.

3.3. Оценка числа генетических факторов

Если значения x_i для разных локусов можно предполагать положительными или в основном положительными, то оценку Σx^2 по формуле (3.4) можно использовать для вычисления $\langle n \rangle = (\Sigma x)^2 / \Sigma x^2$. В случае равенства всех x_i это отношение равно числу слагаемых в сумме, а в случае неравенства его можно интерпретировать как число главных слагаемых, дающих в сумму основной вклад.

На практике такая оценка часто бывает полезнее, чем точное число всех слагаемых, особенно в тех случаях, когда несколько главных компонент обеспечивают основную часть суммы, а остаток распялен по множеству второстепенных. Такая оценка хороша тем, что дает объективный критерий для отделения главных компонент суммы от второстепенных. В предыдущей нашей работе эта оценка называлась мерой полигенности [208], у Мазера и Джинкса она называется оценкой K_1 [205], здесь будем называть ее также числом основных локусов. Для этой величины можно оценить вероятное значение, подставив выражение для $(\Sigma x^2)_{вер}$ из формулы (3.4):

$$\langle n \rangle_{вер} = \frac{(\Sigma x)^2(1 - \bar{\rho})}{R(x) - \bar{\rho}(\Sigma x)^2}. \quad (3.11)$$

Формуле (3.11) можно придать такой вид:

$$\langle n \rangle_{вер} = \frac{(1 - \bar{\rho})(\Sigma x)^2 / R(x)}{1 - \bar{\rho}(\Sigma x)^2 / R(x)} = \frac{(1 - \bar{\rho})ef}{1 - \bar{\rho} \cdot ef},$$

где $ef = (\Sigma x)^2 / R(x)$ – наблюдаемое число эффективных факторов. Под эффективными факторами понимают группы сцепленных генов, которые рекомбинируют в первом

приближении как один ген и отделяются друг от друга при рекомбинации со средней частотой 50% [205]. В нашем случае число ef имеет смысл эквивалента. Наблюдаемая дисперсия эквивалентна той, которую бы создавали ef независимых факторов. В отличие от $\langle n \rangle_{вер}$, значение ef здесь не вероятностное, а точное. Вероятностный момент появляется, когда число эффективных факторов умножается на предполагаемую плотность расположения генов (среднее число генов на фактор). Формула (3.11) и есть процедура пересчета числа эффективных факторов в физическое число генов с учетом предполагаемой плотности. Обратная функция ef от $\langle n \rangle$ имеет вид $ef = \frac{1}{\bar{\rho} + (1 - \bar{\rho}) / \langle n \rangle}$.

Связь между числом локусов и числом эффективных факторов показана в таблице 3.3 и на рис. 3.1. При $\langle n \rangle \rightarrow \infty$ ef стремится к $1/\bar{\rho}$, в нашем случае к 18,4. Это предельное число эффективных факторов, способное уместиться в геноме. Его можно, вслед за Дарлингтоном, называть рекомбинационным индексом [205], хотя оно меньше Дарлингтоновской оценки $C+N$ (среднее число обменов на клетку плюс гаплоидное число хромосом). Его можно также назвать рекомбинационной емкостью генома.

Рассмотрим теперь, какие величины можно использовать для оценки числа локусов, то есть что можно подставлять вместо x в формулу (3.11). Необходимое условие – однонаправленность эффектов, то есть значения x для разных локусов имеют в основном один знак и можно принять $\sum x \approx \sum |x|$. В схеме СК-3 определяются суммы и вероятные суммы квадратов для δa , d , $d - \delta a$, $d + \delta a$.

При отчетливом гетерозисе можно предполагать в основном однонаправленное доминирование и принять $\sum |d| \approx \sum d = F_1 - MP$. Подставив d вместо x в формулу (3.11), получим число локусов, вносящих основной вклад в сумму доминантных эффектов. Величина δa для наших целей подходит меньше. Равенство $\sum a = \sum \delta a$ выполняется, когда все плюс-аллели собраны у одного из родителей, а это можно предположить лишь в особых случаях. Обычно требуют, чтобы линии P_1 и P_2 были выведены из одной популяции в ходе дивергентной селекции на верхний и нижний пределы [43, 183].

Рассмотрим теперь поведение величин $d - \delta a$ и $d + \delta a$ при степени доминирования, близкой к 1. Для локусов, представленных плюс-аллелями у родителя P_1 (для них $\delta = 1$), $d - \delta a$ будут близки к нулю и основной вклад в $\sum (d - \delta a)$ и $\sum (d - \delta a)^2$ внесут локусы, представленные плюс-аллелями у родителя P_2 (для них $\delta = -1$). Тогда при подстановке $x = d - \delta a$ формула (3.11) покажет число основных плюс-аллелей у P_2 . Аналогично, при подстановке $x = d + \delta a$ формула покажет число основных плюс-аллелей у P_1 .

Таблица 3.3. Связь между числом эффективных факторов и числом случайно распределенных локусов при $\rho = 0,054$

Число эффективных факторов ef	Число локусов $\langle n \rangle$	Число эффективных факторов ef	Число локусов $\langle n \rangle$
1	1	11	25,8
2	2,1	12	32,6
3	3,4	13	41,8
4	4,8	14	55,2
5	6,5	15	76,5
6	8,4	16	115
7	10,7	17	209
8	13,4	18	753
9	16,6	18,4	∞
10	20,7		

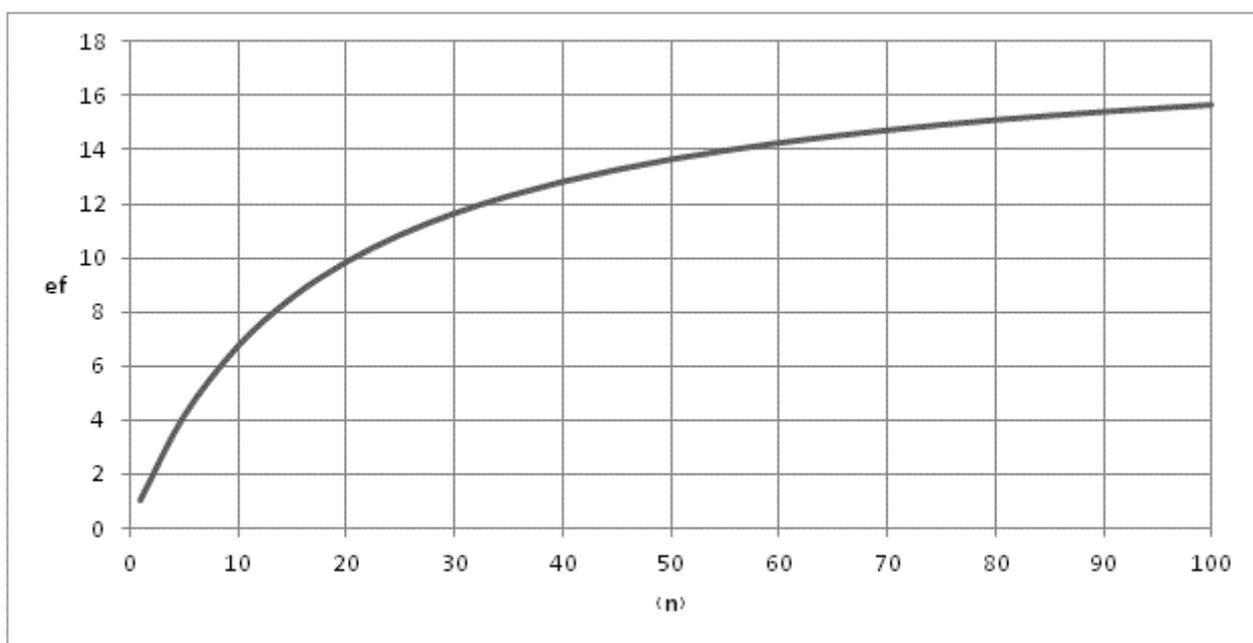


Рис. 3.1. Зависимость числа эффективных факторов ef от числа случайно распределенных локусов $\langle n \rangle$ при $\rho = 0,054$

Сведем в таблице 3.4 расчетные формулы для всех четырех подстановок. Вообще говоря, линейные суммы $\sum \delta a$, $\sum d$, $\sum (d - \delta a)$ и $\sum (d + \delta a)$ можно вычислять разными способами, но в формулах таблицы 3.4 для определенности использованы простейшие выражения $\sum \delta a = \Delta P = (P_1 - P_2)/2$, $\sum d = F_1 - MP$, $\sum (d - \delta a) = F_1 - P_1$ и $\sum (d + \delta a) = F_1 - P_2$.

Идея оценивать число факторов по соотношению суммы эффектов и суммы их квадратов принадлежит Райту и усовершенствована Цзэном [183]. И Райт, и Цзэн ограничились анализом аддитивных эффектов по данным F_2 и BC (формула 1.3.2), хотя

Таблица 3.4. Расчет числа основных локусов в схеме СК-3

Величина	Формула	Условие применения
Вероятное число локусов, вносящих основной вклад в сумму аддитивных эффектов	$\langle n_a \rangle_{вер} = \frac{(1 - \bar{\rho})(\Delta P)^2}{k\sigma^2(SUM) - \bar{\rho}(\Delta P)^2}$	Специально отселектированные P_1 и P_2
Вероятное число локусов, вносящих основной вклад в сумму доминантных эффектов	$\langle n_d \rangle_{вер} = \frac{(1 - \bar{\rho})(F_1 - MP)^2}{k\sigma^2(DIF) - \bar{\rho}(F_1 - MP)^2}$	$F_1 \gg MP$
Вероятное число основных плюс-аллелей у P_1	$\langle n_1 \rangle_{вер} = \frac{(1 - \bar{\rho})(F_1 - P_2)^2}{k\sigma^2(F_1 - P_2) - \bar{\rho}(F_1 - P_2)^2}$	$\beta \approx 1$
Вероятное число основных плюс-аллелей у P_2	$\langle n_2 \rangle_{вер} = \frac{(1 - \bar{\rho})(F_1 - P_1)^2}{k\sigma^2(F_1 - P_1) - \bar{\rho}(F_1 - P_1)^2}$	$\beta \approx 1$

Примечание 1. Из дисперсий вычтена поправка на случайную изменчивость

Примечание 2. $k(DH, RIL) = 1$, $k(F_2) = 2$, $k(F_3) = 4/3$

вариант $x = \delta a$ не единственно возможный и не всегда самый удачный. Из четырех рассмотренных здесь вариантов ($x = \delta a$, $x = d$, $x = d - \delta a$, $x = d + \delta a$) первый вариант имеет, пожалуй, самую ограниченную область применения. Например, в практическом примере из [183] анализируется содержание масла в зерне кукурузы, а более важный признак – продуктивность – пришлось оставить без внимания.

Другая слабость метода Райта – неучет сцепления – преодолена Цзэном, который ввел в формулу Райта для F_2 поправку на сцепление, аналогичную нашей. Но одновременно он ввел в формулу поправку на неравенство количественных эффектов разных локусов, поскольку задался целью вычислить число всех локусов, а не только основных. На наш взгляд, это явилось излишним переусложнением, тем более что автор сам в итоге пришел к выводу, что полное число всех влияющих локусов – величина, во-первых, неинформативная (строго говоря, каждый локус влияет хоть немного), а во-вторых – неопределимая. Введенный им параметр z , отражающий степень неравенства эффектов, в общем случае не поддается определению. В нашем случае z примерно равен отношению полного числа локусов n к нашей оценке $\langle n \rangle$, точнее, $z = \frac{n-1}{\langle n \rangle - 1}$. Поэтому в практических примерах автор заменяет задачу оценки числа всех локусов другой задачей – оценкой числа наиболее влияющих локусов, вносящих в сумму эффектов значительную долю, скажем 95% (подходящая доля выбирается по ходу дела). В итоге вместо n он фактически вычисляет $\langle n \rangle$. На наш взгляд, удобнее сразу непосредственно оценивать $\langle n \rangle$.

Формула (3.11) позволяет оценивать $\langle n \rangle$ не только в схеме СК-3, но и в любой экспериментальной схеме, где возможно определять суммы и суммы квадратов какой-либо количественной характеристики локусов. Только в каждом случае надо подставлять в нее особые значения для переменных. В случае СК-3 эта формула переходит в формулы таблицы 3.4, в случае F₂ она переходит в процедуру Цзэна при $z = 1$. Вопрос же об информативности оценки $\langle n \rangle$, то есть о том, какая доля общего эффекта приходится на $\langle n \rangle$ первых локусов, требует отдельного исследования.

Выведенные формулы для оценки числа плюс-аллелей отдельно по родителям предполагают полное доминирование, однако, как можно видеть из табл. 3.9, равенство средней степени доминирования единице – событие редкое, на практике степень доминирования всегда отклоняется от единицы в той или иной степени, поэтому рассчитаем поправку для таких случаев. В идеальном случае, когда средняя степень доминирования $\beta = 1$, оцениваются величины

$$\langle n_1 \rangle = \frac{(\Sigma(d_1+a_1))^2}{\Sigma(d_1+a_1)^2} \text{ и } \langle n_2 \rangle = \frac{(\Sigma(d_2+a_2))^2}{\Sigma(d_2+a_2)^2}$$

- меры полигенности для параметров $d_1 + a_1$ и $d_2 + a_2$, где индексы 1 и 2 маркируют две группы локусов: 1) представленные плюс-аллелями у P₁ и 2) представленные плюс-аллелями у P₂.

В реальном случае вычисляются первичные оценки

$$n_1' = \frac{(\Sigma(d_1+a_1)-\Sigma(a_2-d_2))^2}{\Sigma(d_1+a_1)^2+\Sigma(a_2-d_2)^2} \text{ и } n_2' = \frac{(\Sigma(d_2+a_2)-\Sigma(a_1-d_1))^2}{\Sigma(d_2+a_2)^2+\Sigma(a_1-d_1)^2},$$

у которых числитель занижен по сравнению с идеальным случаем, а знаменатель завышен, что приводит к занижению оценок. Рассчитаем соотношение между первичными оценками n_1' , n_2' и скорректированными $\langle n_1 \rangle$, $\langle n_2 \rangle$:

$$\frac{\langle n_1 \rangle}{n_1'} = \frac{(\Sigma(d_1+a_1))^2}{(\Sigma(d_1+a_1)-\Sigma(a_2-d_2))^2} \cdot \frac{\Sigma(d_1+a_1)^2+\Sigma(a_2-d_2)^2}{\Sigma(d_1+a_1)^2} = \frac{1+\frac{\Sigma(a_2-d_2)^2}{\Sigma(d_1+a_1)^2}}{\left(1-\frac{\Sigma a_2-\Sigma d_2}{\Sigma a_1+\Sigma d_1}\right)^2},$$

$$\frac{\langle n_2 \rangle}{n_2'} = \frac{(\Sigma(d_2+a_2))^2}{(\Sigma(d_2+a_2)-\Sigma(a_1-d_1))^2} \cdot \frac{\Sigma(d_2+a_2)^2+\Sigma(a_1-d_1)^2}{\Sigma(d_2+a_2)^2} = \frac{1+\frac{\Sigma(a_1-d_1)^2}{\Sigma(d_2+a_2)^2}}{\left(1-\frac{\Sigma a_1-\Sigma d_1}{\Sigma a_2+\Sigma d_2}\right)^2}.$$

Дальнейшее упрощение возможно при некоторых допущениях. Примем, что среднеквадратичное β совпадает со среднеарифметическим и одинаково в группах локусов 1 и 2, и произведем везде замену $d = \beta a$. Обозначим $A_1 = \Sigma a_1$, $A_2 = \Sigma a_2$ и получим:

$$\frac{\langle n_1 \rangle}{n_1} = \frac{1 + \frac{(1-\beta)^2 \Sigma a_2^2}{\Sigma a_1^2}}{\left(1 - \frac{A_2 (1-\beta)}{A_1 (1+\beta)}\right)^2}, \quad \frac{\langle n_2 \rangle}{n_2} = \frac{1 + \frac{(1-\beta)^2 \Sigma a_1^2}{\Sigma a_2^2}}{\left(1 - \frac{A_1 (1-\beta)}{A_2 (1+\beta)}\right)^2}. \quad (3.12)$$

Оценим A_1 и A_2 . Из равенств $A_1 - A_2 = \Sigma \delta a$, $A_1 + A_2 = \frac{\Sigma d}{\beta}$ следует

$$A_1 = \frac{1}{2} \left(\frac{\Sigma d}{\beta} + \Sigma \delta a \right), \quad A_2 = \frac{1}{2} \left(\frac{\Sigma d}{\beta} - \Sigma \delta a \right), \quad \frac{A_1}{A_2} = \frac{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}.$$

Сделаем еще одно приближенное допущение – что меры полигенности для a_1 и a_2 равны мерам для $d_1 + a_1$ и $d_2 + a_2$. Тогда

$$\Sigma a_1^2 = A_1^2 / \langle n_1 \rangle, \quad \Sigma a_2^2 = A_2^2 / \langle n_2 \rangle, \quad \text{а } \frac{\Sigma a_1^2}{\Sigma a_2^2} = \frac{A_1^2}{A_2^2} \cdot \frac{\langle n_2 \rangle}{\langle n_1 \rangle}.$$

Подставим в формулы (3.12) выражения для A_1/A_2 , $\Sigma a_1^2/\Sigma a_2^2$ и получим:

$$\frac{\langle n_1 \rangle}{n_1} = \frac{1 + \frac{\langle n_1 \rangle (1-\beta)^2 \Sigma d - \beta \Sigma \delta a}{\langle n_2 \rangle (1+\beta) \Sigma d + \beta \Sigma \delta a}}{\left(1 - \frac{1-\beta}{1+\beta} \frac{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}\right)^2}, \quad \frac{\langle n_2 \rangle}{n_2} = \frac{1 + \frac{\langle n_2 \rangle (1-\beta)^2 \Sigma d + \beta \Sigma \delta a}{\langle n_1 \rangle (1+\beta) \Sigma d - \beta \Sigma \delta a}}{\left(1 - \frac{1-\beta}{1+\beta} \frac{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}\right)^2}.$$

Решаем систему относительно $\langle n_1 \rangle$ и $\langle n_2 \rangle$ и получаем:

$$\langle n_1 \rangle = n_1 \frac{1 - \left(\frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^4}{\left(1 - \frac{1-\beta}{1+\beta} \frac{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}\right)^2 - \frac{n_1}{n_2} \left(\frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^2 \left(\frac{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a} - \frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^2}, \quad (3.13.1)$$

$$\langle n_2 \rangle = n_2 \frac{1 - \left(\frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^4}{\left(1 - \frac{1-\beta}{1+\beta} \frac{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}\right)^2 - \frac{n_2}{n_1} \left(\frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^2 \left(\frac{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a} - \frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^2}. \quad (3.13.2)$$

Можно пренебречь малыми членами $\left(\frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^2$ и $\left(\frac{1-\beta}{1+\beta}\right)^4$ и записать формулы (3.13) в упрощенном виде:

$$\langle n_1 \rangle \approx \frac{n_1'}{\left(1 - \frac{1-\beta}{1+\beta} \frac{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}\right)^2}, \quad \langle n_2 \rangle \approx \frac{n_2'}{\left(1 - \frac{1-\beta}{1+\beta} \frac{\Sigma d + \beta \Sigma \delta a}{\Sigma d - \beta \Sigma \delta a}\right)^2}. \quad (3.14)$$

3.4. Экспериментальная оценка степени доминирования

Испытания тесткроссов дигиплоидных линий, необходимые для оценки квадратичных параметров, проводились в 2009-2016 годах (Приложение 1, табл. А1-А11). Одновременно испытывались контрольные формы, по которым была рассчитана для всех признаков степень проявления гетерозиса, оцениваемая как отношение гибридного значения к среднеродительскому (табл. 3.5). Оба гибрида проявили сходные характеристики. Не считая продуктивности второго початка, где высокие значения вызваны делением на близкие к нулю числа, максимальный гетерозис проявляет продуктивность: гибрид в 2-3 раза превосходит среднеродительское значение, независимо от того, считать ли продуктивность со вторыми початками или без них. Размеры початка выступают как компоненты продуктивности, каждый из которых проявляет гетерозис в меньшем масштабе. Заметим, что по числу рядов зерен гетерозис почти не проявляется. Вегетативные признаки проявляют гетерозис в меньшей степени. Расчет показывает, что по зеленой массе гибриды превосходят среднеродительское значение в 1,5-2 раза, если принять, что зеленая масса пропорциональна длине стебля и квадрату его диаметра. Можно заметить, что как для початка, так и для стебля гетерозис по длине превосходит гетерозис по диаметру, но примерно совпадает с гетерозисом по поперечному сечению. Гетерозис по фенофазам проявляется в более раннем цветении гибридов и сокращении разрыва между метелками и початками. Срок созревания у гибридов и родителей примерно одинаковый, зато у гибридов длиннее период от цветения до созревания, что указывает на то, что длительность периода налива зерна имеет важное значение для продуктивности. В целом можно сказать, что у исследуемых гибридов гетерозис проявляется типичным для кукурузы образом, и в этом отношении данные гибриды достаточно представительны.

Генетический анализ по дисперсиям тем надежнее, чем сильнее генетическая детерминация признака. В табл. 3.6 приведены коэффициенты наследуемости для тесткроссов, определяющие долю генотипа в вариации между генотипическими средними. Остаток складывается из случайной компоненты (эффект выборки), средовой компоненты и взаимодействия генотип-среда. Воспроизводимость генотипических различий по годам оценивали по корреляциям между генотипическими средними,

Таблица 3.5. Характеристика гетерозиса F₁/MP у признаков кукурузы в 2009-201 гг.

Признак	Rf7×Ky123								MK01×A619			
	2009	2010	2011	2013	2014	2015	2016	среднее	2009	2010	2013	среднее
Интервал от сева до цветения метелки	0,94	0,95	0,95	0,94	0,96	0,93	0,95	0,95	0,91	0,93	0,92	0,92
Интервал от сева до цветения початка	0,92	0,97	0,95	0,94	0,95	0,95	0,95	0,95	0,88	0,91	0,88	0,89
Разрыв цветения	0,7	1,23	0,93	0,84	0,6	1,22	0,76	0,9	0,47	0,56	0,3	0,44
Интервал цветение-созревание	1,32	1,08	1,23	1,15		1,21	1,25	1,21	1,22	1,27	1,34	1,28
Интервал от сева до созревания	1,06	1	1,05	1,01		1,04	1,04	1,03	0,99	1,01	1,03	1,01
Высота растения	1,23	1,23	1,26	1,23	1,23	1,19	1,23	1,23	1,36	1,32	1,44	1,38
Длина стебля	1,22	1,24	1,25	1,24	1,23	1,2	1,23	1,23	1,38	1,32	1,48	1,4
Длина метелки	1,28	1,17	1,29	1,17	1,26	1,18	1,22	1,23	1,29	1,32	1,3	1,3
Диаметр стебля	1,14	1,08	1,09	1,07	1,19	1,13	1,09	1,11	1,16	1,16	1,19	1,17
Озерненность початка	1,03	1,03	1,01	1	1,02	1,09	1,01	1,03	1,14	1,45	1,16	1,25
Длина початка	1,48	1,3	1,28	1,28	1,45	1,31	1,39	1,36	1,46	1,41	1,65	1,51
Диаметр початка	1,22	1,18	1,18	1,13	1,21	1,24	1,19	1,19	1,2	1,27	1,22	1,23
Число рядов зерен	1,06	1,05	1,02	1,01	1,07	1,07	1,01	1,04	1,09	1,07	1,08	1,08
Масса стержня початка	2,4	1,86	1,86	1,61	2,42	2,01	2,17	2,05	2,01	1,82	2,89	2,24
Продуктивность первого початка	2,71	2,19	2,11	1,75	2,45	2,58	2,17	2,28	2,89	2,78	3,17	2,95
Продуктивность второго початка					16,5	0,98	11,6	9,7				
Общая продуктивность					2,54	2,54	2,39	2,49				

Таблица 3.6. Коэффициенты наследуемости (%) признаков у тесткроссов в 2010-2016 годах

Серия	rk-0			rk-100	rk-200		MA-0	
	2011	2014	2016	2013	2015	2016	2010	2013
Интервал от сева до цветения метелки	86,2	65,6	71,2	50,4	85,0	75,2	91,3	84,4
Интервал от сева до цветения початка	81,2	61,4	81,8	51,4	85,1	79,2	89,0	81,8
Разрыв цветения	68,6	60,8	74,7	70,6	77,2	78,3	84,0	77,3
Интервал цветение-созревание	76,5		65,8	51,2	63,4	54,5	82,7	78,6
Интервал от сева до созревания	81,8		71,7	55,2	79,9	65,0	88,1	47,8
Высота растения	95,0	76,7	71,7	90,4	87,2	68,8	94,1	96,4
Длина стебля	94,8	77,8	66,9	89,7	87,7	66,4	93,6	96,1
Длина метелки	88,7	63,5	84,3	65,2	70,3	88,6	92,1	85,5
Диаметр стебля	88,9	55,0	45,9	67,9	80,0	53,2	72,7	82,2
Озерненность початка	56,0	62,2	41,9	13,4	85,2	93,5	90,8	57,4
Длина початка	88,7	80,7	59,2	85,3	81,9	63,0	84,9	89,9
Диаметр початка	94,9	85,0	76,9	81,1	92,6	86,3	76,7	94,2
Число рядов зерен	91,1	68,6	70,3	82,1	91,3	91,2	86,4	85,8
Масса стержня початка	96,4	79,9	91,2	90,7	87,0	82,9	85,2	92,9
Продуктивность первого початка	89,9	81,8	80,4	80,2	87,0	82,9	86,0	91,2
Продуктивность второго початка		82,4	54,4		74,9	46,3		
Общая продуктивность		79,5	71,0		84,7	74,8		

Таблица 3.7. Генотипические корреляции между значения признаков у тесткроссов в 2010-2016 гг.

Признак	Серия и годы			
	rk-0 2011-2016	rk-0 2014-2016	rk-200 2015-2016	MA-0 2010-2013
Интервал от сева до цветения метелки	0,40	0,71	0,74	0,82
Интервал от сева до цветения початка	0,25	0,61	0,77	0,76
Разрыв цветения	0,45	0,56	0,64	0,61
Интервал цветение-созревание	0,66		0,53	0,84
Интервал от сева до созревания	0,73		0,67	0,75
Высота растения	0,81	0,81	0,78	0,93
Длина стебля	0,75	0,70	0,75	0,92
Длина метелки	0,88	0,81	0,9	0,72
Диаметр стебля	0,82	0,70	0,76	0,83
Озерненность початка	0,64	0,08	0,36	0,75
Длина початка	0,62	0,39	0,35	0,79
Диаметр початка	0,83	0,80	0,79	0,76
Число рядов зерен	0,90	0,95	0,94	0,82
Масса стержня початка	0,88	0,78	0,77	0,74
Продуктивность первого початка	0,78	0,72	0,56	0,77
Продуктивность второго початка		0,31	0,17	
Общая продуктивность		0,63	0,55	

Примечание. В 2014 г. не регистрировалось созревание, в 2010-13 гг. не анализировались вторые початки

сравнивая между собой те годы, где испытывалось много общих генотипов (табл. 3.7). Генотипическая детерминация равна квадрату коэффициента корреляции, остаток складывается из случайной изменчивости и взаимодействия генотип-год. Общий эффект года в остаток не входит, так как он не влияет на корреляцию.

В наименьшей степени детерминируются генотипом признаки «озерненность початка» и «продуктивность второго початка» (табл. 3.6 и 3.7). У данных признаков, кроме того, распределение асимметрично и существенно отличается от нормального, что не позволяет оценивать генетические параметры по дисперсиям. Поэтому эти признаки были исключены из анализа квадратичных параметров. Не включены в анализ также данные 2009 года, где число генотипов было недостаточным.

Продуктивность оценивалась по двум параметрам – общая продуктивность и продуктивность первого початка. Разница между ними незначительна: у тесткроссов вторые початки в благоприятные годы дают прибавку к продуктивности в среднем 10%, но она больше зависит от условий, чем от генотипа, что делает общую продуктивность менее воспроизводимым показателем (табл. 3.6 и 3.7). По этой причине, а также оттого, что общая продуктивность измерялась не во всех экспериментах, а в 4-х из 8-ми, будем обращать основное внимание при сравнении результатов на продуктивность первого

початка.

Для 15 признаков в 8 экспериментах рассчитана смещенная оценка D^* средней степени доминирования по Комстоку-Робинсону (табл. 3.8) и несмещенная оценка β по формуле (3.6) (табл. 3.9). Для признака «продуктивность первого початка» этапы вычисления показаны подробно в табл. 3.10. На рис. 3.2 приведена графическая иллюстрация метода Комстока-Робинсона. Каждой ДН-линии соответствует точка на двумерной диаграмме, одна координата которой равна продуктивности тесткрасса с родителем P_1 , другая - продуктивности тесткрасса с родителем P_2 . Совокупность точек на диаграмме образует корреляционное облако, разброс по диагональным осям отображен двумя взаимно перпендикулярными стрелками. Длины стрелок равны среднеквадратичным отклонениям по параметру SUM (сумма обоих тесткрассов) и DIF (разность тесткрассов). Отношение длин стрелок есть оценка среднего доминирования по Комстоку-Робинсону: предполагается, что квадраты длин равны $\sum d^2$ и $\sum a^2$, что верно в отсутствие сцепления. Однако сцепление растягивает стрелки, и суть нашей поправки состоит в уменьшении их длины. Длина стрелок изменяется в разной пропорции, отчего меняется их соотношение, а значит, и оценка доминирования.

Оценка Комстока-Робинсона превысила единицу в 23 случаях из 113 (табл. 3.8), но после поправки она в 19 случаях упала ниже единицы, а в остальных 4-х сократилась до близких к единице значений (табл. 3.9). Для признаков со слабым доминированием (особенно разрыв цветения и число рядов зерен) поправка на сцепление снижает оценку незначительно, а иногда приводит даже к повышению. Это связано, очевидно, с разнонаправленным доминированием. В этих случаях следует помнить, что наша поправка на сцепление – это поправка к квадратичной оценке $\sqrt{\sum d^2 / \sum a^2}$, а не к линейной $\sum d / \sum a$.

Для показателей продуктивности смещенные оценки D^* в большинстве случаев (9 из 12) превысили единицу, но в несмещенных оценках β только в одном случае осталось небольшое превышение. Это означает, что гетерозис с большей вероятностью объясняется доминантными взаимодействиями (включая неполное доминирование), чем сверхдоминантными. Определенный вклад сверхдоминантных взаимодействий тоже возможен, но суммарный вклад доминантных взаимодействий должен быть больше. Результаты указывают на то, что доминирование является основным фактором гетерозиса независимо от условий года и независимо от смены состава действующих локусов, которая, судя по исследованиям Драгавцева, должна иметь место при изменении условий

Таблица 3.8. Оценки средней степени доминирования по Комстоку-Робинсону в 2010-2016 г.

Признак	rk-0			rk-100	rk-200		Среднее по Rf7×Ky123	MA-0		Среднее по МК01×А619
	2011	2014	2016	2013	2015	2016		2010	2013	
Интервал от сева до цветения метелки	0,60	0,50	0,48	0,65	0,52	0,54	0,55	0,94	1,05	1,00
Интервал от сева до цветения початка	0,69	0,52	0,42	0,33	0,52	0,52	0,50	1,05	1,46	1,26
Разрыв цветения	0,61	0,37	0,48	0,55	0,32	0,43	0,46	0,49	0,75	0,62
Интервал цветение-созревание	0,78	-	0,84	0,61	0,57	0,74	0,71	0,69	1,16	0,93
Интервал от сева до созревания	0,56	-	0,53	0,46	0,28	0,52	0,47	0,50	0	0,25
Высота растения	0,71	1,18	1,28	0,70	0,43	0,58	0,81	0,65	0,64	0,65
Длина стебля	0,63	1,16	1,26	0,69	0,40	0,56	0,78	0,59	0,58	0,59
Длина метелки	0,85	0,51	0,67	0,83	0,52	0,49	0,65	0,79	1,02	0,91
Диаметр стебля	0,37	0,84	0,76	0,39	0,38	0,40	0,52	0,53	0,52	0,53
Длина початка	1,45	0,89	1,43	0,83	1,15	1,04	1,13	1,04	0,92	0,98
Диаметр початка	0,61	0,72	0,84	0,56	0,49	0,25	0,58	0,94	0,85	0,90
Число рядов зерен	0,52	0	0,55	0,42	0,47	0,41	0,40	0,37	0,55	0,46
Масса стержня початка	0,67	0,72	0,56	0,46	0,70	0,55	0,61	0,49	0,77	0,63
Продуктивность первого початка	1,61	1,11	1,12	0,94	1,07	0,64	1,08	1,32	1,26	1,29
Общая продуктивность	-	1,07	1,65	-	1,14	0,88	1,19	-	-	-

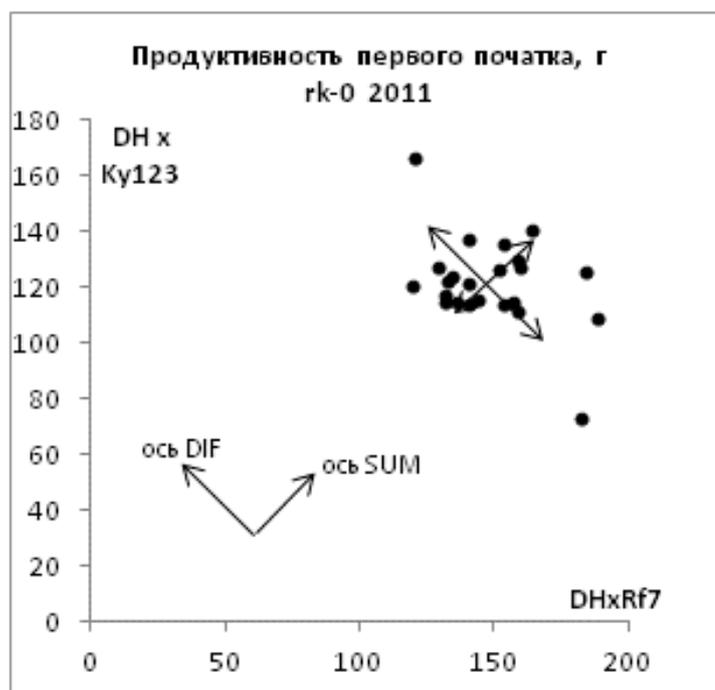


Рис. 3.2. Оценка средней степени доминирования по Комстоку-Робинсону на экспериментальном примере

Таблица 3.9. Оценки средней степени доминирования с поправкой на сцепление в 2010-2016 гг.

Признак	rk-0			rk-100	rk-200		Среднее по Rf7×Ky123	MA-0		Среднее по МК01×A619
	2011	2014	2016	2013	2015	2016		2010	2013	
Интервал от сева до цветения метелки	0,45	0,35*	0,27*	0,41	0,45	0,43*	0,39	0,79*	0,90	0,85
Интервал от сева до цветения початка	0,55	0,37	0,27*	0*	0,47	0,44*	0,35	0,84	1,08	0,96
Разрыв цветения	0,61	0,30	0,46*	0,54	0,31	0,42*	0,44	0,44*	0*	0,22
Интервал цветение-созревание	0,51	-	0,72*	0,32*	0,36	0,63*	0,51	0,42	0,70	0,56
Интервал от сева до созревания	0,49	-	0,52*	0,46*	0,26*	0,52*	0,45	0,50	0*	0,25
Высота растения	0,40	0,66	0,71	0,40	0	0	0,36	0,31	0,36	0,34
Длина стебля	0,40	0,78	0,79	0,46	0,04	0,17	0,44	0,32	0,36	0,34
Длина метелки	0	0	0,39	0,43	0	0,32	0,19	0,43	0,49	0,46
Диаметр стебля	0,28	0,62	0,81	0,33	0,33	0,38	0,46	0,38	0,33	0,36
Длина початка	1,13	0,48	0,49	0,46	1,02	0,74	0,72	0,77	0,65	0,71
Диаметр початка	0,34	0,08*	0,55	0,16	0,18	0	0,22	0*	0,72*	0,36
Число рядов зерен	0,63	0	0,80	0,42	0,47	0,43	0,46	0,34*	0,54	0,44
Масса стержня початка	0,47	0	0,26*	0,18	0,25	0*	0,19	0,25	0,48	0,37
Продуктивность первого початка	0,99	0,53	0,60	0,43	0,82	0,36	0,62	0,64	0,85	0,75
Общая продуктивность	-	0,64	1,11	-	0,86	0,52	0,78	-	-	-

Примечание. * Доля неаллельных взаимодействий больше 5%

[199]. Условия года варьировали довольно широко, о чем можно судить как по метеоданным (табл. 2.1), так и по продуктивности контрольных генотипов (табл. 3.10), но значения β только в редких случаях незначительно превышали единицу.

Для гибридной комбинации Rf7×Ky123 двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 3.11) выявил значимые различия в величине β^2 между разными признаками, но не выявил значимого влияния года и взаимодействия признак-год. Анализ проводился с параметром β^2 , потому что случайная изменчивость для него симметрична, в отличие от β . Более подробный анализ, проведенный отдельно по признакам (табл. 3.12), показал чувствительность к условиям года сумм квадратов доминантных и аддитивных эффектов, но их отношение $\Sigma d^2 / \Sigma a^2 = \beta^2$ оказалось более устойчивым и для него не выявилось иного источника варьирования, кроме случайной изменчивости. Поэтому значения средней степени доминирования, полученные в разных экспериментах, можно усреднить.

Вначале рассмотрим продуктивность первого початка, которая оценивалась во всех экспериментах. Усредненное по всем экспериментам $\beta = 0,65 \pm 0,08$. Эта оценка ниже

Таблица 3.10. Этапы расчета средней степени доминирования для продуктивности первого початка по данным 2010-2016 гг.

Серия	rk-0	rk-0	rk-0	rk-100	rk-200	rk-200	MA-0	MA-0
Год	2011	2014	2016	2013	2015	2016	2010	2013
Число линий	23	20	31	44	29	36	27	31
Продуктивность первого початка, г/раст.								
F ₁	192,8	144,3	178,3	208,3	160,8	178,3	172,7	240,9
P ₁	105,6	109,5	110,8	130,8	61,7	110,8	98,9	120,2
P ₂	76,7	108,8	53,6	119,7	63,0	53,6	25,1	31,8
Дисперсия DIF								
общая	895,5	616,3	760,6	508,8	867,8	512,6	895,8	2804,1
случайная	64,3	103,7	124,7	123,2	107,0	125,6	101,4	205,1
генотипическая	831,1	512,6	635,9	469,6	760,7	387,1	794,3	2599,0
Дисперсия SUM								
общая	383,7	522,9	663,3	652,3	775,6	1094,8	555,1	1840,2
случайная	64,3	103,7	154,5	123,2	107,0	148,8	101,4	205,1
генотипическая	319,4	419,2	508,8	529,1	668,6	946,1	453,7	635,1
Линейные суммы								
Σd	99,3	85,4	92,7	82,5	99,9	92,7	109,0	165,8
Σda	18,9	14,2	28,3	4,9	-1,4	28,3	40,1	40,7
Вероятные суммы квадратов								
Оценка Σd ²	312,2	122,6	179,3	105,4	621,5	162,6	157,4	1168,9
Оценка Σa ²	317,2	431,7	492,0	558,2	930,4	1281,6	387,3	1633,8
Оценка средней степени доминирования								
смещенная (D*)	1,61	1,11	1,12	0,94	1,07	0,64	1,32	1,26
несмещенная (β)	0,99	0,53	0,60	0,43	0,82	0,36	0,64	0,85

Таблица 3.11. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа величины β²

Источник варьирования	df	Наблюдаемая дисперсия	Ожидаемая дисперсия	F
Признак	14	0,0405	0,0125	3,25***
Год	5	0,0097	0,005	1,94
Взаимодействие признак-год	66	0,0737	0,0747	0,99
Случайная изменчивость	28,67	0,0747		

Примечание 1. Здесь и в табл. 3.12 *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001

Примечание 2. Здесь и в таблице 3.12 $df_2 = n - 2$, где n – среднее число линий в эксперименте

единицы с высокой значимостью, что делает общий вывод нечувствительным к погрешностям нашей оценки среднего сцепления $\bar{\rho}$. Вывод о доминировании как об основной причине гетерозиса останется в силе и в том случае, если истинное $\bar{\rho}$ окажется втрое меньше рассчитанного нами значения 0,054.

Оценки β основаны на дисперсиях, для которых основной источник погрешности – объем выборки. Относительная ошибка дисперсии равна $\sqrt{2/(n-1)}$, в нашем случае n – число дигамплоидных линий в эксперименте. Поэтому отдельный эксперимент не имеет

Таблица 3.12. Изменчивость квадратичных параметров в 2010-2016 гг: сравнение наблюдаемой дисперсии σ_1^2 и случайной дисперсии σ_2^2 по F-критерию

Признак	df ₁	df ₂	Σd^2			Σa^2			β^2		
			σ_1^2	σ_2^2	F	σ_1^2	σ_2^2	F	σ_1^2	σ_2^2	F
Интервал от сева до цветения метелки, дн.			0,811	0,159	5,09**	12,76	2,08	6,12***	0,0035	0,0095	0,37
Интервал от сева до цветения початка, дн.	5	29,5	1,88	0,283	6,67***	21,95	4,56	4,81**	0,0190	0,0106	1,79
Разрыв цветения, дн.	5	29,5	0,029	0,008	3,69*	1,180	0,226	5,22**	0,0123	0,0091	1,36
Интервал цветение-созревание, дн.	4	31,6	12,27	3,030	4,05**	27,68	8,01	3,45*	0,0302	0,0301	1,00
Интервал от сева до созревания, дн.	4	31,6	18,62	3,14	5,93**	188,8	49,1	3,85*	0,0073	0,0081	0,91
Высота растения, см	5	29,5	561	1402	0,40	19740	4308	4,58**	0,0392	0,0939	0,42
Длина стебля, см	5	29,5	572	967	0,59	22379	4329	5,17**	0,0662	0,0865	0,77
Длина метелки, см	5	29,5	1,700	0,499	3,41*	19,14	3,07	6,23***	0,0524	0,0279	1,88
Диаметр стебля, мм	5	29,5	0,063	0,047	1,34	1,943	0,560	3,47*	0,0524	0,0369	1,42
Длина початка, мм	5	29,5	11952	3173	3,77**	9438	2794	3,38*	0,2312	0,2489	0,93
Диаметр початка, мм	5	29,5	0,962	0,996	0,97	55,77	9,21	6,06***	0,0133	0,0173	0,77
Число рядов зерен	5	29,5	0,339	0,038	8,84***	6,691	0,982	6,81***	0,0610	0,0594	1,03
Масса стержня початка, г	5	29,5	30,25	30,41	0,99	289,3	188,4	1,54	0,0093	0,0154	0,60
Продуктивность первого початка, г	5	29,5	57349	30842	1,86	135648	24365	5,57***	0,1146	0,2309	0,50
Общая продуктивность, г	3	28	38963	52252	0,75	74303	28919	2,57	0,1612	0,2894	0,56
Среднее					3,22			4,59			0,95

большого статистического веса, статистический вес имеет совокупный результат всех экспериментов. Общий результат базируется на испытании 165 линий, 75 из которых испытывались повторно. Итоговая относительная ошибка 1/8 как раз и соответствует ожидаемой для набора в 165 линий.

Еще один источник погрешности - точность оценки линейных сумм – не имеет такого значения, как число линий или погрешность в оценке среднего сцепления. Линейные суммы оцениваются довольно точно, потому что основываются на средних, а не на дисперсиях. Если сравнить линейные суммы в табл. 3.10 с продуктивностью контрольных форм (табл. А1-11), можно заметить, что Σd можно без большой ошибки приравнять к разности $F_1 - (P_1 + P_2)/2$: она почти совпадает с Σd , рассчитанной по методу наименьших квадратов. Значение Σda без наименьших квадратов вычисляется менее точно, оно может существенно расходиться с $(P_1 - P_2)/2$, или с $B_1 - B_2$, или со средним DIF . Но, с другой стороны, оно и не влияет серьезно на оценку β . В табл. 3.10 можно

видеть, что поправка на сцепление в основном сводится к уменьшению дисперсии DIF путем вычитания из нее $\bar{\rho}(\Sigma d)^2$, тогда как на дисперсию SUM поправка $\bar{\rho}(\Sigma \delta a)^2$ почти не влияет. Из этого следует, что в экспериментах СК-3 можно в крайнем случае добавить к тесткроссам только один контрольный генотип – например, F_1 , и оценить $\Sigma d = 2F_1 - SUM_{\text{сред}}$ и $\Sigma \delta a = DIF_{\text{сред}}$.

Оценка $\beta = 0,67$ указывает на неполное доминирование. Это означает, что F_1 не является самой продуктивной комбинацией, которую можно составить из двух родительских геномов. Можно превысить уровень F_1 , если гетерозиготные локусы заменить на гомозиготы по плюс-аллелям. Частичная замена гетерозиготных локусов на гомозиготы произошла в тесткроссах, поэтому оценки отклонения отдельных тесткроссов от продуктивности F_1 представляют значительный интерес. На рис. 3.3-3.6 изображена на одномерных диаграммах продуктивность первого початка у тесткроссов, там же размещены контрольные точки - F_1 и постоянный родитель (P_1 или P_2). Контрольные точки маркируют допустимый диапазон для сверхдоминантных взаимодействий. При сверхдоминантных взаимодействиях не только невозможен выход за контрольные точки, но и приближение к ним маловероятно. Это одинаково относится как к верхнему пределу, так и к нижнему. При доминантных взаимодействиях, напротив, возможно и приближение к контрольным точкам, и, в случае неполного доминирования, выход за их пределы. Вероятность последнего события невелика, но возможна, и такой факт был бы прямым подтверждением теории доминирования и имел бы больший вес, чем оценки по дисперсиям.

Как видно на рис. 3.3-3.6, эпизодические выходы за пределы контрольных границ имеют место (см. также табл. А1-11). Переходы за верхнюю границу (выше уровня F_1) наблюдались у 6 генотипов: $rk-29 \times Rf7$, $rk-101 \times Ky123$, $rk-138 \times Ky123$, $rk-210 \times Rf7$, $rk-221 \times Ky123$ и $DH39-00 \times MK01$. Еще у 5 генотипов наблюдались переходы за нижнюю границу: $rk-29 \times Ky123$, $rk-36 \times Rf7$, $rk-56 \times Rf7$, $rk-232 \times Rf7$ и $rk-235 \times Rf7$. Но только у трех генотипов выход за пределы повторился в разные годы. Гибрид $rk-29 \times Rf7$ превысил по продуктивности F_1 в 2011 и 2016 гг., гибрид той же линии с другим родителем - $rk-29 \times Ky123$ - опустился ниже уровня $Ky123$ в те же годы, и гибрид $rk-36 \times Rf7$ опустился ниже уровня $Rf7$ в 2014 и 2016 гг. Но отклонения от контрольных границ все же небольшие, в пределах ошибки, и поэтому, несмотря на повторяемость результатов, выводы о характере генетических взаимодействий будем обосновывать анализом дисперсий.

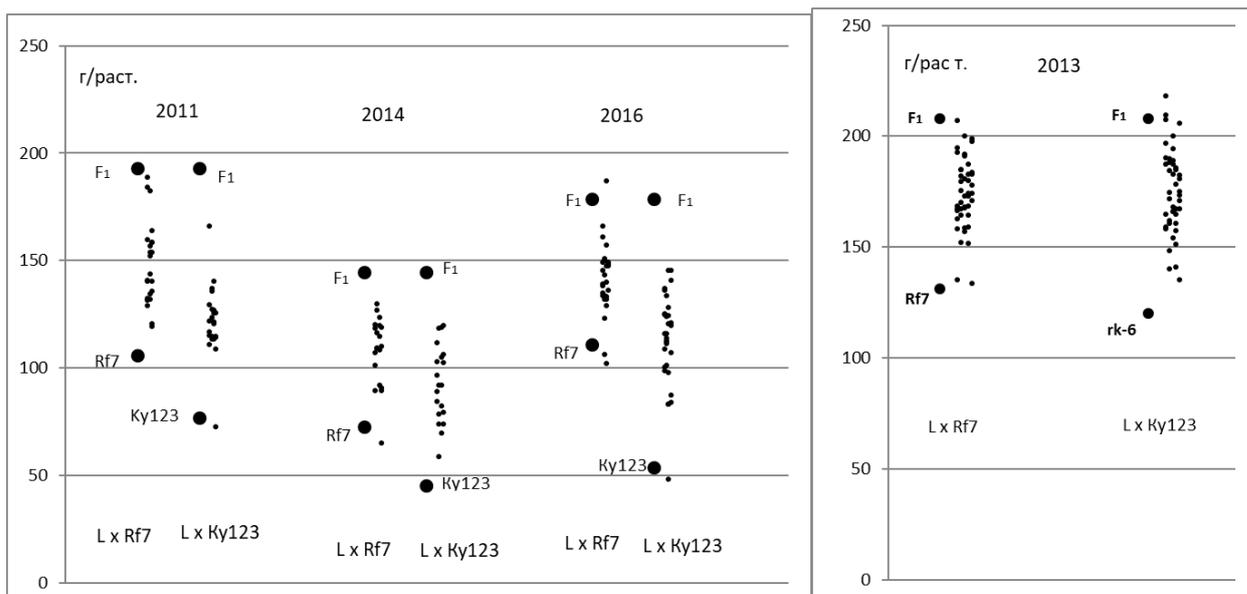


Рис. 3.3. Продуктивность первого початка в тесткроссах серии rk-0
Рис. 3.4. Продуктивность первого початка в тесткроссах серии rk-100

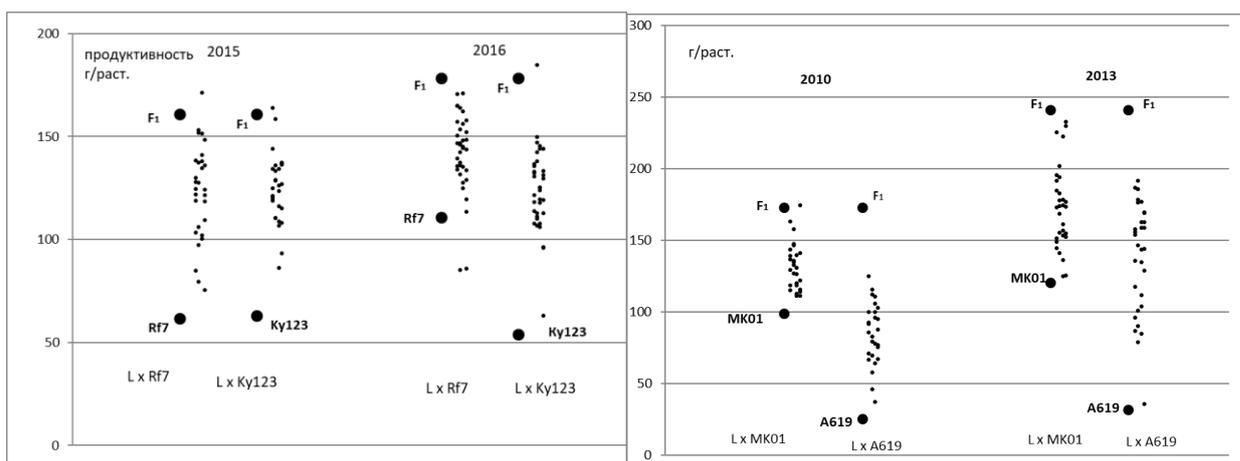


Рис. 3.5. Продуктивность первого початка в тесткроссах серии rk-200
Рис. 3.6. Продуктивность первого початка в тесткроссах серии MA-0

Обратим внимание на примечательное явление, когда в засушливом 2015 году заметно упала продуктивность F₁, Rf7 и гибридов дигаплоидных линий с Rf7, но у Ky123 и гибридов с ее участием продуктивность осталась примерно такой же (рис. 3.5). Это свидетельствует о наличии генов засухоустойчивости у линии Ky123, что, безусловно, заслуживает внимания при решении селекционных задач.

Продуктивность (как общая, так и первого початка) оказалась одним из наиболее доминантных признаков. Сравнимы с продуктивностью лишь длина початка и в комбинации MK01×A619 – срок цветения (доминирует раннее цветение). Обратим внимание и на повышенную по сравнению с большинством других признаков среднюю

степень доминирования для интервала цветение-созревание. Следовательно, основной компонент урожайности в данных гибридных комбинациях – длина початка, именно от генов, контролирующих длину початка, в решающей степени зависит гетерозис по продуктивности. Второй по важности компонент – длительность периода созревания початка, в течение которого початок набирает биомассу. Что касается высокой степени доминирования для срока цветения в комбинации МК01×А619, то это, вероятно, частная особенность данной гибридной комбинации. Остальные признаки уже явно уступают продуктивности по степени доминирования. Вероятно, у многих из них доминирование разнонаправленное, то есть может быть положительным и отрицательным. Это предположение подтверждается экспериментальным свидетельством отрицательного доминирования для числа рядов зерен, его проявили 12 QTL из 33 обнаруженных [103], то есть около одной трети. С учетом того, что выявленные QTL могут быть не единичными генами, а кластерами, реальная частота генов с отрицательным доминированием может быть выше, вплоть до 2/5.

Эксперименты по схеме СК-3 широко практикуются на кукурузе, но в большинстве случаев нет возможности проверить, к чему приводит поправка на сцепление. В соответствующих работах редко приводят данные по продуктивности контрольных форм, обычно сообщают только данные по тесткроссам. Были найдены только две работы, в которых приводятся данные по контрольным формам, что позволяет пересчитать оценки средней степени доминирования нашим способом.

В первой работе (Frascaroli *et al.* [49]) по схеме СК-3 испытывались 142 рекомбинантные инбредные линии, полученные из гибрида В73×Н99. Оценка среднего доминирования по Комстоку-Робинсону составила для продуктивности 1,18, после поправки на сцепление она уменьшилась до 0,65. В расчете мы приняли $\bar{\rho} = 0,0366$ - ожидаемое среднее сцепление для RIL (раздел 3.1).

Во второй работе (Larière *et al.* [92]) испытывали по схеме СК-3 рекомбинантные инбредные линии, полученные от скрещиваний между линиями Io, F2, F252: 145 линий от F2×Io, 113 линий от F2×F252 и 144 линии от F252×Io. Оценки для продуктивности D* составили у авторов 1,95, 1,31 и 1,57. После поправки они уменьшились до 0,64, 0,80 и 0,87.

Что касается других признаков, то для них характерна более низкая по сравнению с продуктивностью степень доминирования. Судя по опубликованным результатам, это общее явление и наш материал представляет в этом отношении типичный случай. В

работе Moll *et al.* [128], где впервые оценивалась степень доминирования с учетом сцепления, кроме продуктивности, регистрировались цветение метелок, высота растения, высота верхнего початка, число початков, длина початка, диаметр початка. У всех этих признаках средняя степень доминирования была ниже, чем у продуктивности и даже первичная оценка почти никогда не превышала единицу. Максимальное значение после инбридинга было у длины початка – 0,60 и 0,71 в разных гибридных комбинациях. В работе Larière *et al.* [92] оценивались цветение початков, высота растения и влажность зерна при уборке. Эти признаки намного уступают продуктивности по доминированию и соответствующие оценки меньше единицы и без пересчета. Наконец, у Frascaroli *et al.* [49] оценивались всхожесть, сухая биомасса 40-дневных растений, цветение метелок, разрыв цветения, высота растения, влажность зерна, число зерен с растения и масса 100 зерен. Ближе к продуктивности стоят только масса молодых растений и число зерен – степень доминирования 1,11 без пересчета против 1,18 у продуктивности. После пересчета степень доминирования составила у этих признаков 0,31 и 0,70, соответственно.

Сравнивая все эти данные, заключаем, что максимальная степень доминирования у кукурузы связана с продуктивностью, близкие к ней значения могут быть также у отдельных признаков початка. Отметим длину початка, которая по степени доминирования близка к продуктивности и регулярно превосходит по этому показателю диаметр початка. Отметим также число зерен, хотя наблюдение здесь было однократное [49]. То есть ответственные за гетерозис генетические факторы с высоким доминированием больше связаны с длиной початка, чем с его диаметром. У признаков размера растения степень доминирования существенно ниже, то же самое относится и к фенофазам, за исключением особого случая со сроком цветения в комбинации МК01×А619.

Подводя итоги, отметим, что применение разработанного нами метода учета сцепления привело к появлению новых шести оценок, подтверждающих для кукурузы теорию доминирования: это оценки для гибридов Rf7×Ky123 и МК01×А619 и 4 оценки, выполненные по литературным данным. Несмещенные оценки с равной вероятностью могут быть завышенными или заниженными, а вероятность того, что все 6 оценок оказались заниженными, равна 1/64. Следует включить в рассмотрение и многолетние эксперименты С. Moll and J. Robinson [128] и R. Gardner and H. Lonnquist [52, 108], в которых влияние сцепления учитывалось другим способом и которые показали преобладание доминантных взаимодействий у четырех гибридов. Тогда число оценок, подтверждающих для кукурузы теорию доминирования, доходит до 10. Так как эти 10

гибридов не охватывают всего генофонда кукурузы, результаты оставляют некоторое место для сверхдоминантных взаимодействий. Можно допустить, что гетерозис имеет преимущественно сверхдоминантную природу у отдельных гибридов, которых случайно не оказалось в числе 10 испытанных. Расчет биномиального распределения показывает, что если гибриды со сверхдоминантным гетерозисом встречаются с частотой 7%, то с вероятностью 0,5 ни один из них не попадет в исследуемую группу. При вероятности 0,05 пороговая частота равна 26%, при вероятности 0,01 – 37% и при вероятности 0,001 – 50%. Таким образом, вывод о преимущественно доминантной природе гетерозиса у кукурузы следует из приведенных результатов с вероятностью более 0,999. На преобладающую роль доминирования указывают и эксперименты G. Sprague and W. Russell (цит. по [31, 79]). В расчет вероятности они не включены, так как выполнены не на гибридах, а на синтетических популяциях, и потому неясно, с каким весом их надо учитывать.

Кроме того, на кукурузе было выполнено много биометрических экспериментов, в которых влияние сцепления не учитывалось. A. Hallauer *et al.* [62] провели усреднение 99 результатов, что дало оценки средней степени доминирования 0,78 и 0,97 при разных способах расчета. Даже максимальная оценка не согласуется с гипотезой о преобладании сверхдоминирования во всех случаях, она согласуется с гипотезой о преобладании сверхдоминирования в половине случаев.

Вопрос о количественном соотношении разных видов взаимодействий будет окончательно решен, когда будут изолированы диссекцией единичные гены, определяющие основную часть изменчивости продуктивности, и характер аллельных отношений будет проверен в контролируемых скрещиваниях на стандартном генетическом фоне. Но при всех успехах молекулярного анализа, таких результатов еще не получено, и практически единственным источником информации о средней степени доминирования остаются результаты биометрических экспериментов. По мнению ряда авторов, таких, как J. Crow [31], A. Hallauer *et al.* [62], S. Kaeppler [79], этих результатов вполне достаточно для того, чтобы считать вопрос о природе гетерозиса у кукурузы окончательно решенным. Они полагают, что основной вклад в эффект гетерозиса вносят доминантные и полудоминантные взаимодействия с возможным второстепенным участием сверхдоминантных, и не ожидают от дальнейших молекулярных исследований существенного пересмотра данного положения.

Проведенный здесь анализ дает дополнительное статистическое обоснование данной точки зрения, и является очередным весомым аргументом в пользу теории доминирования, которая на данный момент не является общепризнанной.

3.5. Анализ неаллельных взаимодействий

При анализе средней степени доминирования предполагалось, что неаллельные взаимодействия отсутствуют и выполняется аддитивно-доминантная модель. Оценим отклонения от аддитивно-доминантной модели и проверим, в какой мере неаллельные взаимодействия могли исказить результаты.

Существуют два способа тестирования неаллельных взаимодействий: по средним значениям в поколениях (*generation mean analysis*) и по дисперсиям [205]. Анализ по дисперсиям требует усложнения схемы СК-3 с включением в нее третьего ряда тесткроссов $DH \times F_1$, помимо $DH \times P_1$ и $DH \times P_2$ (*triple testcross analysis*) [62]. Мы это сочли нецелесообразным, потому что третий ряд тесткроссов можно было добавить лишь за счет сокращения числа испытываемых линий, а значит, за счет уменьшения точности оценки аддитивных и доминантных эффектов. К тому же неаллельные взаимодействия по дисперсиям оцениваются менее надежно, чем аддитивные и доминантные и для удовлетворительных оценок требуются очень большие выборки. Поэтому неаллельные эффекты оценивались по средним значениям. Этот метод точнее, чем оценка по дисперсиям, но он игнорирует взаимопогашаемые эффекты разного знака, так как оценивает не сумму квадратов эффектов, а линейную сумму, в которой разные слагаемые могут иметь знак плюс или минус. Но, с другой стороны, искажение оценок средней степени доминирования в условиях неаллельных взаимодействий зависит от того, насколько искажаются средние значения признаков в тесткроссах. Те неаллельные эффекты, которые в тесткроссах друг друга погашают, не влияют на средние значения признаков, а значит, не влияют на оценку степени доминирования.

Неаллельные взаимодействия протестированы по объединенному тесту Кавалли (раздел 2.3), для тестирования использовали контрольные формы с добавлением усредненных значений $DH \times P_1$ и $DH \times P_2$. Аналитические выражения контрольных средних через генетические параметры приведены в разделах 3.1 и 3.2. Рассчитанные доли неаллельных взаимодействий в общей генетической изменчивости признаков приведены в табл. 3.13, незначимые взаимодействия приравнены к нулю. Некоторые эксперименты, представленные в табл. 3.13, отсутствуют в табл. 3.8-3.9: это испытание комбинации $Rf7 \times Ky123$ в 2009-2010 гг. и испытание комбинации $MK01 \times A619$ в 2009 г. Эти опыты не были включены в анализ степени доминирования, потому что число испытанных дигаплоидных линий в них было меньше 20. В таблице 3.13, в отличие от таблиц 3.8-3.9,

Таблица 3.13. Доля неаллельных взаимодействий (%) в генетической изменчивости различных признаков кукурузы в 2009-2016 гг.

Признак	Rf7×Ky123							MK01×A619		
	2009	2010	2011	2013	2014	2015	2016	2009	2010	2013
Интервал от сева до цветения метелки				3,7*	6,7*		10,9**	4,6**	12,5***	
Интервал от сева до цветения початка				7,1*			14,3**		4,1***	3,4***
Разрыв цветения				1,6*			18,0*		14,3*	14,9***
Интервал цветение-созревание				6,8***	-	1,4*	8,2*		1,2*	1,9**
Интервал от сева до созревания				58,0***	-	10,7*	29,3***			18,0***
Высота растения			1,4**				4,6***		1,2**	3,4***
Длина стебля			2,0**				4,9***		1,8***	4,4***
Длина метелки				1,1*			1,4**	1,0***	1,7*	2,0**
Диаметр стебля		1,6**								
Длина початка	7,4*		0,8*	2,1***		1,8*	3,7**			0,8*
Диаметр початка				4,9***	5,1***				9,4***	9,7***
Число рядов зерен			1,1**	2,0***	3,7***	3,2***			14,6***	18,4*
Масса стержня початка	8,4**						8,9***		1,8*	
Продуктивность первого початка				0,8*		1,7*			0,8**	0,3*
Общая продуктивность	-	-	-	-		1,1*		-	-	-

Примечание 1. Неаллельные взаимодействия значимы при $P < 0,05^*$, $P < 0,01^{**}$, $P < 0,001^{***}$

Примечание 2. Пустая клетка – ноль, прочерк – нет данных

не указаны серии дигиплоидных линий, так как контрольные генотипы одинаковы для всех серий одной гибридной комбинации.

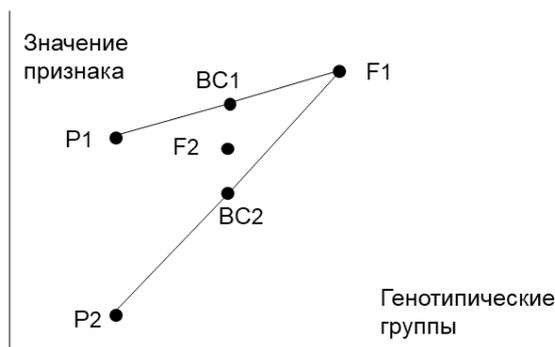
В таблице 3.13 насчитывается 60 значимых эффектов из 141 возможного. Почти все они реальны, так как случайная вариация может отвечать только за 7-8 из них. Во многих случаях заметно несогласие величины эффекта с уровнем значимости, что объясняется различной точностью исходных данных. Неаллельные эффекты крайне нерегулярны и плохо воспроизводятся по годам и, таким образом, слабее, чем взаимодействие генотип-год. Заметно также, что разные признаки склонны проявлять неаллельные взаимодействия в разной степени. Очень слабы неаллельные взаимодействия у продуктивности. Чаще всего они незначимы, а если значимы, то с долей влияния не выше 2%. У других признаков початка неаллельные взаимодействия встречаются чаще – примерно в половине случаев, а доля влияния может достигать до 18%. У признаков размера растения неаллельные взаимодействия проявляются слабо, хотя и несколько сильнее, чем для продуктивности: они значимы в 1/3 случаев, а доля влияния не превышает 5%.

Максимальные неаллельные эффекты связаны с фенофазами, но эти эффекты очень неустойчивы и сильно зависят от условий года.

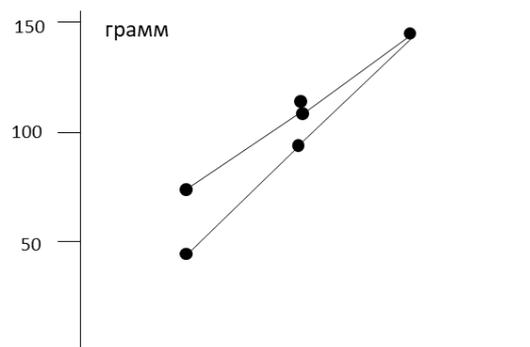
Сравнение с литературными данными показало, что в нашем случае неаллельные взаимодействия проявляются типичным для кукурузы образом. Для продуктивности кукурузы неаллельные взаимодействия наблюдались редко, чаще они наблюдались для других признаков. Если, кроме значимости, рассчитывалась и доля влияния неаллельных взаимодействий, то составляла она обычно несколько процентов – примерно, как и в наших опытах [50]. Характерна для кукурузы и неустойчивость неаллельных взаимодействий, нерегулярность проявления по годам и повторностям [62]. Отметим большую работу J. Martin and A. Hallauer, где исследовались 84 гибрида [117]. Только у 6-ти гибридов обнаружены значимые неаллельные эффекты для продуктивности, зато в половине случаев они обнаружены для диаметра початка и числа рядов зерен. В другой работе у 10 признаков рассчитывалась доля влияния неаллельных взаимодействий. Только у числа рядов зерен она достигла 7%, а у остальных признаков, включая продуктивность, была меньше 2% [62]. Не обнаружили неаллельных эффектов для продуктивности L. Hinze and K. Lamkey на выборке из 10 гибридов [65]. Подробный обзор истории изучения неаллельных взаимодействий у кукурузы представлен у A. Hallauer *et al.* [62].

В нашем случае важно знать, как неаллельные взаимодействия могут повлиять на оценки степени доминирования. Можно сравнить оценки, полученные в разные годы: когда неаллельные эффекты незначимы или слабы, и когда они были существенны (отмечены в табл. 3.9). Сравнение не выявило регулярных различий. Если исключить из рассмотрения значения, сопровождающиеся неаллельными взаимодействиями, то общие выводы раздела 3.4 останутся в силе.

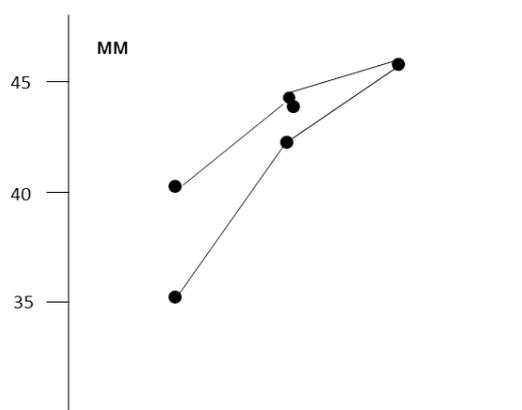
Для наглядности неаллельные взаимодействия можно представить графически. Если ограничиваться поколениями P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_1 и BC_2 , то аддитивно-доминантная модель требует выполнения следующих равенств: 1) F_2 лежит посередине между F_1 и среднеродительским $(P_1 + P_2)/2$; 2) F_2 лежит посередине между BC_1 и BC_2 ; 3) $2(BC_1 - BC_2) = P_1 - P_2$, то есть разность между беккроссами вдвое меньше разности между родителями. Эти условия показаны на диаграмме 3.7(a). По вертикальной оси отложены значения признака, по горизонтальной оси группируются поколения по возрастанию гетерозиготности. При выполнении равенств 1)-3) точки P_1 , BC_1 и F_1 должны лежать на одной прямой, так же, как и точки P_2 , BC_2 и F_1 , а точка F_2 должна располагаться посередине между BC_1 и BC_2 . Отклонения от аддитивно-доминантной модели, вызванные неаллельными взаимодействиями, на таких диаграммах хорошо заметны. Для примера, на



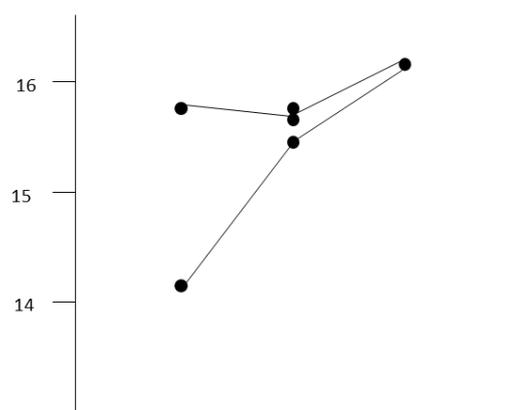
а) Теоретический случай аддитивно-доминантной модели



б) Продуктивность первого початка, Rf7 x Ку123 (2014)
Неаллельные эффекты незначимы



в) Диаметр початка, Rf7 x Ку123 (2014)
Неаллельные эффекты 5,1%



г) Число рядов зерен, МК01 x А619 (2013)
Неаллельные эффекты 18,4%

Рис. 3.7. Графическая проверка адекватности аддитивно-доминантной модели

диаграммах 3.7 (б,в,г) показаны три контрастных случая: незначимые неаллельные взаимодействия, слабые (5%) и сильные (18%).

Перейдем к аналитическому представлению неаллельных взаимодействий, когда в дополнение к параметрам аддитивно-доминантной модели m , $\Sigma\delta a = [a]$ и $\Sigma d = [d]$, вычисляются параметры неаллельных взаимодействий. Если ограничиться двугенными взаимодействиями, то это будут $[i] = \Sigma\delta_1\delta_2i_{12}$, $[j] = \Sigma(\delta_1i_{12} + \delta_2i_{21})$, $[l] = \Sigma l$, (см. раздел 1.1). Решения для шести параметров и шести стандартных поколений представлены в табл. 3.14.

Взаимодействия более высоких порядков в нашем случае анализу не поддаются. Уже трехгенные взаимодействия требуют новых восьми параметров, и, следовательно, дополнительных поколений для решения системы, не говоря уже о том, что точность при каждом повышении порядка снижается. Можно предположить, что из неаллельных взаимодействий самые сильные - двугенные, а чем выше порядок, тем ниже его значение. Для каждого отдельного эксперимента анализ двугенных взаимодействий дает ненадежные и невоспроизводимые результаты. Средние могут входить в расчетные

Таблица 3.14. Связь средних значений с параметрами двугенных взаимодействий

Разложение средних значений	Вычисление параметров
$F_1 = m + [d] + [l]$	$m = \frac{1}{2}P_1 + \frac{1}{2}P_2 + 4F_2 - 2BC_1 - 2BC_2$
$F_2 = m + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{4}[l]$	$[a] = \frac{1}{2}P_1 - \frac{1}{2}P_2$
$BC_1 = m + \frac{1}{2}[a] + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{4}[i] + \frac{1}{4}[j] + \frac{1}{4}[l]$	$[d] = 6BC_1 + 6BC_2 - 8F_2 - F_1 - \frac{3}{2}P_1 - \frac{3}{2}P_2$
$BC_2 = m - \frac{1}{2}[a] + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{4}[i] - \frac{1}{4}[j] + \frac{1}{4}[l]$	$[i] = 2BC_1 + 2BC_2 - 4F_2$
$P_1 = m + [a] + [i]$	$[j] = 2BC_1 - P_1 - 2BC_2 + P_2$
$P_2 = m - [a] + [i]$	$[l] = P_1 + P_2 + 2F_1 + 4F_2 - 4BC_1 - 4BC_2$

Примечание. $[a] = \Sigma\delta a$, $[d] = \Sigma d$, $[i] = \Sigma\delta_1\delta_2i_{12}$, $[j] = \Sigma(\delta_1i_{12} + \delta_2i_{21})$, $[l] = \Sigma l$.

формулы с большими коэффициентами, вплоть до 8 (табл. 3.14), что делает результат очень чувствительным к ошибкам. Если ошибки для всех поколений примем одинаковыми и равными единице, то ошибка для Σd будет равна 12, для $\Sigma l - 7$, для Σi и $m - 5$, для $\Sigma j - 3$, и только для $\Sigma\delta a - 0,7$, потому что $\Sigma\delta a$ рассчитывается так же, как в аддитивно-доминантной модели – как полуразность родителей.

Для повышения точности расчетная процедура была модифицирована. С наименьшей точностью рассчитываются средние гетерогенных семей F_2 , BC_1 и BC_2 , поэтому вместо них были включены в анализ средние по дигаплоидам первого цикла $L = m$ и средние по тесткроссам $TC_1 = L \times P_1$ и $TC_2 = L \times P_2$. По формулам табл. 3.14 вычислялись $[a]$ и $[j]$, остальные параметры вычислялись как

$$[i] = \frac{1}{2}P_1 + \frac{1}{2}P_2 - L;$$

$$[l] = 2F_1 + P_1 + P_2 - 2TC_1 - 2TC_2 - [i];$$

$$m = \frac{1}{2}P_1 + \frac{1}{2}P_2 - [i];$$

$$[d] = F_1 - m - [l].$$

Параметр m не приравнивался напрямую к L , так как дигаплоидные линии выращивались в отдельном блоке, отдельно от ТС и F_1 . Суммы квадратов коэффициентов в новых формулах значительно снизились, у наименее точно определяемого параметра $[d]$ – со 141,5 до 18,5, что соответствует примерно трехкратному уменьшению ошибки. Тем не менее точность оценок в отдельных экспериментах осталась неудовлетворительной, поэтому значения, полученные в разных экспериментах, были усреднены. В гибридной комбинации Rf7×Ку123 среднее $[i]$ вычислено по данным 2010,

2011, 2014 и 2017 гг., остальные параметры – по данным 2009, 2010, 2011, 2014 и 2016 гг. Не вычислялись параметры для продуктивности второго початка и общей продуктивности, так как эти признаки измерялись только в 2014 и 2016 гг. В другой комбинации, МК01×А619, экспериментов проводилось меньше (2009, 2010, 2013) и их оказалось недостаточно для вычисления параметров двугенного взаимодействия с приемлимой точностью. Поэтому в табл. 3.15 приводим результаты только по Rf7×Ку123.

Параметры двугенных взаимодействий почти всегда меньше суммы доминантных эффектов Σd , что указывает на второстепенное значение неаллельных взаимодействий в эффекте гетерозиса. Из неаллельных взаимодействий самые сильные – гомозиготные, так как $[i]$ в большинстве случаев превышает $[j]$ и $[l]$.

Различают комплементарный тип неаллельных взаимодействий, когда эффект суммы генов меньше суммы отдельных эффектов, и дубликатный, когда эффект суммы больше суммы эффектов (знак эффекта отсчитывается от рецессивного аллеля к доминантному). Совпадение знаков $[d]$ и $[l]$ указывает на преобладание комплементарных взаимодействий, несовпадение – на преобладание дубликатных. В нашем случае, однако, $[l]$ редко отличается значимо от нуля, поэтому приходится принимать во внимание значения $[i]$ и $[j]$. Знаки этих параметров зависят от распределения плюс-аллелей, которое может быть ассоциированным (оба плюс-аллеля у одного родителя) или дисперсным (плюс-аллели у разных родителей). Тип взаимодействия определяется в этом случае менее надежно, но наиболее вероятные случаи следующие:

- комплементарный тип, ассоциированные гены: $[d]$, $[i]$ одного знака, $[a]$, $[j]$ одного знака;
- комплементарный тип, дисперсные гены: $[d]$, $[i]$ разного знака, $[j]$ близок к нулю;
- дубликатный тип, ассоциированные гены: $[d]$, $[i]$ разного знака, $[a]$, $[j]$ разного знака;
- дубликатный тип, дисперсные гены: $[d]$, $[i]$ одного знака, $[j]$ близок к нулю.

На основании этих правил определялся преобладающий тип неаллельных взаимодействий для разных признаков, причем учитывалась также и значимость параметров (табл. 3.15). Установлено преобладание комплементарных взаимодействий для числа рядов зерен, продуктивности первого початка и преобладание дубликатных взаимодействий для озерненности початка. Довольно вероятно преобладание комплементарных взаимодействий для интервала цветение-созревание, длины початка, массы стержня початка и преобладание дубликатных взаимодействий для интервала "сев-цветение початка" и диаметра стебля. У остальных признаков неаллельные взаимодействия незначимы или преобладающий тип невозможно установить.

Таблица 3.15. Оценка параметров двугенных взаимодействий в гибридной комбинации Rf7×Ky123 по данным 2009-2017 гг.

Признак	<i>m</i>	[<i>a</i>]	[<i>d</i>]	[<i>i</i>]	[<i>j</i>]	[<i>l</i>]	Преобладающий тип взаимодействий
Интервал от сева до цветения метелки, дн.	73,0±1,6***	-0,1±0,4	-5,1±0,6**	-0,9±0,3*	-0,7±0,5	0,8±0,7	?
Интервал от сева до цветения початка, дн.	76,1±1,6***	0,6±0,4	-6,0±0,8**	-1,1±0,3*	-0,7±0,4	1,0±1,0	дубликатный (?)
Разрыв цветения, дн.	3,1±0,5**	0,7±0,2*	-0,8±0,3	-0,2±0,2	-0,1±0,2	0,1±0,5	незначимы
Интервал цветение-созревание, дн.	36,8±0,9***	-1,2±0,7	5,3±3,3	2,0±0,1***	0,1±0,8	0,5±2,0	комплементарный
Интервал от сева до созревания, дн.	112,2±1,3***	-0,8±0,5	-0,2±3,8	-3,0±0,4**	-0,4±1,0	1,0±3,1	?
Высота растения, см	177,8±6,2***	6,2±2,2*	50,4±7,3**	3,3±0,7**	3,7±2,4	-4,1±5,9	?
Длина стебля, см	150,7±6,3***	3,0±2,1	39,3±6,9**	1,4±0,5	1,3±2,4	-2,2±5,7	незначимы
Длина метелки, см	27,0±0,6***	3,2±0,1***	11,0±0,6***	2,0±0,2***	2,4±0,5**	-2,0±0,6*	?
Диаметр стебля, мм	18,6±0,8***	2,3±0,2***	2,9±0,6**	1,0±0,2*	-0,2±0,3	0,4±0,3	дубликатный (?)
Длина початка, мм	90,8±0,4***	-0,4±0,5	16,5±1,7***	6,9±1,9*	0±0,6	-7,6±1,5**	дубликатный
Диаметр початка, мм	118,2±4,6***	6,9±2,9	64,2±9,9**	15,4±2,7**	4,0±7,7	1,4±10,2	комплементарный (?)
Число рядов зерен	38,6±0,6***	1,9±0,3**	9,3±0,9***	0,5±0,5	0,5±0,5	-1,1±0,8	незначимы
Масса стержня початка, г	15,6±0,2***	3,7±0,2***	1,8±0,7	0,5±0,1*	1,6±0,4*	-0,6±0,6	комплементарный
Продуктивность первого початка, г	15,0±1,0***	1,4±0,5*	15,1±4,0*	1,2±0,5	2,9±1,3	4,4±3,7	комплементарный (?)
Общая продуктивность, г	54,2±6,6**	13,8±4,1*	108,7±4,3***	17,2±3,3**	12,0±4,3*	0,8±4,5	комплементарный

Примечание 1. Размерности как в табл. 3.12.

Примечание 2. Значимость отличия от нуля *P<0,05, **P<0,01, P<0,001.

Из результатов следует, что неаллельные взаимодействия должны сильнее проявляться в дигапloidных линиях, чем в тесткроссах. В дигапloidных линиях неаллельная компонента изменчивости складывается из самых сильных взаимодействий – гомозигот-гомозиготных, тогда как в тесткроссах частота таких взаимодействий вчетверо ниже. В дисперсиях *SUM* и *DIF* может присутствовать неаллельная компонента, из-за чего соотношение между доминантными и аддитивными эффектами может быть оценено со смещением. Однако неаллельные взаимодействия в нашем случае недостаточно сильны, чтобы обеспечить такое смещение, при котором среднее сверхдоминирование могло быть

ошибочно принято за среднее доминирование. Чтобы гетерозиготы имели в среднем преимущество над максимальными гомозиготами, необходимо условие $\frac{[l]-[i]}{[d]} > \frac{1-\beta}{\beta}$, которое не выполняется ни для одного признака. Для продуктивности первого початка выполнено численное моделирование, показавшее, что в комбинации Rf7×Ку123 среднегодовая оценка $\beta = 0,62$ может быть занижена максимум на 0,1 и несмещенное значение β не может превышать 0,72, что оставляет в силе вывод о преобладании в эффекте гетерозиса доминантных взаимодействий.

3.6. Экспериментальная оценка числа действующих факторов

Для оценки числа локусов выбраны признаки, у которых усредненная по годам средняя степень доминирования превышает 0,7. Это общая продуктивность, продуктивность первого початка, длина початка, а в комбинации МК01×А619 также и срок цветения метелок и початков (табл. 3.16). При числе эффективных факторов от 8 и выше оценки числа локусов становятся довольно грубыми и указывают не столько на величину, сколько на ее порядок. В целом можно сказать, что продуктивность и длина початка у исследованных гибридов контролируется десятками локусов, а срок цветения в комбинации МК01×А619 находится, вероятно, под олигогенным контролем. Что касается отдельного учета локусов по родителям, то плюс-аллели делятся между родителями в среднем поровну, то есть вклад родителей в гетерозисный эффект примерно одинаков. Практический вывод отсюда следующий: при селекции кукурузы на продуктивность следует ориентироваться на то, что гетерозис контролируют в основном 30-70 локусов.

В геноме кукурузы насчитывается, по разным оценкам, 30-40 тысяч локусов [151, 107], но в гибридах большая часть их находится в гомозиготном состоянии и за гетерозис отвечать не может. По данным N. Springer and R. Stupar [159], модельный гибрид Мо17×В73 на 90% гомозиготный, то есть у родительских линий 90% генов общие, а различаться они могут не более чем по 3000-4000 локусов. Не каждое различие между аллелями существенное, бывают различия нейтральные. Для того же гибрида Мо17×В73 было определено число локусов, в которых генная экспрессия повышена по сравнению с одним из родителей и которые могут потенциально отвечать за гетерозис [134]. Таких локусов оказалось 350-750. Часть из них может влиять не на продуктивность, а на другие характеристики растения. Те локусы, которые влияют на продуктивность, не равны по количественному эффекту. У многих из них количественный эффект может быть

Таблица 3.16. Оценки числа локусов и эффективных факторов, контролирующих признак по данным 2010-2016 гг.

Признак	Генотип и год	Число эффективных факторов ef_d	Вероятное число основных локусов		
			$\langle n_d \rangle$	$\langle n_1 \rangle$	$\langle n_2 \rangle$
Общая продуктивность	Rf7xKy123, 2014	11,9	32	15	13
	Rf7xKy123, 2016	10,8	25	9	9
Продуктивность первого початка	Rf7xKy123, 2011	11,9	32	21	7
	Rf7xKy123, 2014	14,2	60	22	28
	Rf7xKy123, 2016	13,5	48	15	19
	MK01xA619, 2010	15,0	75	21	20
	MK01xA619, 2013	10,6	24	10	9
Длина початка	Rf7xKy123, 2011	8,1	14	7	4
	Rf7xKy123, 2014	13,0	42	24	15
	Rf7xKy123, 2016	16,4	144	29	164
	MK01xA619, 2010	8,7	16	7	5
	MK01xA619, 2013	9,4	18	9	7
Интервал от сева до цветения метелки	MK01xA619, 2010	5,7	8	4	3
	MK01xA619, 2013	5,1	7	5	2
Интервал от сева до цветения початка	MK01xA619, 2010	6,5	10	4	6
	MK01xA619, 2013	8,5	15	11	4

небольшим. Так что наша оценка в несколько десятков локусов, отвечающих за основную часть гетерозисного эффекта, выглядит реалистичной и согласуется с оценками других авторов.

По оценке G. Sprague (цит. по [58]), за гетерозис у кукурузы может отвечать примерно 37 генов. J. Wallace *et al.*, основываясь на характере распределения эффектов QTL, предполагают, что в типичном случае количественный признак контролируется несколькими десятками генов [170]. Такие оценки построены на экстраполяциях, когда по первым сильнейшим эффектам оценивают закон их убывания.

От закона убывания эффектов зависит, чему равна та доля, за которую отвечают $\langle n \rangle$ сильнейших локусов и которая у нас названа основной частью. Самое универсальное выражение для сходящейся убывающей последовательности – гамма-распределение. Это произведение экспоненциальной функции и степенной, в общем случае оно имеет вид $\gamma(x) = \frac{1}{\beta \Gamma(\alpha)} \cdot \left(\frac{x}{\beta}\right)^{\alpha-1} e^{-\frac{x}{\beta}}$. Параметр α отвечает за форму распределения, а параметр β за масштаб. Доля эффектов, которая приходится на первые $\langle n \rangle$ локусов, зависит от α . При реалистичных значениях α от 0,5 до 1,5 на $\langle n \rangle$ крупнейших эффектов приходится 67% - 90% общей суммы. Если же суммировать не сами эффекты, а их квадраты, то они

сходятся еще быстрее: на первые $\langle n \rangle$ эффектов приходится 98-99 % всей суммы квадратов. О квадратах упоминаем, потому что в исследованиях QTL эффекты локусов часто выражаются не в виде прибавки к значению признака, а в виде доли в общей дисперсии. А эта оценка по своей природе – квадратичная, а не линейная.

Установить закон убывания по данным QTL можно только предварительно, потому что анализ QTL дает завышенные оценки эффектов. Во-первых, во многих случаях, если не во всех, обнаруженные QTL представляют собой не отдельные локусы, а кластеры [51]. Во-вторых, в наблюдаемой величине эффекта любого QTL присутствует шумовая компонента, обязанная своим происхождением находящимся на той же хромосоме локусам со слабым действием. Эти слабые локусы сами по себе не регистрируются, потому что их эффекты не превышают порога значимости, но они усиливают эффект зарегистрированных QTL. Величина усиления зависит от расстояния и равна, по нашим расчетам, ρa для аддитивных эффектов и $\rho^2 d$ для доминантных. Один слабый локус дает, таким образом, небольшую прибавку, но при суммировании многих эффектов прибавка может стать существенной.

Тем не менее, попробуем установить предварительный закон убывания эффектов зарегистрированных QTL. В нашем распоряжении есть две работы, где приводятся линейные значения доминантных эффектов QTL продуктивности кукурузы и данные по контрольным генотипам, позволяющие оценить сумму Σd . Это уже упомянутые работы Frascaroli *et al.* [49] и Larière *et al.* [92], в последней работе исследовались три гибридные комбинации. Привлечем также работу Garcia *et al.* [51], где пересчитаны данные Stuber *et al.* [160]. Контрольные генотипы в этом эксперименте не тестировались, но авторы приблизительно оценили Σd . Из различных признаков, которые оценивались в этих экспериментах, выберем только продуктивность (табл. 3.17). Эффекты приводим в относительной форме: каждый эффект d_i делим на Σd и получаем его относительный вклад в общий гетерозисный эффект Σd .

Результаты объединенных экспериментов оказались довольно сходными. Самый сильнодействующий QTL отвечает за 10-12% гетерозисного эффекта, а первый десяток локусов отвечает за 60-80%. В разных экспериментах эти локусы, разумеется, не совпадают, но нам надо установить только закономерность убывания. Эти эксперименты оптимально усредняются кривой с параметрами $\alpha = 1$ и $\beta = 9$, в результате получается экспоненциальное распределение $\gamma(x) = \frac{1}{9} e^{-\frac{x}{9}}$ (рис. 3.8). Найденной эмпирической закономерности соответствует следующий порядок убывания: первый десяток локусов

Таблица 3.17. Крупнейшие доминантные эффекты QTL продуктивности кукурузы: вклад в общую сумму (%) в порядке убывания

Номер QTL, п/п	Frascaroli et al., 2007	Garcia et al., 2008	Larierpe et al, 2012 (1)	Larierpe et al, 2012 (2)	Larierpe et al, 2012 (3)	Усредненная функция
1	11,5 ***	11,0 ***	11,8 ***	10,4 ***	9,7 ***	10,5
2	10,9 ***	9,3 ***	9,6 ***	8,8 ***	8,0 ***	9,4
3	8,1 ***	8,0 ***	9,2 ***	8,8 ***	7,6 ***	8,4
4	7,2 ***	6,6 ***	8,8 ***	8,6 ***	6,6 ***	7,5
5	6,2 **	5,8 ***	8,4 ***	7,0 ***	5,6 ***	6,7
6	5,9 ***	5,8 ***	7,8 ***	5,4 ***	5,5 **	6,0
7	5,4 **	5,4 ***	6,4 ***	5,2 ***	5,2 ***	5,4
8	5,0 *	5,4 ***	6,0 ***	4,6 ***	4,5 ***	4,8
9	4,9 *	5,3 ***	5,6 ***	3,8 **	4,2 ***	4,3
10	4,3 *	5,1 **	5,2 **	3,0 ***	2,8 ***	3,9
11	3,4	4,8 ***				3,5
Сумма	72,8	72,4	78,7	65,7	59,7	70,5

Примечание. Значимость эффектов: P<0,1*, P<0,01**, P<0,001***

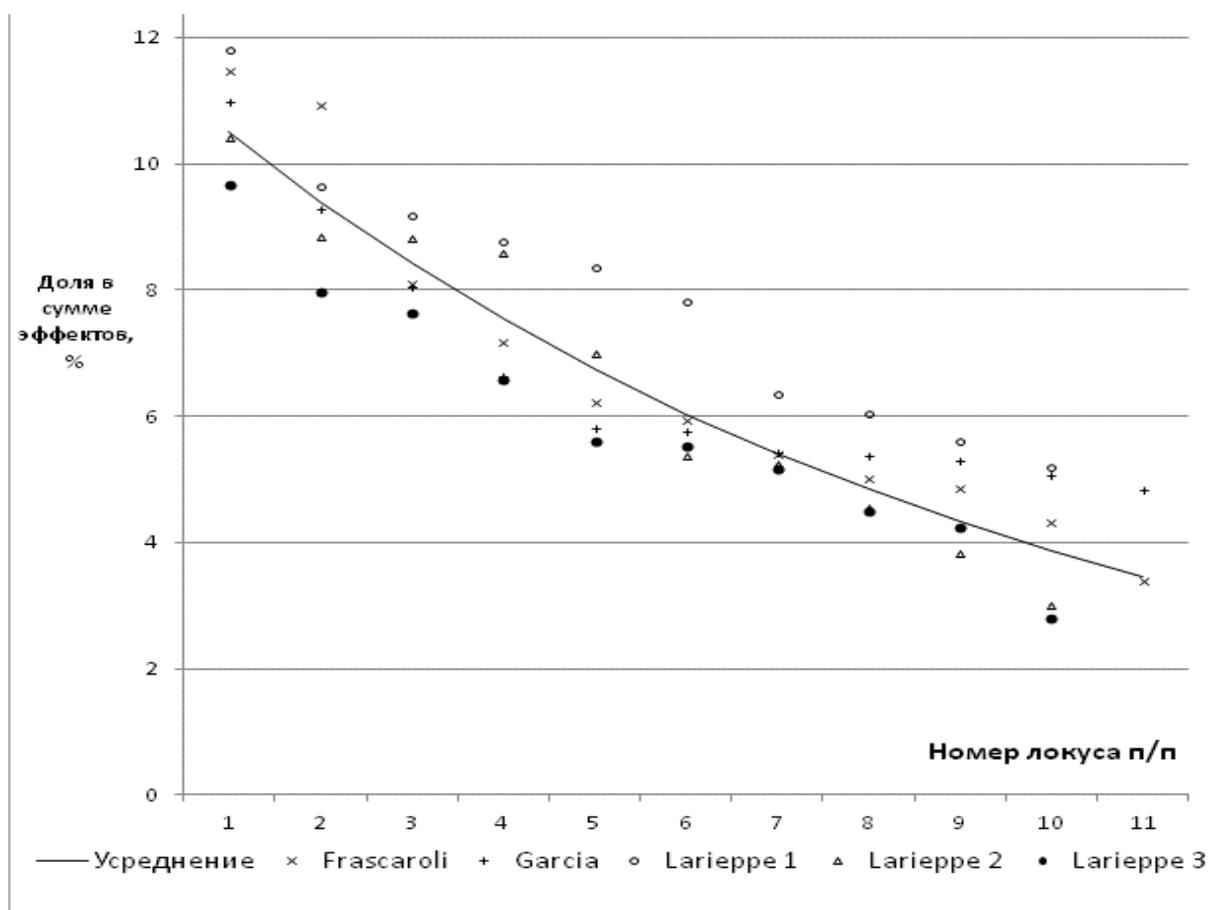


Рис. 3.8. Доминантные эффекты QTL продуктивности кукурузы в порядке убывания

обеспечивает 67% общей суммы, второй десяток – 22%, третий десяток – 7%, и далее каждый следующий десяток дает вклад втрое меньше, чем предыдущий. Эта закономерность, разумеется, не может предсказывать эффект каждого отдельного локуса, так как эффект отдельного локуса – величина случайная. Но она может с определенной точностью оценивать суммарный эффект размерных классов. Число основных локусов при таком распределении $\langle n \rangle = 18$, на них приходится 86% суммарного эффекта. Это явно меньше нашей оценки 30-70, что можно объяснить искажениями в величине эффектов QTL, о которых говорилось выше. Но зато константа 86% - сумма $\langle n \rangle$ основных локусов – не зависит от этих искажений, а зависит только от формы кривой. Если убывающая зависимость и в самом деле экспоненциальная (случай $\alpha = 1$), то на $\langle n \rangle$ основных локусов всегда должно приходиться примерно 86% всей суммы независимо от значения $\langle n \rangle$.

3.7. Выводы к главе 3

1. Для аддитивно-доминантной модели решена задача по расчету генетических оценок при ожидаемом среднем сцеплении, соответствующем случайному расположению действующих локусов на хромосомах. Модифицированы оценки Комстока-Робинсона для суммы квадратов доминантных эффектов, суммы квадратов аддитивных эффектов и средней степени доминирования. Модифицирована оценка Райта для числа локусов, контролирующих изменчивость по количественному признаку и расширена область ее применения.

2. Применение несмещенных оценок к анализу экспериментальных данных показало, что гетерозис у кукурузы имеет доминантную природу. У генов, контролирующих продуктивность, средняя степень доминирования одна из самых высоких и может приближаться к единице, хотя типичное значение составляет 0,7. У других признаков средняя степень доминирования обычно ниже.

3. В изученных гибридах гетерозис по продуктивности обеспечивается несколькими десятками локусов: порядка 30-70 локусов обеспечивают 80-90% общего гетерозисного эффекта.

4. Неаллельные взаимодействия не оказывают существенного влияния на оценки степени доминирования. Их доля в продуктивности гибридов незначительна. У других признаков неаллельные взаимодействия могут быть заметными, но они неустойчивы и сравнимы по величине с взаимодействием генотип-год.

4. ОЦЕНКА ЛИНЕЙНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И СРЕДНЕГО СЦЕПЛЕНИЯ У КУКУРУЗЫ

4.1. Сопоставление линейных и квадратичных генетических оценок

Оценки средней степени доминирования, вычисленные по дисперсиям - это оценки среднеквадратичные, не зависящие от знака эффектов. Одной и той же оценке может соответствовать и всеобщее положительное доминирование во всех локусах, и всеобщее отрицательное, и разнонаправленное. Это не имеет значения, когда решается вопрос о выборе между доминированием и сверхдоминированием, но может иметь значение для других задач – для оценки числа действующих факторов и для оценки сцепления. В этих случаях важно знать, в какой мере доминантные эффекты можно считать однонаправленными.

Сумма всех доминантных эффектов, и положительных, и отрицательных, равна разности между значением признака в F_1 и средним родительским, то есть гетерозисному эффекту. Отрицательные эффекты снижают общую сумму, поэтому естественно ожидать, что для признаков с мощным гетерозисом более вероятно однонаправленное доминирование. Например, в случае продуктивности кукурузы, которая у гибридов обычно вдвое или больше превышает среднеродительское значение, представляется очень сомнительным, чтоб отрицательные доминантные эффекты имели сколько-нибудь существенный вес по сравнению с положительными. Если выстроить признаки в ряд по проявлению гетерозиса, то естественно ожидать, что чем менее выражен гетерозис, тем большее значение имеет отрицательное доминирование. Для количественной характеристики направления доминирования введем величину $k = \Sigma d / \Sigma |d| = (\Sigma d^+ - \Sigma d^-) / \Sigma |d|$: отношение суммы эффектов к сумме их абсолютных величин, знаками Σd^+ и Σd^- обозначены сумма положительных эффектов и сумма отрицательных. При строго однонаправленном доминировании (все эффекты положительны) $k = 1$. При максимально разнонаправленном доминировании положительные и отрицательные эффекты уравниваются и $k = 0$. Данная величина аналогична степени ассоциации у К. Мазера и Дж. Джинкса [205]. Они применяют ее к аддитивным эффектам и называют степенью ассоциации, так как она отражает, в какой степени благоприятные аллели ассоциированы с одним из родителей. Но применять такое название к доминантным эффектам некорректно, потому что доминантные эффекты не

ассоциируются ни с каким родителем. В этом случае можно употреблять название «коэффициент однонаправленности».

Сама по себе сумма эффектов, как бы велика она ни была, не дает информации о степени однонаправленности. Но ее можно сопоставить с суммой квадратов. Разделив квадрат суммы на сумму квадратов, получим:

$$\frac{(\Sigma d)^2}{\Sigma d^2} = \frac{k^2(\Sigma |d|)^2}{\Sigma d^2} = k^2 \langle n_d \rangle. \text{ Или, обозначив } \frac{(\Sigma d)^2}{\Sigma d^2} = r^2, \text{ запишем: } r = k\sqrt{\langle n_d \rangle}.$$

Если разделим квадрат суммы доминантных эффектов на сумму квадратов аддитивных, получим еще одно соотношение:

$$\frac{(\Sigma d)^2}{\Sigma a^2} = \frac{(\Sigma d)^2 \langle n_a \rangle}{(\Sigma a)^2} = \alpha^2 \langle n_a \rangle. \text{ Обозначим его } s^2 \text{ и запишем: } s = \alpha\sqrt{\langle n_a \rangle}.$$

Напомним, что символами $\langle n_d \rangle$ и $\langle n_a \rangle$ обозначаются число локусов, вносящих основной вклад в сумму, соответственно, доминантных и аддитивных эффектов. Символом α обозначается линейная оценка степени доминирования $\Sigma d / \Sigma a$, в отличие от квадратичной оценки $\beta = \sqrt{\Sigma d^2 / \Sigma a^2}$. При $\langle n_d \rangle = \langle n_a \rangle = \langle n \rangle$ выполняется равенство $\beta = s/r$.

Таким образом, три очень важных с практической точки зрения оценки – линейная степень доминирования, степень однонаправленности доминантных эффектов и число основных локусов (если примем $\langle n_d \rangle \approx \langle n_a \rangle$) – оказались связанными двумя соотношениями. Два уравнения с тремя неизвестными дают одномерную область решений. Это значит, что по одному известному параметру однозначно устанавливаются два других.

Ряд естественных ограничений сужают область решений. Из $\langle n_d \rangle \geq 1$ следует $k \leq r$, из $\langle n_a \rangle \geq 1$ следует $\alpha \leq s$. Из $k \leq 1$ следует $\langle n_d \rangle \geq r^2$. Отсюда же следует $|\alpha| \leq \beta$, если принять $\langle n_d \rangle = \langle n_a \rangle = \langle n \rangle$. Последнее ограничение выводится и из другого соображения: квадрат средней степени доминирования равен среднему квадрату минус дисперсия. Если степень доминирования не коррелирует с величиной эффекта, то средняя степень доминирования достаточно точно совпадает с $\alpha = \Sigma d / \Sigma a$, а ее средний квадрат – с β^2 . Тогда можно записать $\alpha^2 = \beta^2 - \sigma^2$, где σ^2 – дисперсия степени доминирования. Отсюда и следует $|\alpha| \leq \beta$.

В таблицах 4.1-4.2 приведены значения r , s , β для разных признаков, а также промежуточные величины Σd^2 , Σa^2 и Σd и граничные значения α , k и $\langle n \rangle$, вытекающие из естественных ограничений. Принимаем упрощающее допущение, что число основных локусов примерно одинаково для доминантных и аддитивных эффектов.

Таблица 4.1. Параметры, связанные с направлением эффектов в гибридной комбинации Rf7×Ку123 по данным 2011-2016 гг.

Признак	Σd^2	Σa^2	Σd	r	s	β	$ \alpha _{max}$	k_{max}	$\langle n \rangle_{min}$
Интервал от сева до цветения метелки, дн.	1,06	5,97	-3,69	-3,59	-1,51	0,42	0,42	1	13
Интервал от сева до цветения початка, дн.	1,38	8,90	-4,12	-3,51	-1,38	0,39	0,39	1	12
Разрыв цветения, дн.	0,34	1,95	-0,50	-0,86	-0,36	0,42	0,36	0,86	1
Интервал цветение-созревание, дн.	4,07	11,29	6,86	3,40	2,04	0,60	0,60	1	12
Интервал от сева до созревания, дн	6,18	29,6	2,71	1,09	0,50	0,46	0,46	1	1
Высота растения, см	35,2	218,2	41,4	6,98	2,80	0,40	0,40	1	49
Длина стебля, см	41,2	211,0	34,6	5,39	2,38	0,44	0,44	1	29
Длина метелки, см	2,36	6,63	6,81	4,43	2,65	0,60	0,60	1	20
Диаметр стебля, мм	0,52	2,82	2,05	2,85	1,22	0,43	0,43	1	8
Длина початка, мм	117,0	189,1	46,4	4,29	3,38	0,79	0,79	1	18
Диаметр початка, мм	0,87	12,48	7,46	8,01	2,11	0,26	0,26	1	64
Число рядов зерен	0,73	3,59	0,71	0,83	0,38	0,45	0,38	0,83	1
Масса стержня початка, г	4,58	51,7	17,3	8,09	2,41	0,30	0,30	1	65
Продуктивность первого початка, г	289,9	669,5	92,1	5,41	3,56	0,66	0,66	1	29
Общая продуктивность, г/раст.	485,2	729,9	104,0	4,72	3,85	0,82	0,82	1	22

Таблица 4.2. Параметры, связанные с направлением эффектов в гибридной комбинации МК01×А619 по данным 2010 и 2013 гг.

Признак	Σd^2	Σa^2	Σd	r	s	β	$ \alpha _{max}$	k_{max}	$\langle n \rangle_{min}$
Интервал от сева до цветения метелки, дн.	4,37	6,12	-5,60	-2,68	-2,26	0,85	0,85	1	7
Интервал от сева до цветения початка, дн.	5,50	6,13	-8,17	-3,48	-3,30	0,95	0,95	1	12
Разрыв цветения, дн.	0,23	2,29	-2,79	-5,82	-1,84	0,32	0,32	1	34
Интервал цветение-созревание, дн.	3,02	9,83	10,09	5,80	3,22	0,55	0,55	1	34
Интервал от сева до созревания, дн	2,02	11,65	1,90	1,33	0,56	0,42	0,42	1	2
Высота растения, см	86,9	730,6	60,9	6,54	2,25	0,34	0,34	1	43
Длина стебля, см	76,6	650,7	50,5	5,77	1,98	0,34	0,34	1	33
Длина метелки, см	2,14	10,4	10,3	7,05	3,20	0,45	0,45	1	50
Диаметр стебля, мм	0,63	5,11	3,65	4,60	1,62	0,35	0,35	1	21
Длина початка, мм	298,5	642,0	70,4	4,08	2,78	0,68	0,68	1	17
Диаметр початка, мм	4,05	12,3	9,86	4,90	2,81	0,57	0,57	1	24
Число рядов зерен	0,76	3,52	1,05	1,21	0,56	0,46	0,46	1	1,5
Масса стержня початка, г	14,7	82,1	19,91	5,20	2,20	0,42	0,42	1	27
Продуктивность первого початка, г	663,1	1010,5	137,4	5,34	4,32	0,81	0,81	1	28

Для величин Σd^2 , Σa^2 и Σd приводим значения, усредненные по всем опытам. Величина Σd^2 довольно неустойчива, так как рассчитывается по формуле (3.5.2) через разность двух сопоставимых по величине членов $\sigma^2(DIF)$ и $\bar{\rho}(\Sigma d)^2$. Случайная изменчивость иногда приводит к тому, что $\sigma^2(DIF)$ становится меньше, чем $\bar{\rho}(\Sigma d)^2$, из-за чего оценка Σd^2 получается отрицательной или очень низкой. Это несущественно, когда рассчитывается β , но существенно, когда рассчитывается r , так как в последнем случае малая величина Σd^2 переходит в знаменатель. Общий принцип для усреднения отношений с малым знаменателем - вычислять не среднее отношение, а отношение средних. В согласии с этим принципом и вычислялось среднее r , а для единообразия и средние s и β .

Особый случай – признак длины метелки в гибридной комбинации Rf7×Ky123: здесь очень мала дисперсия DIF , отчего малой получается и разность $\sigma^2(DIF) - \bar{\rho}(\Sigma d)^2$, а в двух экспериментах из шести она получилась отрицательной. Отношение $(\Sigma d)^2/\Sigma d^2$ получается аномально высоким по сравнению со всеми остальными признаками и соответствует случаю, когда признак контролируется несколькими сотнями локусов.

Здесь возможны разные объяснения. Либо длина метелки у этого гибрида действительно весьма полигенный признак и по неизвестной причине число контролирующих генов на порядок больше, чем для любого другого признака. Либо здесь несколько раз подряд проявилась случайная вариация дисперсии в одном и том же направлении. Либо наша оценка $\bar{\rho} = 0,0543$ завышена и ее надо снизить. Но наиболее правдоподобным представляется четвертый вариант: локусы, контролирующие длину метелки, в данной гибридной комбинации расположены в удаленном друг от друга положении, отчего среднее сцепление между ними гораздо меньше ожидаемого при случайном расположении генов. Как уже подчеркивалось, значение $\bar{\rho} = 0,0543$ - среднестатистическое, которое может случайно варьировать от генотипа к генотипу и от признака к признаку. Вполне вероятно, что здесь имеет место крайнее проявление случайной вариации. Поэтому для длины метелки значения Σd^2 в Rf7×Ky123 были рассчитаны по формуле Комстока-Робинсона, без поправки на сцепление.

В таблицах 4.1-4.2 можно видеть, что естественные ограничения дают не слишком много информации. Для сужения диапазона k они не дают почти ничего, верхняя граница α почти всегда равна β , за исключением двух случаев, когда она опускается еще ниже. Самые информативные ограничения – на минимальное число локусов: неравенство $\langle n_d \rangle \geq r^2$ дает целый список признаков, для которых не следует ожидать олигогенного контроля.

Для дальнейшего сужения области решений нужны дополнительные ограничения. Представляется вероятным предположение, что степень доминирования не может слишком сильно варьировать между разными локусами. Опыт показывает, что средняя степень доминирования есть характерное свойство признака, которое более или менее воспроизводится в разных опытах (раздел 3.4), поэтому вариация степени доминирования должна иметь свои пределы. Равенство $\alpha^2 + \sigma^2(\alpha) = \beta^2$ означает, что β^2 складывается из двух компонент: квадрата средней линейной степени доминирования и ее дисперсии. Наблюдать в чистом виде эту дисперсию можно на тех признаках, у которых α в среднем равно или очень близко к нулю. Близость α к нулю должна внешне проявляться в том, что значение Σd будет колебаться вокруг нуля, меняя знак в разные годы. Тогда усредненное по годам β^2 и будет равно $\sigma^2(\alpha)$.

Таких признаков в наших экспериментах не обнаружилось. Самый близкий к нулевому доминированию случай – разрыв цветения в гибридной комбинации Rf7×Ky123. Здесь гетерозисный эффект Σd один раз поменял знак – в пяти экспериментах гетерозис был отрицательный и в одном – положительный. Среднее по всем экспериментам значение β составило 0,42. Других случаев перемены знака не было, но были два случая, когда Σd близко подходило к нулю: это срок созревания и число рядов зерен в той же комбинации Rf7×Ky123. Усредненное значение β составило, соответственно, 0,46 и 0,45. Еще у двух точек с низким средним s (срок созревания и число рядов зерен в комбинации МК01×А619, $s=0,56$) усредненные β равны 0,42 и 0,46. Таким образом, в тех случаях, когда α ближе всего к нулю, значение β несколько превышает 0,4. Эту величину примем за верхний предел для $\sigma(\alpha)$.

С другой стороны, среднюю $\sigma^2(\alpha)$ можно оценить по регрессии β^2 на s^2 . Так как $\alpha^2 = \frac{s^2}{\langle n \rangle}$, то $\beta^2 = \frac{s^2}{\langle n \rangle} + \sigma^2(\alpha)$. Уравнение регрессии, построенное по 29 точкам (рис. 4.1), имеет вид $\beta^2 = \frac{s^2}{32,6} + 0,117$, из чего следует, что среднее $\langle n \rangle$ равно 32,6, а среднее $\sigma^2(\alpha)$ равно 0,117. Точкам соответствуют 15 признаков в гибридной комбинации Rf7×Ky123 и 14 признаков в гибридной комбинации МК01×А619, для которых значения s^2 и β^2 усреднены по всем экспериментам (исключены озерненность початка и вес второго початка, так как у них распределение сильно отклоняется от нормального). Зависимость β^2 от s^2 лучше всего описывается линейной регрессией, что указывает на отсутствие существенной корреляции s^2 с $\langle n \rangle$ и $\sigma^2(\alpha)$.

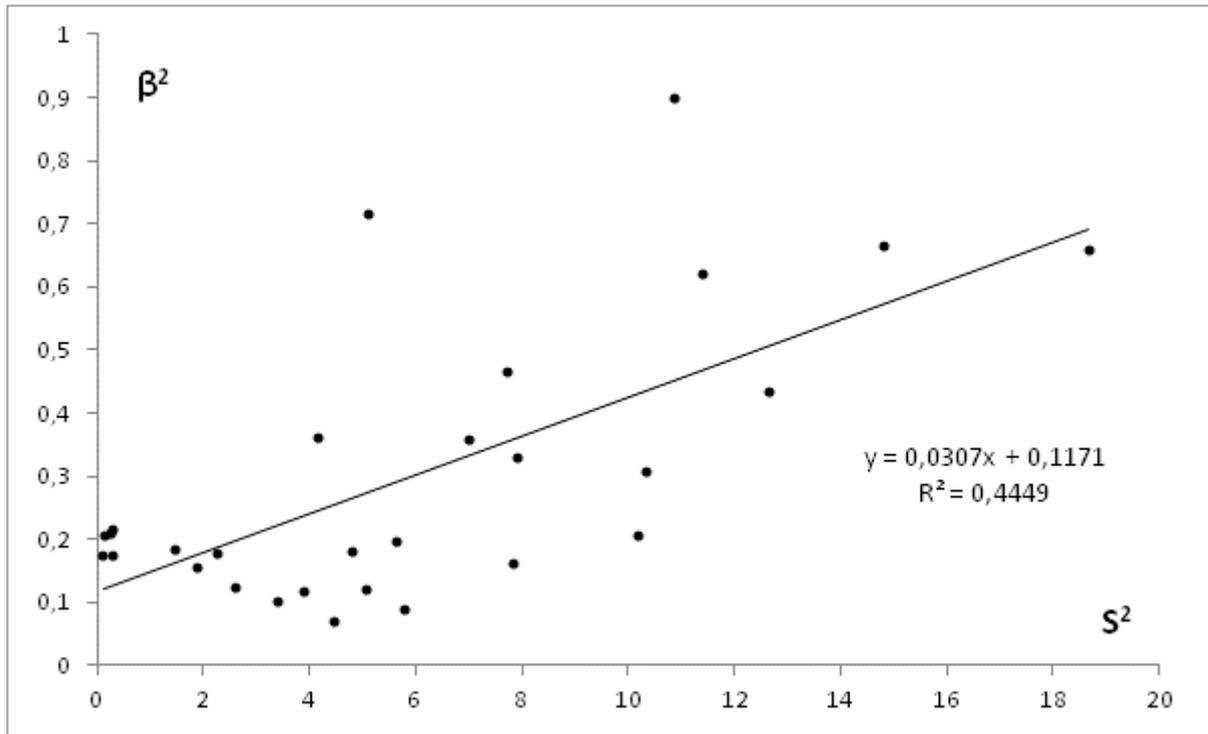


Рис. 4.1. Регрессия квадратичной оценки средней степени доминирования на нормированный гетерозис

Таким образом, можно приближенно принять, что средняя дисперсия $\sigma^2(\alpha)$ равна 0,117, а максимальная равна $0,4^2=0,16$. Диапазон варьирования α получается при этом довольно широким: $\sigma(\alpha) = 0,4$ означает, например, что при средней степени доминирования $\alpha = 0$ 95% локусов проявляют степень доминирования от $-0,8$ до $+0,8$. Ограничение $\sigma \leq \sigma_{max}$ дает нижние пределы для α и k и верхний предел для $\langle n \rangle$:

$$\alpha_{min}^2 = \beta^2 - \sigma_{max}^2, k_{min} = \frac{\alpha_{min}}{\beta}, \langle n \rangle_{max} = \frac{s^2}{\alpha_{min}^2}.$$

Рассчитанные диапазоны этих параметров приведем в таблице 4.3, с учетом рассчитанных ранее естественных ограничений. Представленные результаты показывают, что продуктивность действительно один из наиболее доминантных признаков. Даже если для продуктивности оценивать среднюю степень доминирования по нижней границе, а для остальных признаков – по верхней, то только 2-3 признака можно сопоставить с продуктивностью. Данные этой таблицы также позволяют выделить группу признаков, для которых установлена высокая однонаправленность доминантных эффектов: в обеих комбинациях это продуктивность, длина початка и интервал цветение-созревание. Для первой комбинации это также длина метелки, для второй – диаметр початка и срок

Таблица 4.3. Допустимые диапазоны для линейной степени доминирования α , степени однонаправленности доминантных эффектов k и числа основных локусов $\langle n \rangle$ при $\sigma(\alpha)_{max} = 0,4$, по данным 2010-2016 гг.

Признак	Rf7×Ky123			МК01×А619		
	$ \alpha $	k	$\langle n \rangle$	$ \alpha $	k	$\langle n \rangle$
Интервал от сева до цветения метелки	0,13-0,42	0,31-1	13-131	0,75-0,85	0,88-1	7,2-9,2
Интервал от сева до цветения початка	0-0,39	0-1	≥ 12	0,86-0,95	0,91-1	12-15
Разрыв цветения	0,12-0,36	0,28-0,86	1-9,6	0-0,32	0-1	≥ 34
Интервал цветение-созревание	0,45-0,60	0,75-1	12-21	0,38-0,55	0,69-1	34-70
Интервал от сева до созревания	0,22-0,46	0,48-1	1,2-5,1	0,12-0,42	0,28-1	1,8-23
Высота растения	0,03-0,40	0,08-1	49-7200	0-0,34	0-1	≥ 43
Длина стебля	0,19-0,44	0,42-1	29-161	0-0,34	0-1	≥ 33
Длина метелки	0,44-0,60	0,74-1	20-36	0,21-0,45	0,47-1	50-226
Диаметр стебля	0,15-0,43	0,36-1	8-63	0-0,35	0-1	≥ 21
Длина початка	0,68-0,79	0,86-1	18-25	0,55-0,68	0,81-1	17-25
Диаметр початка	0-0,26	0-1	≥ 64	0,41-0,57	0,72-1	24-47
Число рядов зерен	0,21-0,38	0,47-0,83	1-3,2	0,23-0,46	0,5-1	1,5-5,7
Масса стержня початка	0-0,30	0-1	≥ 65	0,14-0,42	0,32-1	27-258
Продуктивность первого початка	0,52-0,66	0,79-1	29-46	0,7-0,81	0,87-1	28-38
Общая продуктивность	0,71-0,82	0,87-1	22-29	-	-	-

Таблица 4.4. Допустимые диапазоны для линейной степени доминирования α , степени однонаправленности доминантных эффектов k и числа основных локусов $\langle n \rangle$ при $\sigma(\alpha)_{max} = 0,4$ и $\langle n \rangle \leq 100$, по данным 2010-2016 гг.

Признак	Rf7×Ky123			МК01×А619		
	$ \alpha $	k	$\langle n \rangle$	$ \alpha $	k	$\langle n \rangle$
Интервал от сева до цветения метелки	0,15-0,42	0,36-1	13-100	0,75-0,85	0,88-1	7-9
Интервал от сева до цветения початка	0,14-0,39	0,35-1	12-100	0,86-0,95	0,91-1	12-15
Разрыв цветения	0,12-0,36	0,28-0,86	1-10	0,08-0,32	0,58-1	34-100
Интервал цветение-созревание	0,45-0,60	0,75-1	12-21	0,38-0,55	0,69-1	34-70
Интервал от сева до созревания	0,22-0,46	0,48-1	1,2-5	0,12-0,42	0,28-1	2-23
Высота растения	0,28-0,40	0,70-1	49-100	0,23-0,34	0,65-1	43-100
Длина стебля	0,24-0,44	0,54-1	29-100	0,20-0,34	0,58-1	33-100
Длина метелки	0,44-0,60	0,74-1	20-36	0,32-0,45	0,71-1	50-100
Диаметр стебля	0,15-0,43	0,36-1	8-63	0,16-0,35	0,46-1	21-100
Длина початка	0,68-0,79	0,86-1	18-25	0,55-0,68	0,81-1	17-25
Диаметр початка	0,21-0,26	0,80-1	64-100	0,41-0,57	0,72-1	24-47
Число рядов зерен	0,21-0,38	0,47-0,83	1-3	0,23-0,46	0,5-1	1,5-6
Масса стержня початка	0,24-0,30	0,81-1	65-100	0,22-0,42	0,52-1	27-100
Продуктивность первого початка	0,52-0,66	0,79-1	29-46	0,70-0,81	0,87-1	28-38
Общая продуктивность	0,71-0,82	0,87-1	22-29	-	-	-

цветения метелок и початков. Что касается числа локусов, то, судя по данным таблицы, в типичном случае количественный признак контролируется несколькими десятками локусов: нижняя оценка в большинстве случаев больше 10, а большинство верхних оценок меньше 100. Наконец, для числа рядов есть основания предполагать олигогенный контроль (до 6 локусов). К очень низким значениям $\langle n \rangle$ следует, впрочем, относиться с осторожностью, потому что они относятся к сроку созревания и числу рядов зерен – к тем признакам, в проявлении которых значительна доля неаллельных взаимодействий.

Далее можно ограничить число действующих локусов. Судя по данным генной экспрессии [134] и по виду убывающих последовательностей (см. раздел 3.6), вряд ли какой-либо признак контролируется более чем 100 основными локусами. Верхний предел числа локусов приведет к пересчету нижних пределов для линейной степени доминирования и коэффициента однонаправленности: $\alpha_{min} = s/\sqrt{\langle n \rangle_{max}}$, $k_{min} = r/\sqrt{\langle n \rangle_{max}}$. Поскольку новые оценки не следуют из наших экспериментальных данных (основания для них внешние, а не внутренние), то не будем вносить изменения в таблицу 4.3, а составим новую таблицу 4.4.

Основной результат от ограничения по числу локусов – расширился список признаков, у которых высокая однонаправленность проявляется в обеих комбинациях. К продуктивности, длине початка и интервалу цветение-созревание добавились диаметр початка, высота растения и длина метелки. Подтвердилось предыдущее предположение о том, что у признаков с максимальной оценкой средней степени доминирования доминантные эффекты имеют преимущественно один знак, поэтому оценки числа локусов (табл. 3.16) остаются в силе. Для продуктивности разнонаправленное доминирование полностью не исключается, но для эффектов другого знака установлен предел: в сумме они составляют не более 1/7 от эффектов основного знака.

Представленную в табл. 4.4 сводку параметров можно считать той версией генетической архитектуры количественных признаков кукурузы, которая оптимально согласуется как с нашими экспериментальными данными, так и с другими доступными сведениями.

4.2. Нормированный гетерозис как характеристика признаков

Остановимся здесь на задаче ранжирования признаков по их способности к гетерозису, поскольку проанализированные выше соотношения между линейными и

квадратичными параметрами имеют к этой задаче прямое отношение.

То, что гетерозис неодинаково проявляется в разных признаках – замечено давно и эти различия являются предметом исследования [47, 79]. Есть необходимость иметь количественную меру для способности признаков к гетерозису. Самая естественная мера – относительное превосходство гибрида над среднеродительским значением в процентах. Но этот критерий не всегда удобен. Для фенофаз, например, относительный гетерозис – понятие условное, зависящее от выбора начального момента. Бывают признаки, близкие к нулю – например, разрыв цветения. Для таких признаков относительный гетерозис – величина очень неустойчивая и совершенно неинформативная, поскольку она может колебаться от нуля до запредельных значений в плюс- или минус-сторону. Наконец, не совсем корректно сравнивать признаки разной размерности, например, длину початка (линейный признак) с массой початка (кубический признак).

Часто используют превосходство гибрида над лучшим родителем – так называемый истинный гетерозис. Применяется эта величина в двух формах: 1) относительное превышение гибрида над лучшим родителем; 2) частота случаев истинного гетерозиса – в скольких гибридах он проявляется из общего числа обследованных [47]. Первая форма имеет те же недостатки, что относительный среднеродительский гетерозис. Вторая форма уже позволяет включать в сравнение фенофазы и близкие к нулю признаки, и более информативна, чем частота среднеродительского гетерозиса. В самом деле, у кукурузы гибриды F_1 почти по всем признакам превосходят среднеродительское значение (для фенофаз превосходством считается более быстрое развитие), но частота проявления истинного гетерозиса для разных признаков совершенно различна. Наряду с признаками, которые проявляли истинный гетерозис почти во всех изученных нами гибридах (продуктивность, длина початка, число зерен, высота растения), встречаются признаки, у которых гетерозис иногда (диаметр початка, диаметр стебля, число узлов) или часто (число рядов зерен, фенофазы) не проявляется как истинный.

То же самое наблюдалось на обширном материале С.Т. Чалыка [230], который охватывал 140 гибридов кукурузы. Те признаки, по которым гибриды превосходили среднеродительское значение (продуктивность и длина початка – все 140 гибридов, диаметр початка – 139 гибридов, масса 1000 зерен – 137 гибридов), существенно различались по частоте истинного гетерозиса (продуктивность – 140 гибридов, длина початка – 128, диаметр початка – 94 и масса 1000 зерен – 76). Похожая дифференциация признаков отмечена и в работе А. Mihalachi [124], где исследовались 14 признаков на 15 гибридах.

Такое различное наследование признаков связано, надо полагать, с их различной генетической организацией. Однако, насколько нам известно, информация о частоте истинного гетерозиса в математических моделях никак не используется, так как эта величина трудно поддается преобразованиям. Но сопоставление линейных и квадратичных параметров позволяет найти величину, удобную для преобразований и связанную с частотой истинного гетерозиса.

Для истинного гетерозиса необходимо условие $D > A$, где D – превышение гибрида над среднеродительским значением, A – полуразность между родителями. Чем выше среднее D по сравнению со средним A , тем чаще это неравенство будет выполняться. Для группы гибридов надо вычислять не среднее отношение D/A , а отношение средних, так как для дробей с малым знаменателем среднее арифметическое – величина неустойчивая. Среднее A следует вычислять как среднеквадратичное, так как при преобразованиях удобнее иметь дело с квадратами разностей, а не с их модулями. После такой модификации величина D/A становится более устойчивой и поддается преобразованию в формулу, имеющую четкий генетический смысл. Обозначим эту величину как S :

$$S = \frac{\bar{D}}{\sqrt{\bar{A}^2}}.$$

В предыдущей нашей работе [206] мы назвали эту величину «существенность гетерозиса». Здесь мы будем ее называть «нормированный гетерозис».

D равно сумме доминантных эффектов Σd . $A^2 = (\Sigma \delta a)^2 = r^2 (\Sigma a)^2$, где r – коэффициент ассоциации: $r = \Sigma \delta a / \Sigma a$. Он равен единице, когда все плюс-аллели собраны у одного родителя, и нулю, когда аддитивные эффекты делятся между родителями поровну. Получаем:

$$S^2 = \frac{((\Sigma d)_{\text{сред}})^2}{(r^2 (\Sigma a)^2)_{\text{сред}}} = \frac{(\alpha_{\text{сред}})^2}{r_{\text{сред}}^2}.$$

Оценим среднее r^2 . Группу гибридов для расчета S следует подбирать случайным образом, поэтому можно считать, что плюс-аллели распределяются между родителями случайно. Когда ряд положительных величин a_i делится на две группы случайным образом, то среднеожидаемая разность между групповыми суммами равна $\Sigma_1 - \Sigma_2 = \sqrt{\Sigma a_i^2}$.

$$\text{Коэффициент ассоциации } r = \frac{|\Sigma_1 - \Sigma_2|}{\Sigma_1 + \Sigma_2}, \text{ поэтому } r^2 = \frac{\Sigma a^2}{(\Sigma a)^2} = \frac{1}{\langle n_a \rangle}.$$

$$\text{В итоге получаем } S = \alpha\sqrt{\langle n \rangle}. \quad (4.1)$$

Здесь α – средняя степень доминирования для данного признака, $\langle n \rangle$ – среднее число независимых генетических факторов, по которым различаются родители в данной группе гибридов. Таким образом, получен информативный параметр, в котором связаны линейная степень доминирования с числом действующих локусов, и который можно рассчитать по данным массовой статистики, в том числе и ранее опубликованным. Например, по данным А.Ф. Паляя и др. для группы из 8 гибридов кукурузы [134] нами оценены приблизительно $S \approx 8-9$ для продуктивности, $S \approx 6$ для высоты растения и $S \approx 0,5$ для водоудерживающей способности. По данным А.И. Ротаря и др. для группы из 16 гибридов кукурузы [218] так же приближенно оценены $S \approx (1,5-2)$ для содержания белка в зерне, $S \approx 1,5-2$ для содержания масла и $S \approx 2-2,5$ для содержания крахмала. Формула (4.1) ограничивает возможные сочетания средней степени доминирования и среднего числа действующих локусов. Критическое число локусов $\langle n \rangle$, от которого зависит выбор между гипотезами доминирования и сверхдоминирования, равно S^2 . Можно для изучаемого признака предпочесть гипотезу сверхдоминирования, если считать более правдоподобным вариант $\langle n \rangle < S^2$. Если же более правдоподобным представляется $\langle n \rangle > S^2$, тогда следует предпочесть гипотезу доминирования. Эти рассуждения могут оказаться полезными в тех случаях, когда для изучаемой культуры отсутствуют оценки средней степени доминирования по схеме СК-3, или же эти оценки немногочисленны, или в них не учитывалось влияние сцепления.

Отношение D/A часто используется для характеристики гетерозиса и в разных работах может называться степенью доминантности (не путать со степенью доминирования), доминантным отношением или коэффициентом доминирования. Однако отдельные значения этой величины неустойчивы и неинформативны, относительно устойчива и информативна только усредненная характеристика S .

Зависимость S от $\langle n \rangle$ носит статистический характер. Смысл ее в том, что сумма эффектов плюс-аллелей распределяется между родителями в среднем неравномерно, и средняя неравномерность должна равняться статистически ожидаемой. В простом случае, когда эффекты всех локусов одинаковы и равны 1, средняя разность должна равняться корню квадратному из числа локусов. Например, 25 локусов могут распределиться между родителями в любой пропорции, но на большом числе гибридов среднее распределение будет 10:15. Для 100 локусов среднеожидаемое распределение – 45:55 и т.д. Средние коэффициенты ассоциации будут равны $5/25=0,2$, $10/100=0,1$ и будут далее уменьшаться с

ростом среднего числа локусов, по которым различаются родители. Потому средний коэффициент ассоциации есть функция среднего числа локусов, что приводит к появлению в формуле (4.1) аргумента $\langle n \rangle$.

Чем больше гибридов в группе, тем надежнее значение S . Численное моделирование показало, что при 10-локусных различиях средняя ошибка S составляет 26% для группы из 6 гибридов и 14% для группы из 10 гибридов. Впрочем, большой объем группы может оказаться бесполезным, если родительские линии не выбраны случайно, а подобраны по какому-то принципу, например, по максимальной близости или максимальному контрасту. Чтобы применение формулы (4.1) было корректным, можно, например, подобрать достаточно разнообразные линии и сгруппировать их в пары случайным образом или же скрестить по диаллельной схеме. Если для разных групп гибридов получаются близкие значения S , то формула (4.1), скорее всего, выполняется.

Величина S аналогична рассмотренной в предыдущем разделе величине $s = \frac{\sum d}{\sqrt{\sum a^2}} = \alpha \sqrt{\langle n_a \rangle}$. Последнюю величину тоже можно назвать нормированным гетерозисом, но для отдельно взятого гибрида, а не для группы. Различаются они также тем, что во второй величине учтена поправка на сцепление, поэтому $\langle n \rangle$ во втором случае означает число локусов. В первом же случае (для группы) $\langle n \rangle$ может быть занижено из-за сцепления. Слишком большим эффект сцепления быть не должен, потому что близко расположенные гены не обязательно должны распределяться по линиям генетической коллекции как сцепленные, если эти линии не являются потомками одной гетерозиготной особи. С другой стороны, следует ожидать некоторого остаточного сцепления: не исключено существование таких генетических блоков, которые нельзя разделить рекомбинацией без серьезного ослабления жизнеспособности и которые поэтому повторяются во многих линиях [15]. Можно ожидать и неравновесия по сцеплению между локусами разных хромосом вследствие общей истории мутаций и рекомбинаций [232]. Трудно сказать, насколько независимо распределены гены в коллекциях, но, во всяком случае, вносимое сцеплением искажение должно быть меньше, чем в расщепляющихся поколениях. Если влияние сцепления существенно, оно должно проявляться в систематическом снижении нормированного гетерозиса S по сравнению с оценками s в схеме СК-3.

Воспользуемся опубликованными нами ранее данными по оценке S в двух группах гибридов в 1992 и 1994 годах [206]. В 1992 году испытывались 28 гибридов (объединяя реципрокные), полученных из 10 линий по неполной диаллельной схеме, в 1994 испытывались 10 гибридов, полученных из того же набора линий (перечень в табл. А27-28

Приложения 1). Воспользуемся также данными *Z. Li et al.* [101], где испытывались 47 гибридов, полученных от 11 линий по неполной диаллельной схеме.

Сопоставление оценок s , полученными в схеме СК-3, с оценками S , полученными в группах гибридов (табл. 4.5) показало, что в группах гибридов не наблюдается регулярного снижения оценок по сравнению со схемой СК-3: иногда они ниже, иногда выше, и случаев повышения даже несколько больше. Судя по этим данным, неравновесие по сцеплению не снижает оценку нормированного гетерозиса в заметных масштабах. Значения s в схеме СК-3 и S в группах гибридов хорошо согласуются между собой, за исключением продуктивности и интервала цветение-созревание. В экспериментах по схеме СК-3 значения s для продуктивности примерно вдвое ниже, чем это обычно наблюдается в группах. Это можно объяснить частной особенностью наших гибридов Rf7×Ky123 и МК01×А619. Например, тем, что в гетерозисе по продуктивности у них задействовано меньше локусов по сравнению с типичным для других гибридов числом. Отметим также повышенное значение s у этих гибридов для интервала цветение-созревание по сравнению с групповым S . Довольно неплохо согласуются между собой групповые значения S , полученные на разном материале. Заметное несогласие наблюдается только для высоты растения и высоты прикрепления верхнего початка: данные *Z. Li et al.* [101] дают значения примерно вдвое выше наших.

Если бы в нашем распоряжении не было данных по анализу в схеме СК-3, то данные массового сравнения гибридов и линий можно было бы использовать для предположений о генетической организации количественных признаков. Но так как данные по экспериментам СК-3 у нас имеются, то массовое сравнение почти не прибавляет новой информации к предыдущим результатам. В отношении почти всех признаков, кроме продуктивности, оно лишь подтверждает предыдущие результаты, показывая, что по генетической организации этих признаков гибриды Rf7×Ky123 и МК01×А619 представляют собой типичный для кукурузы случай. Что касается продуктивности, то в группах наблюдаются значения S в диапазоне 7,4–8,1 (в среднем 7,7) против 3,5–4,3 (в среднем 3,9) в схеме СК-3. Можно предположить, что у наших двух гибридов нетипично низкая средняя степень доминирования или нетипично низкое число локусов, отвечающих за гетерозис по продуктивности. Более вероятно второе, так как типичность наблюдавшейся у нас средней степени доминирования подтверждена данными по четырем другим гибридам (раздел 3.4). Если принять $\alpha = 0,7$ как типичное значение, то гетерозис по продуктивности в типичном случае должны контролировать

Таблица 4.5. Сравнение нормированного гетерозиса в группах гибридов и в схеме СК-3

Признак	s в схеме СК-3		Нормированный гетерозис S в группах гибридов			Частота истинного гетерозиса V в группах гибридов		
	Rf7×Ky123	MK01×A619	1992	1994	Li <i>et al.</i> (2018)	1992	1994	Li <i>et al.</i> (2018)
Интервал от сева до цветения метелки	-1,51	-2,26	-1,80		-2,27	0,93		0,82
Интервал от сева до цветения початка	-1,38	-3,30	-1,17		-2,63	0,68		0,87
Разрыв цветения	-0,36	-1,84	0,30		-0,85	0,11		0,37
Интервал цветение-созревание	2,04	3,22	-0,35			0,14		
Интервал от сева до созревания	0,50	0,56	-0,74			0,43		
Высота растения	2,80	2,25	2,31	2,71	5,24	0,96	1	1
Длина стебля	2,38	1,98	2,00			0,89		
Высота верхнего початка			2,03		4,29	0,79		0,99
Длина метелки	2,65	3,20	2,16			0,93		
Диаметр стебля	1,22	1,62						
Длина початка	3,38	2,78		3,84	2,61		1	0,92
Диаметр початка	2,11	2,81		2,62	2,94		1	0,95
Число рядов зерен	0,38	0,56		1,42	0,68		0,8	0,59
Масса стержня початка	2,41	2,20	2,12	6,35	3,90	1	1	0,91
Продуктивность первого початка	3,56	4,32	7,71	7,96	7,46	1	1	0,99
Общая продуктивность	3,85		7,42	8,11		1	1	

примерно 100-150 локусов, а не 30-70, как это мы оценили для двух наших гибридов.

Но возможно и другое объяснение – значения нормированного гетерозиса могут оказаться завышенными, если родительские линии для гибридов отобраны из числа употребляемых в сельскохозяйственной практике. Для практического использования стараются выбирать линии не только с высокой комбинационной способностью, но и с не слишком низкой собственной продуктивностью для облегчения семеноводства. Этот фактор может работать на искусственное занижение контрастности линий по сравнению со статистически ожидаемым и завышать значения нормированного гетерозиса. Тогда следует считать более корректными значения *s*, полученные в схеме СК-3, так как дигиплоидные линии в этом случае не подвергались предварительному отбору на продуктивность. Но независимо от того, какое объяснение справедливо, максимальной оценкой для типичного числа локусов, контролирующих продуктивность, можно считать

100-150. При первом объяснении эта оценка корректная, при втором – завышенная, но в любом случае она максимальная. Это и есть дополнительная информация к нашим предыдущим результатам, которую можно извлечь из группового сравнения.

Выше уже сказано, что понятие нормированного гетерозиса предложено как характеристика признака, связанная с частотой истинного гетерозиса и являющаяся ее обобщением. Проверка показала, что нормированный гетерозис действительно связан с частотой истинного гетерозиса. Связь между нормированным гетерозисом S и частотой истинного гетерозиса V изображена на рис. 4.2 (по опубликованным нами данным, [206]) и на рис. 4.3 (по данным *Z. Li et al.*, [101]). По нашим данным у 28 первичных и расчетных признаков вычислены нормированный гетерозис S и частота истинного гетерозиса V , всего набралось 80 пар значений, которым соответствуют 80 точек на диаграмме 4.2. В эксперименте *Li et al.* измерялись 25 признаков в 16 локациях [101]. К измеренным признакам мы добавили еще 3 расчетных, всего набралась 371 пара значений (рис. 4.3). В случае отрицательного S эти значения брались по абсолютной величине, а истинным гетерозисом считались случаи, когда у гибрида значение признака было меньше, чем у любого из родителей. Не включались в анализ признаки, не распределенные нормально: число стеблей и початков, озерненность, продуктивность вторых початков.

На графиках отчетливо видно, что зависимость V от S близка к функции накопленных частот нормального распределения, которая изображена сплошной линией. Для многих точек $V = 1$, тогда как по S они могут существенно различаться. Таким образом, нормированный гетерозис, будучи связан с частотой истинного гетерозиса, обладает большей разрешающей способностью, позволяя различать случаи, для последнего параметра неразличимые.

Остановимся на характеристике гетерозиса у фенофаз. Разница в сроках развития между гибридами и родителями относительно невелика на фоне длинного вегетационного периода, и формально гетерозис по фенофазам выражен весьма слабо – обычно несколько процентов в относительном выражении, и проявляется гораздо слабее, чем гетерозис по продуктивности или размерам растения. Формально фенофазы следует поставить в один ряд с такими признаками, как число рядов зерен или число узлов. Но цветение метелок, например, почти у всех гибридов наступает раньше, чем у обоих родителей, тогда как по числу рядов зерен и по числу узлов гибриды часто принимают промежуточное значение.

То же самое можно наблюдать на материале *S. Flint-García et al.* [47], где срок цветения метелки, имея частоту истинного гетерозиса 100%, по относительному проявлению гетерозиса находится в одном ряду с такими признаками, у которых

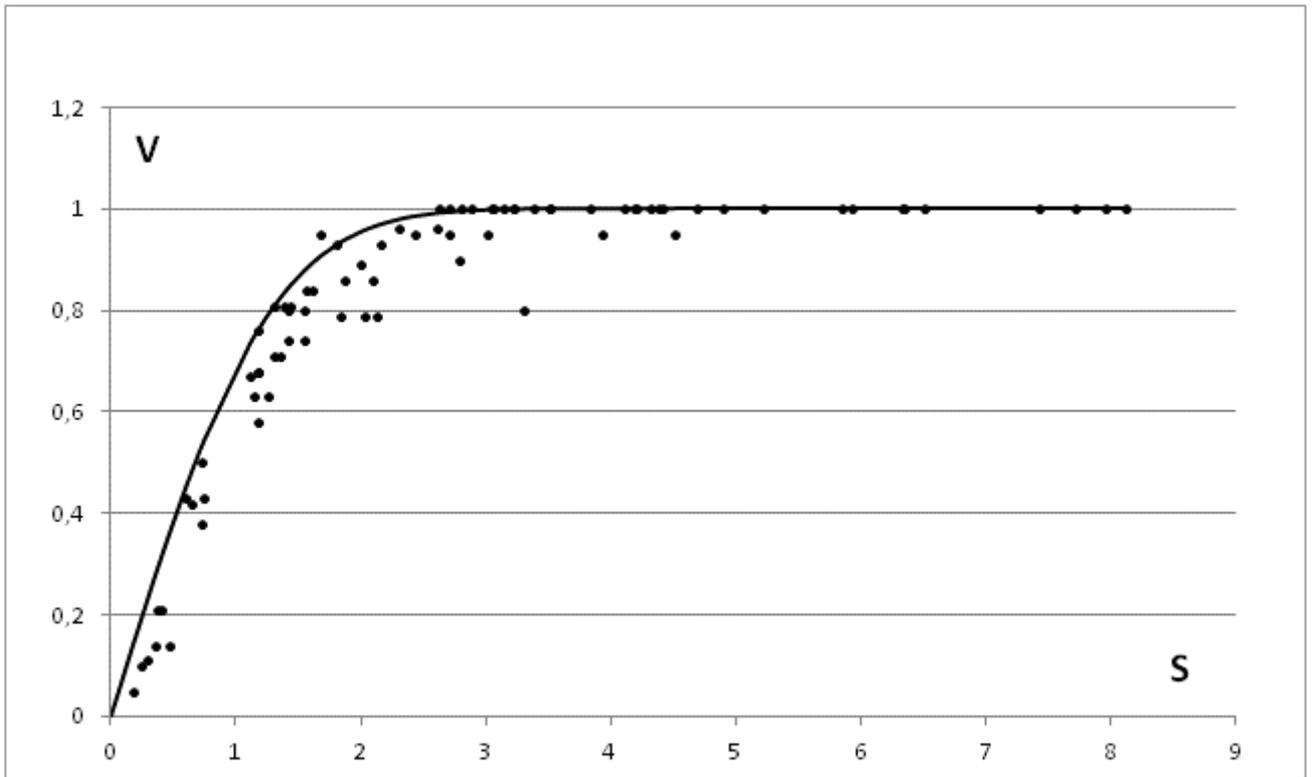


Рис. 4.2. Связь нормированного гетерозиса (S) с частотой истинного гетерозиса (V) в наших экспериментах [206]

Сплошная линия – функция накопленных частот нормального распределения

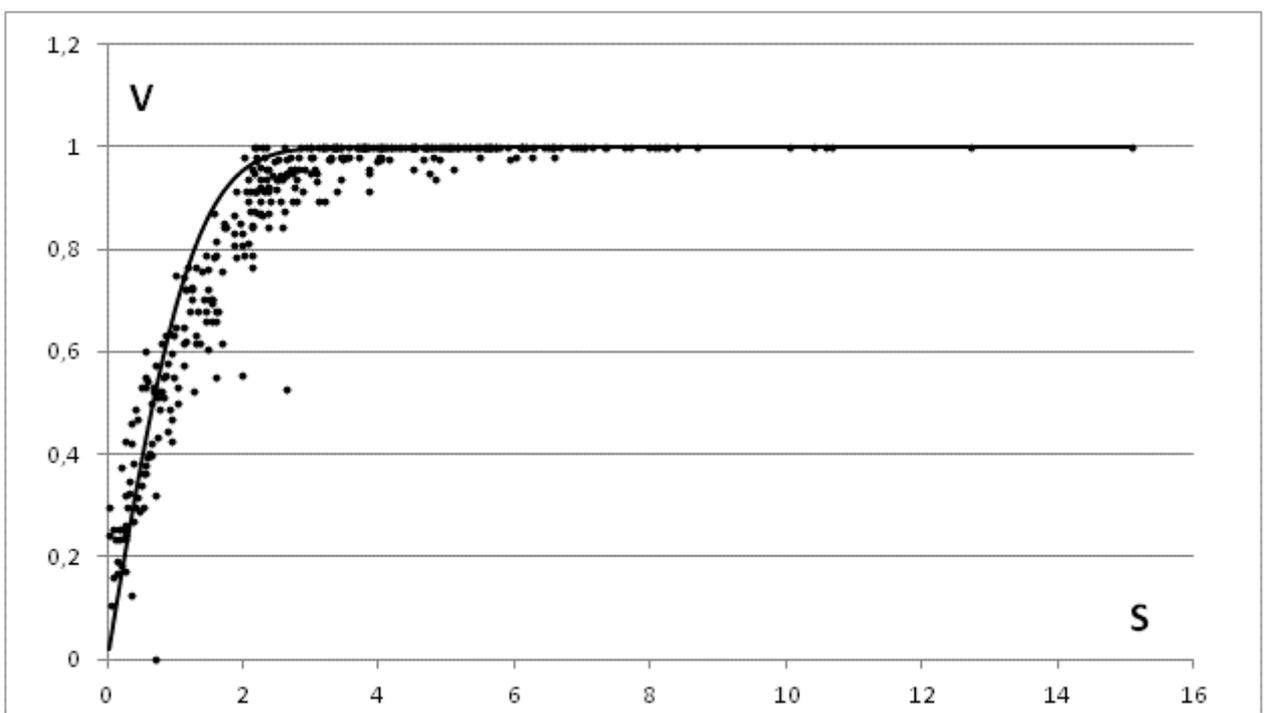


Рис. 4.3. Связь нормированного гетерозиса (S) с частотой истинного гетерозиса (V) по Li *et al.* [101]

Сплошная линия – функция накопленных частот нормального распределения

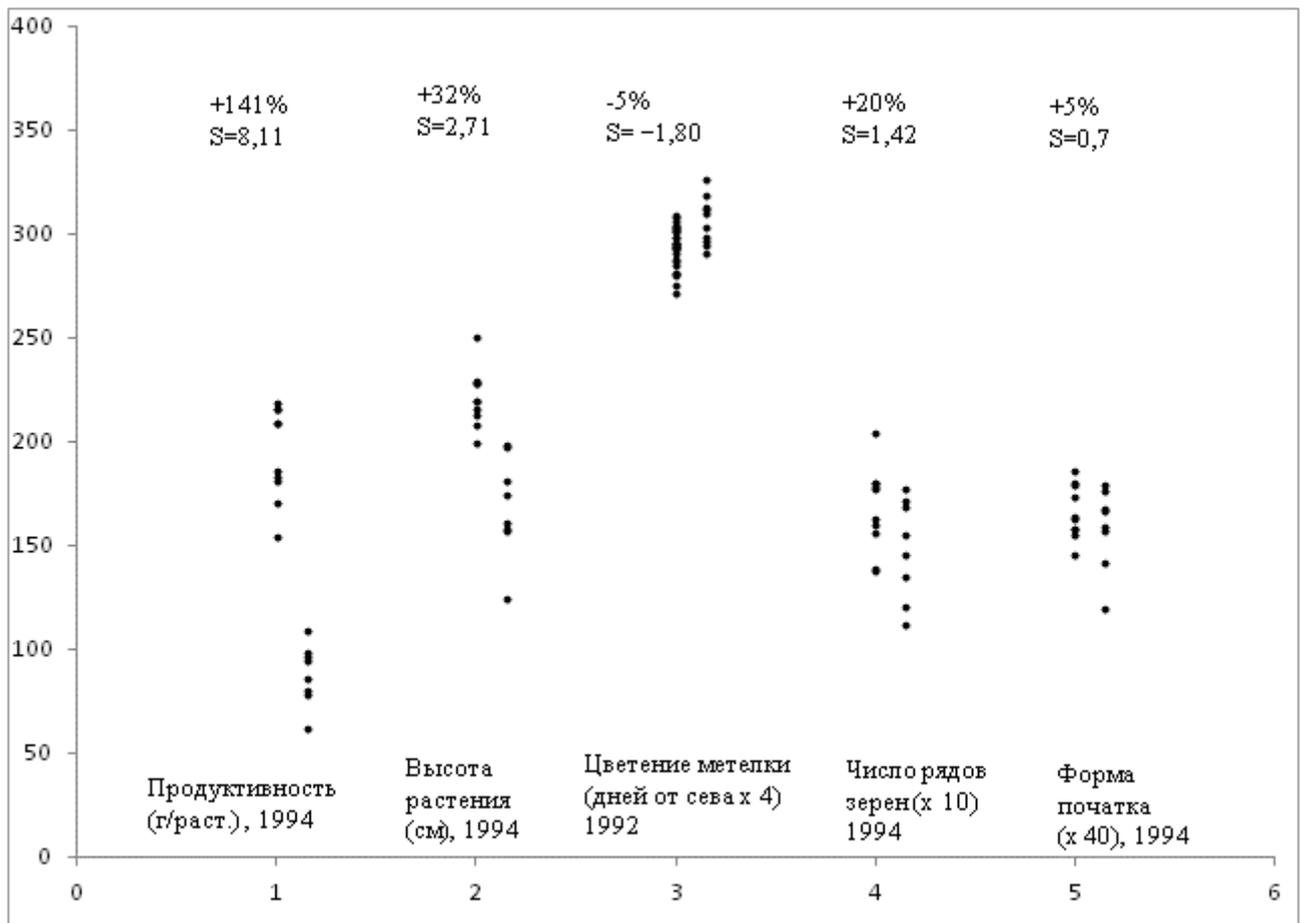


Рис. 4.4. Примеры проявления гетерозиса у признаков кукурузы для каждого признака группа точек слева - гибриды, группа точек справа – родители; верхний ряд чисел – относительный гетерозис

истинный гетерозис проявляется с частотой 40-80%. Также и на материале Z. Li *et al.* [101] частота истинного гетерозиса по срокам цветения метелок и початков составляет 82-87%, тогда как по относительному проявлению гетерозиса срок цветения находится в одном ряду с такими признаками, у которых частота истинного гетерозиса равна 20-60%.

Если же за характеристику проявления гетерозиса принять нормированный гетерозис, то цветение метелки займет свое естественное место: ниже продуктивности, выше числа рядов зерен и расположится в промежуточном положении рядом с такими признаками, как высота растения. Иллюстрацией служит рис. 4.4, где представлены пять примеров различной степени проявления гетерозиса. Отчетливо видно, что по сроку цветения метелок гетерозис проявляется слабее, чем по продуктивности и высоте растения, но сильнее, чем по числу рядов зерен и форме початка, и что место признака в этом ряду лучше характеризуется нормированным гетерозисом S , чем относительным приростом.

Из выражения для нормированного гетерозиса (формула 4.1) следует, что

проявление гетерозиса положительно связано как со средней степенью доминирования, так и с генетическим полиморфизмом родителей. Многочисленные наблюдения на кукурузе свидетельствуют, что гетерозис действительно положительно коррелирует с генетической отдаленностью родительских форм – по крайней мере, пока они принадлежат к одному экологическому типу [79]. Но вопрос о способах оценки генетической отдаленности требует особой разработки. В исследованиях С. Мустяца и др. [213] показано, что с гетерозисом в определенной степени коррелирует отдаленность, рассчитанная по морфологическим критериям, но еще лучше коррелирует отдаленность, рассчитанная по родословным. У кукурузы также исследовался полиморфизм по белковым и молекулярным маркерам [134, 204]. Связь гетерозиса по количественным признакам с полиморфизмом по молекулярным формам проявилась как специфическая, зависящая от выбора как признака, так и семейства маркеров [134]. В работах М. Дуса *и др.* [36] исследовался полиморфизм по молекулярным маркерам у подсолнечника, огурца, шалфея. Фенотипирование гибридов F_1 по хозяйственно-ценным признакам позволило выявить корреляции между гетерозисом и генетической отдаленностью родителей, которая, как и для кукурузы, оказалась положительной. Во всех случаях корреляции не были абсолютно строгими. Это может указывать на то, что для гетерозиса важна гетерозиготность не сама по себе, а лишь по специфическим локусам.

4.3. Оценка среднего сцепления между действующими локусами

Выполненные в предыдущих главах оценки средней степени доминирования, числа действующих локусов и однонаправленности доминантных эффектов основывались на значении среднего сцепления $\rho = 0,054$, которое не было измерено экспериментально, но было вычислено теоретически для случайного распределения действующих локусов. Экспериментальная оценка среднего сцепления является одной из наименее разработанных задач в биометрической генетике. Например, Д. Фолконер и Т. Маккэй в своем фундаментальном труде [43] данную проблему обходят вниманием, а К. Мазер и Дж. Джинкс в подробнейшем труде по биометрической генетике [205] дают лишь способ протестировать сцепление, то есть установить, оказывает ли сцепление значимое влияние на генетическую изменчивость. Общий принцип состоит в сравнении дисперсий разных рангов. Ранг в данном случае – число мейозов, повлиявших на наследственную компоненту дисперсии. К первому рангу относятся, например, дисперсии в поколениях F_2 ,

BC₁ и BC₂, ко второму рангу – дисперсия в поколении F₃, так как частоты генетических классов определены двумя мейотическими событиями. С каждым мейозом разъединяется часть сцепленных генов и в популяции уменьшается неравновесие по сцеплению, что приводит к уменьшению генотипических дисперсий. Значимое уменьшение дисперсий доказывает значимое влияние сцепления.

Попытаемся здесь не только установить сцепление, но и дать ему количественную оценку. В нашем случае дисперсия второго ранга проявляется в серии дигаплоидных линий gk-200. Дисперсия в остальных сериях имеет первый ранг, для сравнения выбрана серия gk-0. Как показано ранее (3.1 и 3.2), дисперсии *DIF* в первом и втором циклах равны:

$$\sigma_1^2(DIF) = \Sigma d_i^2 + 2\Sigma_{i<j} d_i d_j \rho_{i,j}, \quad (4.2.1)$$

$$\sigma_2^2(DIF) = \frac{3}{4}\Sigma d_i^2 + \frac{1}{2}\Sigma_{i<j} d_i d_j (\rho_{i,j} + \rho_{i,j}^2 + \delta_i \eta_i \delta_j \eta_j \rho_{i,j}). \quad (4.2.2)$$

Напомним, что символом η обозначается генотип линии-родоначальника второго цикла, в данном случае линии gk-5. Произведение $\delta_i \eta_i \delta_j \eta_j$ - показатель рекомбинации. Оно равно -1, если пара локусов i, j рекомбинировала в gk-5 и равно 1 в противоположном случае.

Дисперсия во втором цикле σ_2^2 падает по сравнению с σ_1^2 по меньшей мере на четверть и не может превысить $\frac{3}{4}\sigma_1^2$. Опуститься ниже она может, насколько именно – зависит от сцепления и направленности эффектов. Вычтем из утроенной первой дисперсии учетверенную вторую дисперсию и получим:

$$3\sigma_1^2(DIF) - 4\sigma_2^2(DIF) = 2\Sigma_{i<j} d_i d_j (2\rho_{i,j} - \rho_{i,j}^2 - \delta_i \eta_i \delta_j \eta_j \rho_{i,j}).$$

Эта разность, по которой можно диагностировать среднее сцепление, может иметь сколько-нибудь заметную величину, когда доминантные эффекты d в высокой степени однонаправлены и произведения $d_i d_j$ большей частью положительны. В противном случае разность будет небольшой и не будет различима на фоне случайной изменчивости. Кроме того, при положительных $d_i d_j$ преобразования типа $\Sigma d_i d_j \rho_{i,j} = \bar{\rho} \Sigma d_i d_j$ будут корректны при любом расположении генов, а не только случайном: отношение $\frac{\Sigma d_i d_j \rho_{i,j}}{\Sigma d_i d_j}$ в любом случае равно средневзвешенному $\bar{\rho}$, где положительными весами служат

произведения $d_i d_j$, тогда как при знакопеременных $d_i d_j$ данные преобразования справедливы лишь для математических ожиданий. По этой же причине не применяем для анализа сцепления дисперсию SUM , вызванную знакопеременными аддитивными эффектами.

Верхнюю оценку для $\bar{\rho}$ можно получить из формул (3.5.2) и (3.10.1):

$$\Sigma d^2 = \frac{\sigma_1^2(DIF) - \bar{\rho}(\Sigma d)^2}{1 - \bar{\rho}} \quad \text{и} \quad \Sigma d^2 = \frac{4\sigma_2^2(DIF) - (\bar{\rho} + 2\bar{\rho}^2)(\Sigma d)^2}{3 - \bar{\rho} - 2\bar{\rho}^2} \quad (4.3)$$

Убрав обозначения DIF из скобок и обозначив $\Sigma d = D$, получим из условий $\Sigma d^2 > 0$ и $\bar{\rho}^2 \geq (\bar{\rho})^2$:

$$\bar{\rho} < \sigma_1^2/D^2 \quad \text{из первого равенства и} \quad \bar{\rho} < \left(\sqrt{1 + \frac{32\sigma_2^2}{D^2}} - 1 \right) / 4 \approx 4\sigma_2^2/D^2 \quad \text{из второго.}$$

Первая из полученных оценок более мощная.

Для вычисления нижней оценки $\bar{\rho}$ воспользуемся выражениями (4.3), приравняв их правые части:

$$\frac{\sigma_1^2(DIF) - \bar{\rho}(\Sigma d)^2}{1 - \bar{\rho}} = \frac{4\sigma_2^2(DIF) - (\bar{\rho} + 2\bar{\rho}^2)(\Sigma d)^2}{3 - \bar{\rho} - 2\bar{\rho}^2}.$$

После преобразований получаем:

$$3\sigma_1^2 - 4\sigma_2^2 = \bar{\rho}(2D^2 + \sigma_1^2 - 4\sigma_2^2) - \bar{\rho}^2(2D^2 - 2\sigma_1^2). \quad (4.4)$$

Средний квадрат $\bar{\rho}^2$ может принимать значения от $(\bar{\rho})^2$ до $\bar{\rho}$. Из условия $\bar{\rho}^2 \geq (\bar{\rho})^2$ следует неравенство

$$(\bar{\rho})^2(2D^2 - 2\sigma_1^2) \leq \bar{\rho}(2D^2 + \sigma_1^2 - 4\sigma_2^2) - (3\sigma_1^2 - 4\sigma_2^2), \quad \text{имеющее решение}$$

$$\bar{\rho} \geq \frac{3\sigma_1^2 - 4\sigma_2^2}{2D^2 - 2\sigma_1^2}.$$

Другое условие $\bar{\rho}^2 \leq \bar{\rho}$ информативной верхней границы не дает, из него следует только тривиальное ограничение $\bar{\rho} \leq 1$.

В итоге получаем расчетные формулы для минимальной и максимальной оценок $\bar{\rho}$:

$$\bar{\rho}_{min} = \frac{3\sigma_1^2 - 4\sigma_2^2}{2D^2 - 2\sigma_1^2}, \quad \bar{\rho}_{max} = \frac{\sigma_1^2}{D^2}. \quad (4.5)$$

В имитационных испытаниях проверялась эффективность этих оценок при различных значениях коэффициента однонаправленности. Задавались параметры: 100 линий в цикле, 20, 50 и 100 локусов, размер генома 1500 сМ. Доминантные эффекты равны по величине, но могут иметь разный знак, число положительных и отрицательных эффектов определяется коэффициентом однонаправленности $k = \Sigma d/50$, которому придавали значения от 0,1 до 1. По каждому варианту проводилось 200 имитаций, перед каждой имитацией локализация и знаки эффектов определялись заново случайным образом.

Модельная проверка показала, что эффективность оценок $\bar{\rho}_{min}$ и $\bar{\rho}_{max}$ убывает с уменьшением величины nk^2 . В таблице 4.6, где представлен вариант 50 локусов, оценки наиболее информативны и устойчивы при $k = 1$. В этом случае они максимально приближены к истинному значению, обладают минимальным разбросом и минимальным риском получить ошибку, когда истинное $\bar{\rho}$ не попадает в найденный диапазон. При снижении k снижается и эффективность оценок. Снижение эффективности становится заметным начиная с $k = 0,6$, а начиная с $k = 0,4$ оценки становятся совершенно неудовлетворительными.

Для экспериментальной оценки среднего сцепления в 2016 году было проведено одновременное испытание тесткроссов серий гk-0 и гk-200 на одном участке, причем тесткроссы разных серий чередовались в общем блоке (биометрические данные в таблицах А5 и А8).

Для отдельно взятого признака эти оценки будут ненадежны, потому что основаны на разности дисперсий. Поэтому сцепление будем оценивать усредненно по разным признакам. Получим величину, характеризующую среднее распределение локусов, контролирующих разные признаки. Такое усреднение отчасти оправдано тем, что наборы действующих локусов для разных признаков должны частично совпадать, потому что один локус может влиять на ряд признаков. С другой стороны, для отдельных признаков возможны частные особенности распределения, которые обнаружить невозможно.

Основной источник ошибки – дисперсии σ_1^2 и σ_2^2 . Относительная ошибка дисперсии равна $\sqrt{\frac{2}{n-1}}$, где n – объем выборки. В нашем случае n – число дигиплоидных линий: $n = 31$ для σ_1^2 и $n = 36$ для σ_2^2 . Относительные ошибки дисперсии будут равны, соответственно, 0,26 и 0,24. Из формул (4.5) следует, что ошибка ρ будет тем меньше, чем меньше будут дисперсии относительно D^2 . Отношение D^2 к среднему между наблюдаемыми σ_1^2 и σ_2^2 примем за показатель надежности. В таблице 6.2 признаки

Таблица 4.6. Модельная проверка минимальных и максимальных оценок среднего сцепления $\bar{\rho}$ при 50 локусах и различных значениях коэффициента однонаправленности k

k	$\bar{\rho}_{min}$			$\bar{\rho}_{max}$			$\bar{\rho}_{фактическое}$	
	Среднее	Средне-квадратичное отклонение	Частота ошибок	Среднее	Средне-квадратичное отклонение	Частота ошибок	Среднее	Средне-квадратичное отклонение
1	0,019	0,018	0,07	0,065	0,010	0,015	0,045	0,005
0,9	0,015	0,019	0,06	0,066	0,011	0,005	0,046	0,005
0,8	0,017	0,022	0,08	0,076	0,013	0	0,045	0,005
0,7	0,021	0,024	0,13	0,084	0,016	0	0,047	0,005
0,6	0,020	0,030	0,20	0,101	0,018	0	0,046	0,005
0,5	0,013	0,034	0,16	0,113	0,023	0	0,046	0,005
0,4	0,023	0,056	0,31	0,166	0,039	0	0,045	0,006
0,3	0,015	0,099	0,38	0,229	0,074	0	0,046	0,006
0,2	-0,019	0,238	0,45	0,519	0,134	0	0,045	0,005
0,1	1,388	23,47	0,67	1,361	1,064	0	0,046	0,005

Примечание. Ошибками считаются $\bar{\rho}_{min} > \bar{\rho}_{фактическое}$ и $\bar{\rho}_{max} < \bar{\rho}_{фактическое}$

Таблица 4.7. Оценки среднего сцепления по доминантным эффектам в 2016 г.

Признак	σ_1^2	σ_2^2	D^2	ρ_{min}	ρ_{max}	D^2 / σ^2
Диаметр початка, мм	4,90	1,07	7,33	0,106±0,040	0,91±0,024	30,39
Масса стержня початка, г	23,0	8,73	18,3	0,055±0,032	0,069±0,018	26,47
Высота растения, см	126,6	47,1	40,6	0,063±0,035	0,077±0,020	24,01
Длина стебля, см	99,7	39,1	33,7	0,069±0,041	0,088±0,023	20,18
Продуктивность первого початка, г	635,9	387,1	92,6	0,023±0,039	0,074±0,019	17,84
Длина початка, мм	155,0	156,6	50,5	-0,034±0,040	0,061±0,016	16,34
Длина метелки, см	3,94	2,60	7,04	0,016±0,043	0,079±0,021	15,84
Общая продуктивность, г/раст.	1132	588,6	110,5	0,047±0,047	0,093±0,024	15,76
Интервал от сева до цветения метелки, дн.	1,44	1,57	-4,24	-0,059±0,056	0,080±0,021	12,01
Интервал от сева до цветения початка, дн.	2,10	2,70	-4,76	-0,109±0,074	0,093±0,024	9,60
Интервал цветение-созревание, дн.	11,3	6,12	7,38	0,108±0,122	0,207±0,053	6,87
Диаметр стебля, мм	1,01	0,478	1,56	0,387±0,324	0,413±0,107	3,75
Разрыв цветения, дн.	0,534	0,412	-0,74	-1,26±18,87	0,968±0,250	1,19
Интервал от сева до созревания, дн.	11,0	7,61	2,61	-0,314±1,345	1,621±0,418	0,76
Число рядов зерен	0,447	0,909	0,145	2,694±1,319	21,29±5,50	0,04

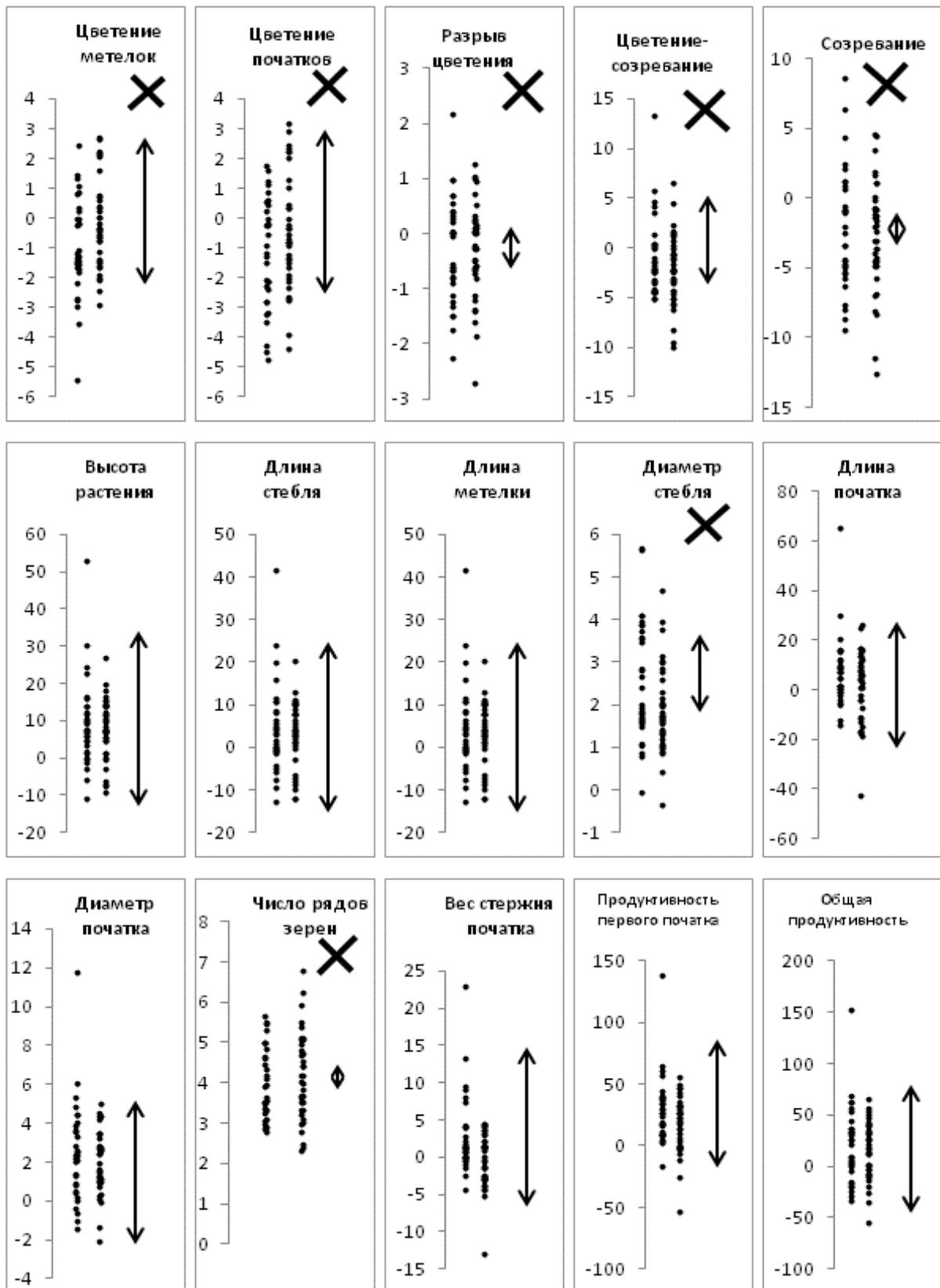


Рис.4.5. Сопоставление дисперсии *DIF* с гетерозисным эффектом для различных признаков в опыте 2016 г.

На каждом рисунке левая группа точек – значения *DIF* в тесткрассах tk-0, правая группа точек – значения *DIF* в тесткрассах tk-200, длина стрелки равна Σd . Косым крестом отмечены отбракованные признаки.

расположены по убыванию этого показателя, в ней приведены рассчитанные значения ρ_{min} и ρ_{max} вместе с промежуточными величинами.

Границу надежности устанавливаем между 12 и 15. Ниже этой границы начинают регулярно увеличиваться ошибки, а рассчитанные значения ρ начинают сильно расходиться между собой. В итоге оставлены 8 признаков: 1) высота растения; 2) длина стебля; 3) длина метелки; 4) длина початка; 5) диаметр початка; 6) масса стержня початка; 7) продуктивность первого початка; 8) общая продуктивность. Остальные признаки следует отбраковать (рис. 4.5). Результаты по отобраным признакам надо теперь усреднить. В случае сцепления дисперсия σ_2^2 должна составлять менее чем 0,75 от σ_1^2 . Наблюдаемое отношение варьирует от 0,22 до 1,01 для разных признаков, в среднем 0,52. Значение 1,01 (для длины початка) тоже включаем в усреднение, хотя из-за того, что оно превысило 0,75, нижняя граница сцепления получилась отрицательной. Оценочные границы для среднего сцепления получаются равными

$$\rho_{min} = 0,043 \pm 0,015, \quad \rho_{max} = 0,079 \pm 0,004.$$

Рабочее значение $\bar{\rho} = 0,054$, которое мы использовали в расчетах, находится в пределах найденного диапазона 0,04-0,08, так что предположение о случайном распределении действующих локусов согласуется с полученными данными.

Полученная интервальная оценка позволяет рассчитать верхние и нижние пределы для сделанных ранее оценок степени доминирования. Но на вывод о преобладающей роли доминирования в эффекте гетерозиса это не повлияет. Этот вывод может потерять силу только при $\bar{\rho} < 0,018$, что гораздо ниже минимальной оценки.

4.4. Рекомбинация на гомозиготном фоне

Для селекции выгодна высокая частота рекомбинации, чтобы сцепленные гены могли разделяться кроссинговером и образовывать новые сочетания. Выше мы установили, что в комбинации Rf7×Ky123 среднее сцепление, а значит, и средняя частота рекомбинации примерно соответствуют теоретически ожидаемому. Но заметим, что ожидаемое среднее вычислено по рекомбинационным данным, которые получены для состояния с высокой гетерозиготностью. Это диктуется самой процедурой измерения *rf* (частота рекомбинации – *recombination frequency*). Чтобы измерить частоту рекомбинации

между локусами *A* и *B*, обычно требуется скрестить двойной мутант *aabb* с линией дикого типа *AABB*, и тогда гибрид *AaBb* будет продуцировать в мейозе рекомбинантные гаметы *Ab* и *Ab* с некоторой частотой, которую и называют частотой рекомбинации. Линию дикого типа можно выбрать любую, и степень гетерозиготности у гибрида получается примерно такая же, как от скрещивания случайно выбранной пары линий.

В нашей селекционной схеме (раздел 5.1) предусмотрено, однако, применение скрещиваний с разной степенью гетерозиготности: 1, около 0,5 и близко к нулю, если гетерозиготность в F_1 принять за единицу. Уровень F_1 не означает полную гетерозиготность. Известно, что гибрид Мо17×В73 гетерозиготен на 10%, остальные 90% локусов гомозиготны [159]. Восемь линий, из которых получена популяция MAGIC, различаются между собой по генотипу в среднем на 5% [33]. Поэтому можно ориентировочно принять, что в случайной паре линий различаются 5-10% локусов, именно такая и будет ожидаемая гетерозиготность для среднего гибрида. Для такого уровня гетерозиготности и получены рекомбинационные данные, по которым составлены генетические карты. Данные по частоте рекомбинации при более низкой гетерозиготности малочисленны, потому что для их получения требуется несколько поколений селекции. Чтобы измерить частоту рекомбинации между двумя локусами на гомозиготном фоне, надо вывести пару изогенных линий, которые были бы идентичны по генотипу за исключением двух рекомбинирующих локусов.

Связь частоты рекомбинации с гомо- и гетерозиготностью мы наблюдали при изучении *rf* в F_2 (Ку123×2-9м) [212]. Второй родитель 2-9м – множественно маркированная линия, несущая следующие мутации (в скобках даем номер хромосомы и локализацию в сМ согласно карте *Genetic* [115]):

p1 (1-70,0) – белый стержень початка;

ws3 (2-2,0) – белые листовые влагалища;

lg1 (2-12,72) – безлигульный лист;

gl2 (2-30,65) – глянцевые всходы;

y1 (6-30,13) – белый эндосперм;

cl (9-16,18) – неокрашенный алейрон;

sh1 (9-20,08) – сморщенный эндосперм;

wx1 (9-47,93) – восковидный эндосперм;

R1 (10-95,24) - окрашенный алейрон (у 2-9м доминантный аллель).

Из этих маркеров сцеплены *ws3-lg1-gl2* и *c1-sh1-wx1*, в этих сегментах можно измерять *rf*. Мы измеряли *rf* по расщеплению в семействах F₃, полученных от самоопыления растений F₂. Эти растения мы генотипировали по всем маркерам и проверяли связь генотипа с частотой рекомбинации. Мы искали эффекты отдельных маркеров, которые указывали бы на присутствие рядом с ними *rec*-генов, управляющих частотой рекомбинации, но вместо этого обнаружили другое явление. Оказалось, что на рекомбинацию между двумя локусами третий локус влияет лишь в том случае, когда он располагается рядом. При этом имеет значение только гетерозиготность в третьем локусе. Если этот локус гетерозиготен, то *rf* в соседнем сегменте снижена, а если гомозиготен – повышена. Результаты представлены в таблице 4.8. В 1995 году самоопылено 227 растений F₂, в 1996 – 177, но *rf* оценивали лишь у растений, гетерозиготных по обоим сцепленным маркерам.

Эффект соседнего локуса проявился в обоих годах с высокой значимостью, за исключением влияния локуса *ws3* на *rf* (*lg1-gl2*). Можно заметить связь между величиной эффекта третьего локуса и положением его на хромосоме: эффект тем значительней, чем длиннее находящийся за ним немаркированный участок. Самые значительные эффекты у локусов *gl2* и *wx1*, от которых до правого края хромосомы 152 и 116 сМ (длины хромосом 2 и 9 равны 183 и 164 сМ по упомянутой карте). Менее значителен эффект у локуса *c1*, находящегося в 21 сМ от левого края хромосомы 9 (начало этой хромосомы имеет на карте отрицательную координату: -4,5). У локуса *ws3*, находящегося в 2 сМ от левого края, эффект уже незаметен.

Оценим средний размер гетерозиготной зоны в разных классах. Отрезок между двумя гетерозиготными локусами считаем полностью гетерозиготным (двойными обмены для простоты пренебрегаем), отрезок между гетерозиготным и гомозиготным локусом делим пополам на гетерозиготную и гомозиготную зоны. Остается оценить среднюю дистанцию x , на которую продолжается гетерозиготная зона после краевого гетерозиготного локуса. Если расстояние от последнего гетерозиготного локуса до конца хромосомы равно d и на этом отрезке суммарно в микро- и мегаспорогенезе произошло m обменов, то в среднем $x = \frac{d}{m+1}$. Вероятность того, что произошло m обменов при ожидаемой частоте λ , равна $P(m) = \frac{\lambda^m e^{-\lambda}}{m!}$. Так как хромосом две, $\lambda = 2d$. Вычисляем матожидание x :

$$M(x) = \sum_{m=0}^{\infty} \frac{d}{m+1} \frac{(2d)^m}{m!} e^{-2d} = \frac{e^{-2d}}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \frac{(2d)^m}{m!} = \frac{e^{-2d}}{2} (e^{2d} - 1) = \frac{1 - e^{-2d}}{2} [212].$$

Таблица 4.8. Средние значения *rf* в различных генотипах F₂ (Ку123×2-9м)

Измеряемая величина	Генотип растений F ₂	Среднее <i>rf</i> , %	
		1995	1996
<i>rf(ws3-<i>gl1</i>)</i>	<i>gl2</i> +/+	20,2±3,3 (6) ***	20,2±2,0 (12) ***
	<i>gl2</i> +/-	12,0±0,5 (63)	10,6±0,4 (88)
	<i>gl2</i> -/-	21,5±2,1 (10)	17,3±2,1 (10)
	Всего F ₂	13,8±0,7 (79)	12,3±0,5 (110)
<i>rf(<i>lg1-gl2</i>)</i>	<i>ws3</i> +/+	25,8±1,5 (5) *	18,0±1,7 (3)
	<i>ws3</i> +/-	20,6±0,6 (64)	19,1±0,5 (88)
	<i>ws3</i> -/-	19,0±1,9 (2)	-
	Всего F ₂	21,0±0,6 (71)	19,0±0,5 (91)
<i>rf(<i>c1-sh1</i>)</i>	<i>wx1</i> +/+	7,4±0,6 (13) ***	7,2±0,7 (13) ***
	<i>wx1</i> +/-	5,5±0,3 (64)	4,8±0,4 (44)
	<i>wx1</i> -/-	11,8±1,6 (8)	7,4±0,9 (8)
	Всего F ₂	6,4±0,4 (85)	5,6±0,3 (65)
<i>rf(<i>sh1-wx1</i>)</i>	<i>c1</i> +/+	28,2±3,2 (5) **	27,4±1,8 (7)**
	<i>c1</i> +/-	21,6±0,6 (87)	21,7±0,6 (44)
	Всего F ₂	22,2±0,6 (87)	22,8±0,6 (62)

Примечание 1. В скобках указано число семейств (початков)

Примечание 2. Звездочки относятся ко всей клетке и указывают значимость влияния локуса:

*P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001

Примечание 3. Данные по классу *c1*-/- отсутствуют, потому что он неотличим от класса *R1*-/-

Таким образом, если пренебречь интерференцией, то получается, что гетерозиготная зона продолжается после последнего локуса, который ее маркирует, в среднем на расстояние $\frac{1-e^{-2d}}{2}$, что равно частоте рекомбинации между последним локусом и теломерой по формуле Холдейна.

Рассчитанная длина гетерозиготных зон приведена в таблице 4.9. Разница в их длине сравнивается с изменением *rf*. Видно, что чем сильнее сокращение гетерозиготной зоны, тем больше относительное увеличение *rf*. Предельному расширению гетерозиготной зоны отвечает состояние F₁, и там значения *rf* ниже, чем во всех классах F₂. Частоту рекомбинации в F₁ определяли не в 1995-96, а в другие годы (табл. 4.10), но эти значения не слишком варьируют по годам, поэтому их можно сравнивать с F₂. В той же таблице приведены данные и для других линий, которые используются в данной работе – Rf7, МК01 и А619. У их гибридов с 2-9м частота рекомбинации не отличается существенно от Ку123×2-9м и согласуется с табличными расстояниями, если пересчитать их в *rf* по функции Холдейна.

Таблица 4.9. Изменение *rf* в сравнении с изменением ожидаемой длины гетерозиготной зоны в F₂ (Ку123×2-9м) по данным 1995-1996 гг.

Гетерозиготные участки	Средняя длина, сМ	Укорочение, сМ	Повышение <i>rf</i> (среднее по двум годам)
<i>ws3-lg1-gl2</i>	78,2		
<i>ws3-lg1</i>	21,6	56,6	в 1,77 раза
<i>lg1-gl2</i>	70,9	7,3	в 1,05 раза
<i>c1-sh1-wx1</i>	93,4		
<i>c1-sh1</i>	34,8	58,6	в 1,58 раза
<i>sh1-wx1</i>	74,9	18,5	в 1,28 раза

Таблица 4.10. Частота рекомбинации в F₁

Генотип и год	Среднее <i>rf</i> , %			
	<i>ws3-lg1</i>	<i>lg1-gl2</i>	<i>c1-sh1</i>	<i>sh1-wx1</i>
Ку123×2-9м, 1993	-	-	2,7±0,4 (12)	21,0±0,6 (12)
Ку123×2-9м, 1994	7,8±0,6 (10)	14,3±1,2 (10)	2,3±0,7 (9)	19,6±1,4 (9)
Ку123×2-9м, 2000	8,1±0,6 (12)	14,8±0,6 (12)	4,1±0,7 (12)	19,5±0,7 (12)
Ку123×2-9м, 2013	8,0±0,7 (5)	18,1±1,3 (5)	4,3±0,2 (5)	19,8±0,9 (5)
МК01×2-9м, 1994	-	-	3,6±1,1 (7)	18,6±1,6 (7)
МК01×2-9м, 2013	10,5±1,0 (6)	18,4±1,2 (6)	4,0±0,8 (6)	19,1±0,9 (6)
Rf7×2-9м, 1993	-	-	-	19,9±1,3 (11)
Rf7×2-9м, 1994	-	-	-	18,3±1,4 (6)
A619×2-9м, 2017	8,4±2,4 (2)	15,3±1,1 (2)	-	17,2±0,3 (2)
Табличное расстояние по maizeGDB (genetic)	10,7	17,9	3,9	27,8
Ожидаемое <i>rf</i> по Холдейну	9,6	15,1	3,75	21,4
Ожидаемое <i>rf</i> по Косамби	10,6	17,2	3,9	25,3

Примечание 1. В скобках указано число семейств (початков).

Примечание 2. Линии Rf7 и A619, как и 2-9м, несут рецессивный аллель *c1*.

Мы решили проверить, до каких пределов может пойти повышение *rf* при максимальном сокращении гетерозиготной зоны. Для этого мы перевели маркерные локусы на генетический фон линий Ку123 и МК01 путем многократного беккроссирования и получили 8 линий:

$M(lg,gl)_6$, $K(lg,gl)_6$, $M(c,sh,R)_6$, $K(c,sh,R)_7$, $M(R)_7$, $K(R)_7$, $M(sh,wx)_7$, $K(sh,wx)_5$.

Начальные буквы М и К означают МК01 и Ку123, в скобках указаны перенесенные мутации (для краткости без номеров), цифровой индекс означает число поколений

беккроссирования. Вместе с аллелем *c1* перенесен и доминантный аллель *R1*, чтобы проявлялась антоциановая окраска зерен и можно было наблюдать расщепление по *c1*. Линии, содержащие мутацию *ws3*, создать не удалось, потому что при попытке внедрить эту мутацию в МК01 и Ку123 сильно снижалась их жизнеспособность и продуктивность.

Частоту рекомбинации на гомозиготном фоне наблюдали в 2017 году в генотипах МК01×М(*lg,gl*)₆, Ку123×К(*lg,gl*)₆, М(*R*)₇×М(*c,sh,R*)₆, К(*R*)₇×К(*c,sh,R*)₇, МК01×М(*sh,wx*)₇, Ку123×К(*sh,wx*)₅. Для контроля проверяли частоту рекомбинации на гетерозиготном фоне в генотипах Ку123×М(*lg,gl*)₆, МК01×К(*lg,gl*)₆, К(*R*)₇×М(*c,sh,R*)₆, М(*R*)₇×К(*c,sh,R*)₇, М(*sh,wx*)₇×Ку123, МК01×К(*sh,wx*)₅.

Частоту рекомбинации проверяли отдельно в микро- и мегаспорогенезе, то есть в метелках и початках, тестерами служили соответствующие изогенные линии. В каждом варианте испытывали от 7 до 12 растений, средний объем семейства составлял 270 зерен (для признаков *c1*, *sh1*, *wx1*) или 180 проростков (для признаков *lg1*, *gl2*), семейства объема меньше 50 не учитывались (табл. 4.11).

Если на гетерозиготном фоне частота рекомбинации примерно совпала как с ожидаемой по генетической карте, так и с наблюдавшейся на различных гибридах F₁, то на гомозиготном фоне она возросла примерно вдвое. Это возрастание проявилось и в микро-, и в мегаспорогенезе, хотя можно заметить, что в мегаспорогенезе частота рекомбинации менее устойчива. Если в микроспорогенезе *rf* определяется в основном фактором гомо- и гетерозиготности, то в мегаспорогенезе проявляются специфические для генотипа эффекты, которые могут действовать и на повышение, и на понижение.

Отношение *rf* на гомозиготном фоне (среднее между МК01 и Ку123) к *rf* на гетерозиготном фоне (среднее между прямым и обратным гибридом) варьирует от 1,67 до 2,54 в зависимости от сегмента и пола, в женском мейозе относительный эффект гомозиготного фона проявляется сильнее, чем в мужском. Наблюдаются и различия между сегментами: эффект возрастает в ряду *lg1-gl2* < *c1-sh1* < *sh1-wx1*. Не исключено, что различия между сегментами связаны с их положением относительно центромеры. Сегмент *lg1-gl2*, в котором отношение гомо/гетеро наименьшее, располагается близко к левому концу хромосомы, и середина его находится на расстоянии 65 сМ от центромеры. Середина сегмента *c1-sh1* находится в 39 сМ от центромеры, а середина сегмента *sh1-wx1* – в 23 сМ.

Оценим интенсивность кроссинговера. Длина отрезков *gl2-lg1*, *c1-sh1* и *sh1-wx1* равна 6,36, 1,75 и 11,77 мегабаз (Мб). Тогда интенсивность на первых двух отрезках составит 2,8-3,2 сМ/Мб на гетерозиготном фоне и 4,9-6,0 сМ/Мб на гомозиготном. В

Таблица 4.11. Частота рекомбинации на гомо- и гетерозиготном фоне в опыте 2017 г.

Генетический фон	<i>rf</i> (<i>lg1-gl2</i>), %		<i>rf</i> (<i>c1-sh1</i>), %		<i>rf</i> (<i>sh1-wx1</i>), %	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
МК01	27,6±1,4	26,8±1,6	9,8±1,2	10,9±0,9	38,4±0,5	30,2±1,1 ***
Ку123	34,3±0,9	42,4±1,3 **	9,6±0,3	10,1±1,1	36,8±1,3	37,0±1,1
МК01 х Ку123(изо)	17,2±0,3	16,7±0,7	5,3±0,2	5,2±0,3	16,9±0,5	15,3±0,6
Ку123 х МК01(изо)	19,9±0,9	18,8±0,8	5,8±0,3	5,2±0,3	16,7±0,8	11,2±0,7 **
гомо/гетеро	1,67	1,95	1,76	2,01	2,34	2,54

Примечание 1. В последней строке для случая *sh1-wx1* применено обратное скрещивание:
МК01(изо) × Ку123

Примечание 2. Значимость эффекта пола **P<0,01, ***P<0,001

последнем отрезке, лежащем ближе всего к центромере, интенсивность кроссинговера составила 1,1–1,4 на гетерозиготном фоне (в зависимости от пола) и 2,8–3,2 – на гомозиготном. То есть на гомозиготном фоне различия между сегментами несколько сгладились, а интенсивность обменов в третьем сегменте стала такой, какая характерна для дистальных сегментов на гетерозиготном фоне. Возможно, на гомозиготном фоне ослабляется действие факторов, которые подавляют кроссинговер в прицентромерных зонах [90], и рекомбинация повышается в первую очередь в этих зонах, где она обычно подавлена.

Эффекты усиления рассчитаны без учета двойных обменов, а с учетом двойных обменов они должны быть еще выше, особенно для длинных сегментов *lg1-gl2* и *sh1-wx*. Но нам неизвестно, как на гомозиготном фоне проявляется интерференция, и по какому правилу надо учитывать двойные обмены – по Холдейну или по Косамби, а может быть, в этом случае не выполняются оба правила. Если гомозиготный фон так влияет на *rf*, то очень возможно, что он в таких же масштабах влияет и на интерференцию.

Задача интенсификации кроссинговера, особенно в "молчащих" прицентромерных зонах (молчащих рекомбинационно, а не функционально) давно привлекает внимание исследователей, начиная с Дж. Расмуссона и Г.Д. Карпеченко (цит. по [201]), так как во многих случаях селекционный процесс тормозится недостаточной частотой рекомбинации. Это известная проблема недоступной рекомбинационной изменчивости [201], для решения которой предпринимаются поиски факторов, индуцирующих частоту и спектр кроссоверных обменов. Представленное здесь исследование выполнено в рамках обширной программы изучения рекомбиногенеза, начатой в нашей республике под руководством академика А.А. Жученко. Особое внимание уделялось физическим факторам, индуцирующим рекомбиногенез, но при этом исследовались и генетические

факторы. Из последних результатов отметим работу L. Andronic, в которой выявлен индуцирующий эффект вирусов на рекомбинацию у томата и ячменя, измеряемую по частоте хиазм. Особенно важно, что присутствие вируса повышает в первую очередь частоту интерстициальных хиазм, и повышение в отдельных случаях может достигать до 65% [6]. Очередным генетическим фактором является и выявленный в настоящей работе эффект гомозиготного генетического фона. Практически его можно использовать в поздних поколениях инбридинга, когда генетическое окружение станет в значительной мере гомозиготным и можно будет разделять оставшиеся неразделенные тесно связанные генные пары.

Вероятно, этот же эффект гомозиготного фона наблюдал в свое время и Р. Аллард [1] на лимской фасоли, где велась дивергентная селекция на изменение *rf*. Селекция была доведена до F₅, и отбор в плюс-направлении привел к повышению частоты рекомбинации в трех маркированных сегментах с 41% до 50%, с 19% до 33% и с 2% до 12%, тогда как отбор в минус-направлении оказался безрезультатным. Этот результат хорошо объясняется эффектом гомо- и гетерозиготности: в следующих поколениях *rf* не может быть меньше, чем в F₁, потому что в F₁ гетерозиготность максимальна, тогда как при инбридинге сокращается гетерозиготное окружение вокруг маркированных сегментов и потому *rf* увеличивается. Сам Р. Аллард причину изменчивости *rf* видел в генных эффектах, и предполагал, что предыдущий искусственный отбор велся на стабилизацию фенотипа, благодаря чему параллельно происходил отбор и на снижение *rf* до минимально возможного уровня. Заметим, однако, что здесь минимальная *rf* наблюдалась не в линиях, а в F₁, и в родительских линиях частота обменов не обязательно должна быть такой же.

Первоначально мы предполагали [212], что в гетерозиготном участке подавляется кроссинговер, и чем он длиннее, тем сильнее подавление во всех составляющих его сегментах. Что касается частоты обменов в гомозиготных участках, то мы предполагали, что она стабильно высокая и равна пределу, к которому стремится *rf* в гетерозиготных участках при их сокращении.

Однако недавние эксперименты на арабидопсисе [191] показали, что возможно и другое объяснение. На арабидопсисе наблюдался эффект, подобный нашему - повышалась *rf* в гетерозиготных маркированных сегментах, когда соседние участки переходили в гомозиготное состояние, хотя это повышение было не столь значительным – в 1,1-1,35 раза, а не в 1,8-2,4, как у нас. Судя по представленным данным, частота рекомбинации падает с расширением соседней гетерозиготной зоны и это падение прослеживается до дистанции 35% *rf*. В отличие от нашего опыта, здесь была возможность измерять *rf* и в

таких участках, которые в основном гомозиготны, за исключением краевых маркерных локусов. В них частота рекомбинации тоже падала при замене гомозиготного окружения на гетерозиготное, но здесь происходило падение от нормального значения к пониженному, а не от повышенного к нормальному, как для гетерозиготных маркированных сегментов. Под нормальным мы имеем в виду значение, характерное для F_1 и отраженное на картах.

Авторы заключили, что в мозаичных генотипах, где чередуются гомо- и гетерозиготные участки, происходит перераспределение обменов из гомозиготных участков в гетерозиготные, а общая по геному частота обменов не меняется. Механизм этого явления остается неизвестным, достаточно ясно только, что в нем принимает участие интерференция. Кроссинговер у арабидопсиса может проходить по интерферирующему пути (85% обменов) и неинтерферирующему (15%), и перераспределяются только интерферирующие обмены. На неинтерферирующие обмены гетерозиготность влияет иначе: она подавляет такие обмены (снижение в 1,3 – 1,5 раз в данном эксперименте), но не проявляет цис-эффекта, частота обменов зависит от состояния самого маркированного сегмента, но не соседних.

Возможно, у кукурузы эффект гомо- и гетерозиготности тоже вызван перераспределением обменов. У кукурузы обмены также совершаются по интерферирующему и неинтерферирующему пути и в такой же пропорции 85:15 [44]. В пользу такого объяснения говорит и отсутствие существенной разницы между гибридами и линиями по частоте хиазм (например, [157]). Мы наблюдали у гибрида Ку123×2-9м 19,8 хиазм на клетку, а у его родителей 21,4 (Ку123) и 19,4 (2-9м). В группе из 8 линий наблюдалась средняя частота хиазм 19,2, а у их гибридов с 2-9м – в среднем 19,0, причем у гибридов преобладало промежуточное проявление [211]. Впрочем, оценка частоты обменов по частоте хиазм может быть некорректной, потому что у кукурузы правило «одна хиазма – один обмен» не всегда выполняется [34].

Какое из двух объяснений справедливо для кукурузы, станет ясно после получения изогенных линий *c1-Sh1-wx1* и *ws3-Lgl-gl2*, выведение которых идет труднее и потому задерживается. Тогда можно будет проверить *rf* в маркированных сегментах, которые внутри отчасти гомозиготны. Если верны наши первоначальные предположения, то перевод внутренней части маркированного сегмента в гомозиготу должен сопровождаться повышением *rf* независимо от того, каким будет окружение – гомозиготным или гетерозиготным. Если же справедливо предположение о перераспределении обменов, то результат должен быть обратным.

Но, независимо от дальнейших результатов, сейчас можно считать установленным, что в мозаичных генотипах кукурузы, где чередуются гомо- и гетерозиготные участки, в гетерозиготных участках rf выше, чем в F_1 , и это надо учитывать в расчетах дисперсий количественных признаков. В нашем случае это надо учитывать при анализе дисперсий в тесткроссах $rk-100$ и $rk-200$. Если вернемся к разделу 3.2 и пересмотрим вывод формул 3.9 для дисперсий SUM и DIF в серии $rk-200$, то получим, что в формулах ρ заменится на ρ_1 , а ρ^2 заменится на $\rho_1\rho_2$, где ρ_1 – сцепление между гетерозиготными локусами в F_1 , а ρ_2 – в $F_1 \times rk - 5$. В последнем генотипе средняя гетерозиготность равна 50% относительно F_1 , то есть такая же, как в F_2 , и для него следует ожидать повышения rf и снижения ρ в тех же пропорциях. Оценить изменение можно по $F_2(Ky123 \times 2-9m)$. Оценка эта будет очень приближительной, так как данные имеются только по четырем сегментам.

В данных сегментах ρ снизилось в F_2 по сравнению с F_1 в 1,14, 1,21, 1,06 и 1,09 раза, в среднем в 1,125. Принимая это за среднее снижение ρ при гетерозиготности 50%, получим $\overline{\rho_1\rho_2} = 0,0318$. Это значение подставляем в формулы 3.9 вместо $\overline{\rho^2} = 0,0358$.

Для расчетов в серии $rk-100$ надо изменить $\bar{\rho}$. Линии этой серии получены из генотипа $rk-6 \times Rf7$, который, судя как по его собственной продуктивности, так и по продуктивности $rk-6 \times Ky123$, гетерозиготен не на 50%, а в меньшей степени. По данным нескольких лет, линия $rk-6$ проявляет в скрещивании с $Rf7$ вдвое большую комбинационную способность, чем в скрещивании с $Ky123$. Поэтому гетерозиготность гибрида $rk-6 \times Rf7$ оцениваем в $1/3$, а среднее сцепление снижаем в 1,08 раза, а не в 1,125, и получаем $\bar{\rho} = 0,0504$.

Пересчитанные значения средней степени доминирования β приведем в таблице 4.12. По сравнению с табл. 3.9 значения повысились в среднем на 0,02, максимум на 0,07 (масса стержня початка, серия $rk-200$ в 2016 году). Изменения оказались не настолько значительными, чтобы повлиять на общие выводы.

Так же незначительно эффект гомо- и гетерозиготности влияет на интервальную оценку среднего сцепления, выполненную в предыдущем разделе 4.3. Верхняя оценка останется прежней, но она будет относиться к ρ_1 . Вывод нижней оценки несколько изменится: неравенство $\overline{\rho^2} \geq (\bar{\rho})^2$ заменится на менее мощное неравенство $\overline{\rho_1} \cdot \overline{\rho_2} \geq 0$, что приведет к формуле $\bar{\rho}_{1min} = \frac{3\sigma_1^2 - 4\sigma_2^2}{2D^2 + \sigma_1^2 - 4\sigma_2^2}$. Расчет по новой формуле дает почти такой же средний результат: $\bar{\rho}_{1min} = 0,040 \pm 0,014$.

Таблица 4.12. Оценки средней степени доминирования с учетом влияния гомо- и гетерозиготности на сцепление генов

Признак	rk-100	rk-200	
	2013	2015	2016
Интервал от сева до цветения метелки	0,44	0,47	0,47
Интервал от сева до цветения початка	0	0,49	0,47
Разрыв цветения	0,54	0,31	0,42
Интервал цветение-созревание	0,35	0,45	0,67
Интервал от сева до созревания	0,46	0,26	0,51
Высота растения	0,43	0,2	0,32
Длина стебля	0,48	0,24	0,37
Длина метелки	0,48	0,32	0,39
Диаметр стебля	0,34	0,35	0,38
Длина початка	0,50	1,07	0,86
Диаметр початка	0,22	0,33	0
Число рядов зерен	0,42	0,47	0,42
Масса стержня початка	0,21	0,47	0,25
Продуктивность первого початка	0,49	0,92	0,48
Общая продуктивность	-	0,97	0,68

4.5. Выводы к главе 4

1. Расчет верхнего предела для дисперсии степени доминирования позволяет перейти от квадратичных генетических оценок к линейным и получать интервальные решения для линейной средней степени доминирования и степени однонаправленности доминантных эффектов.

2. Для изученных гибридов кукурузы установлено, что в локусах, контролирующих продуктивность, длину початка и интервал цветение-созревание, доминантные эффекты в основном положительны. В локусах, контролирующих продуктивность, возможные отрицательные доминантные эффекты составляют в сумме не более 1/7 от суммы положительных эффектов. У других признаков доминантные эффекты могут быть положительными и отрицательными, и средняя линейная степень доминирования может быть существенно ниже квадратичной оценки.

3. Типичное число основных локусов, контролирующих гетерозис, составляет для гибридов кукурузы несколько десятков. Данные по массовому сравнению гибридов и линий показывают, что гетерозис по продуктивности у кукурузы в типичном случае контролируется не более чем 100-150 локусами.

4. Для анализа результатов испытаний по диаллельной схеме и прочих экспериментов, в которых в массовом порядке сравниваются гибриды и родительские линии, предложена статистическая величина нормированного гетерозиса, которая, являясь обобщением частоты истинного гетерозиса, позволяет давать полученным данным массового сравнения генетическую интерпретацию.

4. Разработан и применен метод оценки среднего сцепления между локусами, контролирующими количественные признаки, основанный на сравнении дисперсий первого и второго ранга. Результаты согласуются с вычисленным ранее ожидаемым значением среднего сцепления, что подтверждает справедливость полученных несмещенных оценок генетических параметров.

5. Обнаружен эффект двукратного повышения частоты рекомбинации на гомозиготном фоне, что в теоретическом плане требует уточнения существующих сейчас моделей кроссинговера, а в практическом плане может помочь в решении проблемы недоступной рекомбинационной изменчивости.

5. ВОЗМОЖНОСТИ ДИГАПЛОИДНОЙ СЕЛЕКЦИИ У КУКУРУЗЫ

5.1. Схема обогатительно-восстановительной селекции

Исследования генетического контроля количественных признаков служили у нас практической цели – установить возможности дигаплоидной селекции. Дигаплоидные линии – относительно новое средство селекции с еще не полностью реализованными возможностями. Благодаря гаметическому расщеплению 1:1 и быстро достигаемой полной гомозиготности они должны быть особенно эффективны в комбинировании генетического материала, в создании новых гомозиготных линий с заданными свойствами, геном которых составлен из элементов генома линий-предшественников. Следует ожидать, что применение дигаплоидных линий позволит решать новые задачи.

Наше внимание привлекла задача объединения в гомозиготном генотипе возможно большего числа благоприятных аллелей, отвечающих за гетерозис. В случае полного выполнения поставленной цели это означало бы закрепление гетерозиса – создание растительной формы, совмещающей гибридную продуктивность с негибридным способом размножения, и была бы решена задача, которую для кукурузы до сих пор не удалось решить. В случае неполного выполнения этой цели, если бы не удалось собрать вместе все благоприятные аллели, это означало бы создание гомозиготной линии с достаточно высокой продуктивностью.

Полученные нами результаты генетического анализа показывают, что генетическая организация гетерозиса у кукурузы благоприятна для решения этой задачи. Доминантная, а не сверхдоминантная природа гетерозиса означает, что эта задача в принципе решаема. Оцененное число основных действующих локусов – несколько десятков – означает, что на одну хромосому приходится в среднем несколько локусов. Так как среднее сцепление между ними примерно равно статистически ожидаемому, то очень тесное сцепление в фазе отталкивания, которое может серьезно осложнить селекцию, не должно встречаться слишком часто. Благоприятным обстоятельством является и пониженная средняя степень доминирования в действующих локусах, не равная единице: благодаря этому для воспроизведения гибридной продуктивности не обязательно объединение в одном генотипе полного комплекта плюс-аллелей.

Для решения поставленной задачи разработана схема дигаплоидной селекции, названная нами обогатительно-восстановительной [207]. Цель – собрать в гомозиготном

генотипе возможно большее число благоприятных аллелей из двух линий, проявляющих при скрещивании гетерозис любой природы, за исключением сверхдоминантной. Родительские линии предполагаются полностью гомозиготными. Поэтому каждый локус, по которому различаются линии, представлен двумя аллелями, один из которых повышает значение селектуемого признака (плюс-аллель), другой понижает (минус-аллель). Случай, когда оба аллеля равноценны, мы не рассматриваем, так как это будет либо сверхдоминирование, либо неучастие данного локуса в эффекте гетерозиса. Будем считать, что оба аллеля имеют равную вероятность попасть в гаплоид и далее в ДН-линию [231]. Распределение плюс-аллелей между родителями предполагается неизвестным.

Переходим к изложению схемы. Для определенности будем вести речь о селекции на продуктивность.

1-й цикл (начальный). Из F_1 выводится набор ДН-линий. Из них отбирается лучшая по продуктивности. У средней линии половина локусов, ответственных за гетерозис, будет гомозиготна по плюс-аллелям и половина – по минус-аллелям. В разных линиях соберется разное число плюс-аллелей, в лучшей по продуктивности линии их должно собраться больше половины от общего количества.

2-й цикл (обогажительный). В лучшей линии из предыдущего цикла собраны не все плюс-аллели. Недостающие надо получить из F_1 . Получить их из родителей мы не пытаемся, потому что распределение плюс-аллелей между родителями нам неизвестно, тогда как про F_1 мы точно знаем, что все плюс-аллели в нем присутствуют. Поэтому лучшая линия из предыдущего цикла скрещивается с F_1 , из потомства выводится набор ДН-линий. Лучшая линия используется в следующем цикле.

Проследим наследование произвольного локуса A в этой процедуре. У лучшей линии предыдущего цикла генотип может быть AA или aa . Если генотип AA , то скрещивая с F_1 , получаем $AA \times Aa = AA + Aa$. Растения с генотипом AA (половина растений в потомстве) дадут гаплоиды A и далее ДН-линии AA . Другая половина с генотипом Aa даст гаплоиды A и a и затем ДН-линии AA и aa в отношении 1:1. Следовательно, из ДН-линий второго цикла $\frac{3}{4}$ будут с генотипом AA и $\frac{1}{4}$ с генотипом aa . То есть у $\frac{1}{4}$ линий изменится генотип с AA на aa . Так же и в случае, когда генотип исходной линии aa : у $\frac{1}{4}$ ДН-линий генотип изменится с aa на AA .

Таким образом, этот цикл приводит к обновлению генома в среднем на четверть. У средней линии четверть собранных в предыдущем цикле плюс-аллелей будет потеряна, вместо них будут получены новые. У лучшей линии потеряно будет меньше, приобретено больше. Цикл называем обогажительным, потому что происходит обогащение генома

новыми плюс-аллелями.

3-й цикл (восстановительный). Надо вернуть плюс-аллели, потерянные в предыдущем цикле. Для этого лучшая линия второго цикла скрещивается с лучшей линией первого цикла. Из гибрида выводится набор ДН-линий, лучшая из которых используется в следующем цикле.

Проследим наследование произвольного локуса *A*. Если у обеих скрещиваемых линий генотип совпадает, то тот же генотип воспроизведется во всех ДН-линиях. Если у одной линии генотип *AA*, у другой *aa*, то у гибрида будет генотип *Aa*, из него произведутся гаплоиды *A* и *a* и далее ДН-линии *AA* и *aa* в отношении 1:1.

Таким образом, у средней линии будет возвращена половина плюс-аллелей, потерянных во втором цикле и будет утрачена половина вновь приобретенных. У лучшей линии возвращено будет больше, утрачено меньше. Цикл называем восстановительным, потому что в нем происходит полное или частичное восстановление плюс-аллелей, утраченных в предшествующем обогатительном цикле.

Далее продолжается чередование обогатительных циклов (четных) и восстановительных (нечетных). В обогатительном цикле под номером *k* лучшая ДН-линия из цикла *k-1* скрещивается с F_1 , из потомства выводится набор ДН-линий, лучшая из которых используется в следующем цикле. В восстановительном цикле под номером *k+1* лучшая линия из цикла *k* скрещивается с лучшей линией из цикла *k-1*. Из гибрида выводится набор ДН-линий, лучшая из них отбирается для участия в следующих двух циклах.

Селекцию можно вести до тех пор, пока не перестанет расти продуктивность у лучших линий восстановительных циклов. Результатом селекции будет являться лучшая линия, полученная в последнем восстановительном цикле.

Продемонстрируем работу схемы на модельном примере, когда F_1 гетерозиготно по 20 несцепленным локусам и в каждом цикле получают 50 ДН-линий. Отбирается линия, в которой собрано максимальное число плюс-аллелей. Считаем, что ее можно отобрать по максимальной продуктивности. Если таких линий более одной, то отбирается одна из них случайным образом. Рассмотрим в табл. 5.1 генотипы лучших ДН-линий в каждом цикле (локусы пронумерованы с 1 до 20, знак «+» означает гомозиготу по плюс-аллелю, знак «-» - гомозиготу по минус-аллелю) и прокомментируем ход селекции.

1-й цикл (начальный). Из F_1 получено 50 ДН-линий с числом плюс-аллелей от 3 до 15 (2 линии). В лучших линиях не хватает, следовательно, 5 плюс-аллелей. Для скрещиваний 2-го и 3-го циклов была произвольно выбрана одна из двух лучших линий.

Таблица 5.1. Имитация селекционного процесса: генотип лучших линий в цикле

Номер локуса	Номер цикла						
	1	2	3	4	5	6	7
1	+	+	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+	+	+
3	-	-	-	+	+	+	+
4	+	-	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+	+	+
6	-	+	+	+	+	+	+
7	-	+	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+	+	+
9	-	+	+	+	+	+	+
10	+	+	+	+	+	-	+
11	+	+	+	+	+	+	+
12	+	-	+	+	+	-	+
13	-	-	-	-	-	+	+
14	+	+	+	+	+	+	+
15	+	+	+	+	+	+	+
16	+	+	+	+	+	+	+
17	+	+	+	+	+	+	+
18	+	+	+	+	+	+	+
19	+	+	+	+	+	+	+
20	+	+	+	-	+	+	+
Собрано + аллелей	15	16	18	18	19	18	20

2-й цикл (обогажительный). Лучшая линия 1-го цикла скрещена с F₁. Из потомства выведены 50 ДН-линий, которые насчитывали от 7 до 16 плюс-аллелей (3 линии). В одной из лучших линий, которая оставлена для 4-го цикла, появилось 3 новых плюс-аллеля (№№ 6,7,9) и утрачены 2 прежних (№№ 4, 12).

3-й цикл (восстановительный). Лучшая линия 2-го цикла скрещена с лучшей линией 1-го цикла, получен гибрид, гетерозиготный по 5-ти локусам. Из него получено 50 ДН-линий, в которых собралось от 14 до 18 плюс-аллелей. В лучшую линию вернулись оба плюс-аллеля, утраченные в предыдущем цикле, и сохранились все три плюс-аллеля, приобретенные в этом же цикле.

4-й цикл (обогажительный). Лучшая линия 3-го цикла скрещена с F₁. В выведенных из потомства ДН-линиях собралось от 10 до 18 плюс-аллелей. Лучшая из них приобрела один новый плюс-аллель (№ 3) и потеряла один старый (№ 20).

5-й цикл (восстановительный). Лучшая линия 4-го цикла скрещена с лучшей линией 3-го цикла. Гибрид гетерозиготен по двум локусам. В полученных из него ДН-

линиях число плюс-аллелей составляло 17, 18 и 19 (11, 27 и 12 линий). Во всех 12 лучших линиях не хватало одного и того же аллеля - № 13. Приобретенный в 4-м цикле аллель № 3 закрепился, аллель № 20 был возвращен.

6-й цикл (обогажительный). Лучшая линия 5-го цикла скрещена с F₁. В произведенных от скрещивания ДН-линиях насчитывалось от 11 до 18 плюс-аллелей. В лучшей линии появился последний недостающий плюс-аллель - № 13, но были утрачены № 10 и № 12.

7-й цикл (восстановительный). Лучшая линия 6-го цикла скрещена с лучшей линией 5-го цикла. Гибрид гетерозиготен по трем локусам. В выведенных из него ДН-линиях насчитывалось 17, 18, 19 и 20 плюс-аллелей (6, 19, 18 и 7 линий). В 7 лучших линиях собрались все плюс-аллели.

Всего было проведено 100 подобных имитаций, рассмотренный модельный пример представляет собой типичный случай. В общем случае для полного сбора плюс-аллелей (закрепления гетерозиса) требовалось от 3 до 13 циклов, в среднем $7,7 \pm 0,3$.

При увеличении числа локусов до 30 и 50 средний срок закрепления гетерозиса возрастает до 12 и 37 циклов. При 100 локусах гетерозис не закрепляется. Начиная примерно с 15-20 цикла число собранных плюс-аллелей выходит на постоянный уровень, колеблясь вокруг значения 88.

Попробуем для заданного числа линий в цикле (L) оценить предельное число локусов (N), при котором возможно закрепить гетерозис. В ходе селекции число собранных в нечетных циклах плюс-аллелей возрастает, пока не выходит на постоянный уровень. Это общая тенденция, на которую накладываются случайные колебания. Если достигнутое закрепление гетерозиса есть результат общей тенденции, а не случайного маловероятного события, то гетерозис должен закрепиться устойчиво. Это значит, что он не должен разрушаться при дальнейшем чередовании обогажительных и восстановительных циклов, а если случайно разрушится, то должен быстро восстановиться. Если к линии с закрепленным гетерозисом применить обогажительный цикл, то потеряется часть плюс-аллелей. Эта часть должна вернуться в восстановительном цикле. Ищем такую пару N и L , чтобы числа линий L хватило ровно настолько, чтобы вернуть потерянные плюс-аллели (решение излагаем по [207]).

Число плюс-аллелей n в линиях, полученных в обогажительном цикле, распределено биномиально. Заменяем биномиальное распределение приближенно совпадающим с ним нормальным с центром $\frac{3N}{4}$ и $\sigma = \frac{\sqrt{3N}}{4}$. Ищем математическое ожидание

$M(n_{\max})$ числа плюс-аллелей в наилучшей линии. Вероятность для n_{\max} превзойти $M(n_{\max})$ равна $\frac{1}{L+1}$. Тогда искомому значению $M(n_{\max})$ соответствует накопленная частота $\Phi = 0,5 - \frac{1}{L+1}$. Принимаем $\Phi(0) = 0$ и $\Phi(\infty) = 0,5$, как принято в таблицах [216]. Получаем $M(n_{\max}) = \frac{3N}{4} + f\left(0,5 - \frac{1}{L+1}\right) \frac{\sqrt{3N}}{4}$, где f - обратная функция для Φ .

Если в лучшей линии обогатительного цикла потеряно m плюс-аллелей, то в линиях восстановительного цикла они будут собираться вместе с частотой $\frac{1}{2^m}$. В равновесном случае эта частота равна $\frac{1}{L}$. Тогда $m = \log_2 L$. Получаем уравнение

$$\frac{3N}{4} + f\left(0,5 - \frac{1}{L+1}\right) \frac{\sqrt{3N}}{4} + \log_2 L = N.$$

Оно имеет решение

$$N = 4\log_2 L + \frac{3}{2}f^2\left(0,5 - \frac{1}{L+1}\right) + f\left(0,5 - \frac{1}{L+1}\right) \sqrt{12\log_2 L + \frac{9}{4}f^2\left(0,5 - \frac{1}{L+1}\right)}. \quad (5.1)$$

Приведем для некоторых L вычисленные по формуле (5.1) значения N , округленные до ближайшего целого:

L	N
8	22
16	31
32	41
64	51
128	61
256	71

В диапазоне от 16 до 256 удвоению L соответствует приращение N на 10. Поэтому при L от 16 до 256 зависимость N от L можно выразить более простой формулой:

$$N = 10 \log_2 L - 9.$$

5.2. Модельные испытания различных схем дигиплоидной селекции

Рассмотрим эффективность обогатительно-восстановительной схемы при действии ряда осложняющих факторов, не учтенных в простейшей модели. В имитационных испытаниях проверено действие следующих факторов:

1. Ошибка в оценке продуктивности. Может приводить к неправильному выбору лучшей линии, что должно замедлять селекционный процесс и снижать число собираемых аллелей. В имитациях проверялось влияние среднеквадратичной ошибки 5%. Значения продуктивности умножались на случайную величину, имеющую нормальное распределение с центром 1 и $\sigma = 0,05$, после чего производился отбор.

2. Неаллельные взаимодействия. Серьезно осложнить селекцию могут неаллельные взаимодействия комплементарного типа, когда эффект суммы генов больше суммы эффектов. Это означает, что взаимодействующие гены дадут полноценный фенотипический эффект только в том случае, если соберутся вместе. Постепенное накопление взаимодействующих генов отследить невозможно или затруднительно, так как продуктивность при этом не растет или растет непропорционально слабо.

В имитациях проверялись двухлокусные взаимодействия. Все локусы были сгруппированы в пары. Эффект каждой пары считался равным единице при генотипе *AABB* и нулю в остальных случаях (*AAbb*, *aaBB*, *aabb*). Взаимодействие разных пар между собою считали аддитивным и их эффекты складывали арифметически.

3. Сцепление. Препятствует разделению близко расположенных плюс- и минус-аллелей, и, следовательно, переходу соседних плюс-аллелей из фазы отталкивания в фазу сцепления. Осложняющее действие зависит от расположения аллелей на генетической карте. Поэтому перед каждой имитацией расположение аллелей определялось заново. Заданное число плюс-аллелей распределялось случайным образом по генетической карте кукурузы (вероятность попадания в интервал принималась пропорциональной его рекомбинационной длине), также случайно определялось происхождение аллелей от одного или другого родителя.

4. Неравенство количественных эффектов разных локусов. Когда вклад разных локусов в продуктивность неодинаков, лучшая линия отбирается по сумме их эффектов. Вначале продуктивность должна возрастать быстрее, чем в простейшей модели, так как в первую очередь собираются гены с самым сильным действием. Затем сбор плюс-аллелей должен замедляться, так как линия, лучшая по сумме эффектов собранных плюс-аллелей, не обязательно должна быть лучшей по их количеству. В имитационных испытаниях

проверялся случай, когда эффекты локусов располагаются в геометрической прогрессии от 1 до 100.

5. Влияние условий года. Условиям разных лет могут соответствовать разные оптимальные генотипы. Линия, в типичные годы проявляющая себя как лучшая, в нетипичном году может оказаться в числе средних или худших. Моделировался случай, когда в среднем каждый третий год нетипичный. Порядок чередования типичных и нетипичных лет перед каждой имитацией определялся заново случайным образом. В типичном году отбиралась линия с наибольшим числом плюс-аллелей, в нетипичном – первая попавшаяся.

В имитационных испытаниях проверялось как раздельное действие факторов, так и совместное, с числом локусов от 20 до 100. Число линий в цикле принималось равным 50. Испытания доводились до 11-го цикла (5-го восстановительного).

В таблице 5.2 представлен фенотипический эффект собранных плюс-аллелей (в % от максимально возможного), достигнутый после 3-11 циклов селекции (т.е. после 1-5-го восстановительного цикла). Каждое значение в таблице является средним результатом 20 имитаций. Значения в таблице можно понимать как условную продуктивность, когда максимальная продуктивность (собраны все плюс-аллели) принята за 100%, минимальная (ни одного плюс-аллеля) – за ноль. Если плюс-аллели проявляют в гетерозиготе полное доминирование, то значение 100% соответствует уровню F_1 . Если отсутствуют неаллельные взаимодействия, то значение 50% соответствует среднеродительскому уровню. При этих допущениях уровню F_2 соответствует значение 75%. При равном действии локусов данный показатель равен доле собранных плюс-аллелей от общего их количества. Но это не должно соблюдаться при неравном действии, так как в этом случае плюс-аллели суммируются с разным весом.

Согласно полученным результатам (табл. 5.2), действие нетипичных лет затягивает селекцию более чем вдвое по сравнению с простейшей моделью. А потому нетипичные годы выгодно пропускать и испытывать линии повторно в типичном году. Это приведет к задержке сроков всего на 1/8, так как цикл длится 4 года, и только один год в цикле имеет значение для отбора – в котором проводится испытание линий на продуктивность. Поэтому при проверке совместного действия всех факторов влияние нетипичных лет не учитывалось.

Неравное действие локусов не осложняет селекцию, а существенно облегчает – по крайней мере, в первых циклах (табл. 5.2). Ошибка в оценке продуктивности, сцепление и неаллельные взаимодействия оказывают примерно одинаковое тормозящее действие.

Таблица 5.2. Эффективность обогатительно-восстановительной селекции: суммарный фенотипический эффект собранных плюс-аллелей (% от максимально возможного)

Вид модели	Число локусов	Число циклов				
		3	5	7	9	11
Простейшая	20	87,8±0,8	94,2±1,0	97,2±0,7	99,0±0,5	99,5±0,3
	30	83,3±1,0	90,5±0,7	95,3±0,7	97,8±0,5	99,0±0,4
	50	75,2±0,6	81,9±0,6	87,3±0,6	91,2±0,5	93,6±0,5
	100	67,8±0,4	73,0±0,5	77,1±0,4	80,6±0,4	82,7±0,6
Ошибка в оценке продуктивности	20	85,8±1,3	93,5±0,7	95,8±1,0	96,8±0,8	97,8±0,7
	30	79,5±0,8	86,0±0,7	89,2±0,9	91,3±0,8	93,8±0,8
	50	72,8±1,1	79,5±1,0	82,0±0,7	82,5±0,7	83,2±0,8
	100	65,0±0,7	69,2±0,6	72,0±0,7	74,0±0,8	75,3±0,9
Неаллельные взаимодействия	20	76,5±2,6	85,5±2,2	90,5±2,0	94,5±1,5	96,0±1,5
	30	68,3±1,6	79,0±1,4	86,0±1,4	91,0±1,4	94,0±1,4
	50	59,0±1,4	67,6±1,5	73,4±1,5	78,4±1,1	83,2±1,1
	100	47,7±0,5	55,5±0,8	60,6±0,8	64,5±1,1	66,5±0,9
Сцепление	20	85,5±1,4	91,0±1,0	93,5±0,9	94,0±0,9	94,5±0,9
	30	77,3±1,0	83,2±1,1	86,8±1,0	89,3±0,8	90,8±0,9
	50	71,6±1,8	77,4±0,8	80,7±0,6	83,3±0,7	85,6±0,7
	100	66,7±0,7	70,2±0,7	72,8±0,7	75,6±0,7	77,4±0,6
Неравное действие локусов	20	95,4±0,4	97,8±0,4	99,1±0,3	99,6±0,2	99,8±0,1
	30	90,6±0,9	94,7±0,7	96,7±0,4	97,8±0,3	98,6±0,2
	50	86,6±0,9	91,2±0,7	94,1±0,5	96,0±0,4	96,8±0,3
	100	77,8±0,6	84,4±0,6	87,8±0,6	90,0±0,6	91,4±0,4
Нетипичные годы	20	76,8±2,5	83,5±2,3	88,5±1,8	88,2±3,0	89,5±2,8
	30	74,5±2,8	80,0±2,2	82,7±1,7	85,5±2,0	85,8±2,1
	50	68,0±1,7	74,9±1,8	79,0±1,6	79,5±2,0	79,2±1,9
	100	61,4±1,4	64,5±1,4	67,7±1,2	70,0±1,2	72,8±1,4
Все факторы (кроме нетипичных лет)	20	88,0±1,7	92,3±1,4	92,6±1,5	94,4±0,7	94,2±0,7
	30	84,3±1,8	87,3±1,4	90,0±1,1	90,6±1,0	91,4±1,0
	50	68,8±2,3	74,8±1,7	77,2±1,4	79,1±1,6	80,4±1,7
	100	57,1±1,2	62,8±1,2	66,2±1,2	68,4±1,5	71,0±1,5

Совместное действие факторов приводит к результатам, лишь немного худшим, чем одиночное действие одного из осложняющих факторов – надо полагать, благодаря облегчающей роли неравного действия локусов.

Результативность обогатительно-восстановительной селекции существенно зависит от числа локусов, по которым различаются родители (или, что то же самое, которые гетерозиготны в F₁). При 20-30 локусах сбор плюс-аллелей происходит довольно легко и даже при совместном действии осложняющих факторов уже после 3-5 цикла достигается

состояние, близкое к полному закреплению гетерозиса. При 50 локусах сбор происходит легко только в простейшей модели, а при действии осложняющих факторов можно рассчитывать лишь на уровень 75% после 5-7 цикла и на уровень 80% после 11-го. При 100 локусах сбор плюс-аллелей затруднен даже в простейшей модели, где после 11-го цикла достигается лишь 80%-ный сбор эффектов, действие же осложняющих факторов снижает этот уровень до 70%.

Проверялось также, какой эффект окажет увеличение числа линий в цикле от 50 до 100. Оказалось, что значения повышаются при этом на 2-3%. Вряд ли такой результат оправдывает удвоение усилий, особенно если учесть, что чем больше линий, тем труднее их одновременно испытать с удовлетворительной точностью.

Из неучтенных в модели факторов отметим, на наш взгляд, важнейшие.

1) Не учитывались сверхдоминантные эффекты, так как в гомозиготной линии закрепить их невозможно. Схему можно применять, если сверхдоминантные эффекты не вносят слишком большого вклада в гетерозис.

2) Не проверялись неаллельные взаимодействия дубликатного типа (эффект суммы генов меньше суммы эффектов), так как этот фактор облегчающий, а не осложняющий.

3) Частота рекомбинации предполагалась постоянной без учета эффекта гомозиготного фона. Данный фактор должен облегчать селекцию в восстановительных циклах.

4) Не учитывалась селективная элиминация при получении и размножении ДН-линий. Данный фактор следует считать облегчающим, так как элиминироваться должны в первую очередь генотипы с пониженной жизнеспособностью.

Предложенный метод селекции требует длительных сроков. Цикл продолжается четыре года. Первый год – получение гаплоидов, второй – получение ДН-линий, третий – их размножение, четвертый – их испытание с одновременными скрещиваниями для следующего цикла. Сроки можно сократить, сочетая летний полевой сезон с зимним сезоном в теплице. Тогда уже через несколько лет можно ожидать заметных результатов. Не исключено, что дальнейший прогресс в технике удвоения гаплоидов может сократить время получения ДН-линий и, следовательно, сроки селекции.

Выполненное здесь моделирование следует рассматривать как предварительную прикидку селекционных возможностей предложенной схемы, так как трудно задать точно исходные параметры. Более или менее уверенно можно задавать параметры лишь для влияния нетипичных лет и ошибки испытания линий. Параметры сцепления заданы для кукурузы, у других культур сцепление будет проявляться иначе. Сведения о числе

задействованных локусов и их распределении по количественному эффекту на сегодняшний день недостаточны. Если для кукурузы число задействованных локусов можно косвенно оценить по биометрическим данным (несколько десятков или около сотни), то распределение их количественных эффектов в геометрической прогрессии от 1 до 100 принято совершенно произвольно.

Неаллельные взаимодействия в модели заданы довольно сильными, в реальности они могут быть слабее. Но применению схемы обогатительно-восстановительной селекции препятствуют не всякие неаллельные взаимодействия, а лишь такие, при которых нельзя отследить по фенотипу постепенное накопление взаимодействующих генов. Если группа генов проявляет фенотипический эффект только при совместном их присутствии, то при 50 дигиплоидных линиях, получаемых за цикл, можно собрать в один прием группу из 4-5 генов, но объединение более многочисленной группы становится крайне маловероятным. Сигналом о роли подобных мультигенных взаимодействий может служить снижение продуктивности в F_2 : при значительной роли комплементарных мультигенных взаимодействий высокого порядка практически все поколение F_2 должно сравняться по продуктивности с родительским уровнем. Если же гетерозис в F_2 частично сохраняется, то это означает, что неполный сбор взаимодействующих генов сопровождается пусть неполным, но все же видимым эффектом, а значит, взаимодействующие гены можно постепенно накапливать.

Еще один элемент неопределенности – соотношение рассчитываемой в модели условной продуктивности с продуктивностью F_1 , зависящее от средней степени доминирования. При полном доминировании уровню F_1 соответствует условная продуктивность 100%, но чем ниже средняя степень доминирования, тем больший селекционный прогресс относительно F_1 отражают результаты имитационных испытаний.

Кроме схемы обогатительно-восстановительной селекции, опубликованной нами в 2010 году [207], предлагались и другие схемы дигиплоидной селекции, направленной на закрепление гетерозиса: опубликованная в 2000 г. схема В.А. Струнникова [223] и опубликованная в 2014 г. схема Ю.К. Гончаровой [197] (далее – «схема Струнникова» и «схема Гончаровой»). Схема Струнникова отличается от нашей схемы отсутствием восстановительных циклов. В схеме Гончаровой предполагается в каждом цикле отбирать две высокопродуктивные и контрастные по молекулярным маркерам ДН-линии, и из гибрида между ними получать дигиплоиды следующего цикла.

В модельном испытании проверена сравнительная эффективность данных схем. Заданы параметры: в каждом цикле 50 ДН-линий, число генов – 20, 50 и 100, их эффекты

равны, неаллельные взаимодействия отсутствуют. Число хромосом и их рекомбинационная длина – как у кукурузы. Благоприятные аллели распределяются случайным образом как между родителями, так и по геному, перед каждой имитацией распределение определялось заново. В каждом варианте проводилось 100 имитаций семи циклов селекции. Схема Гончаровой испытывалась в трех вариантах: из 50 ДН-линий отбирались 5, 10 или 15 самых продуктивных, среди которых находили самую контрастную пару. Контрастность определяли по генотипу действующих локусов. Имитационные испытания доводились до 7-го цикла (табл. 5.3).

Моделирование показало, что сравнительная эффективность селекционных схем зависит от числа локусов и циклов, однако во всех вариантах, за исключением общего для всех схем первого цикла, схема Струнникова проявила более низкие результаты, чем схема Гончаровой. Начиная с пятого цикла схема Струнникова заметно отстает по результатам и от обогатительно-восстановительной схемы. Следует учесть, что в данной модели не предусмотрена элиминация минус-аллелей на стадии гаплоидов, занимающая важное место в обосновании Струнниковым своего метода: предполагается, что в гаплоидах будут проявляться и элиминироваться летали и полулетали, которые у диплоидов скрыты в гетерозиготе [223]. Данное обстоятельство моделью не предусмотрено, так как для кукурузы оно не имеет места: родительскими формами гибридов кукурузы обычно являются высокоинбредные линии с весьма незначительной остаточной гетерозиготностью.

Из испытанных вариантов схемы Гончаровой наименее результативным оказался вариант 15/50. Сравнительная эффективность двух других вариантов зависит от сроков селекции: при более кратких сроках имеет преимущество вариант 5/50, при длительных – вариант 10/50. Два последних варианта обычно имеют некоторое преимущество над обогатительно-восстановительной схемой, которое имеет тенденцию к уменьшению с ростом числа локусов и числа циклов и исчезает при 100 локусах и 7 циклах. Однако здесь требуется более подробная проверка, так как схема Гончаровой смоделирована с упрощением: вместо контрастности по молекулярным маркерам рассматривалась контрастность по селекционно значимым локусам. Данное упрощение, несомненно, привело к завышению результатов. Следует также учесть, что схема Гончаровой опирается на молекулярное генотипирование. Если молекулярное генотипирование применять и в обогатительно-восстановительной схеме, то от нее следует ожидать большей результативности, так как это приведет к более рациональному выбору линии-предшественника при выполнении очередного цикла.

Таблица 5.3. Эффективность различных методов дигамной селекции: доля (%) плюс-аллелей, собранных в наиболее продуктивной ДН-линии

Вид модели	Число локусов	Число циклов							Безвозвратно потеряно
		1	2	3	4	5	6	7	
Струнников	20	74,2±0,5	81,2±0,5	85,3±0,5	86,9±0,5	87,7±0,5	88,6±0,5	87,9±0,5	
	50	65,4±0,3	70,2±0,3	73,2±0,3	74,2±0,3	74,9±0,3	75,3±0,3	75,7±0,4	
	100	61,2±0,2	64,5±0,2	66,6±0,2	67,5±0,2	67,6±0,2	67,8±0,2	67,8±0,2	
Обогатительно-восстановительная	20	73,8±0,5	81,2±0,4	84,9±0,5	86,9±0,4	91,1±0,5	89,6±0,4	93,6±0,5	
	50	65,5±0,4	70,1±0,4	73,3±0,4	74,2±0,3	78,5±0,3	77,3±0,3	82,1±0,3	
	100	60,9±0,2	64,6±0,2	67,2±0,2	67,8±0,2	71,1±0,3	70,0±0,3	74,0±0,2	
Гончарова, отбор 5 линий из 50	20	74,4±0,5	84,6±0,5	91,3±0,4	93,4±0,4	94,0±0,4	94,2±0,4	94,3±0,4	5,1±0,4
	50	65,4±0,4	72,2±0,3	76,7±0,3	79,6±0,3	81,3±0,3	82,2±0,3	82,6±0,3	16,4±0,3
	100	60,7±0,2	65,7±0,3	69,0±0,3	71,5±0,3	73,0±0,3	73,8±0,3	74,2±0,3	24,6±0,3
Гончарова, отбор 10 линий из 50	20	74,8±0,6	82,2±0,5	88,2±0,5	92,2±0,5	94,3±0,4	95,3±0,5	96,1±0,4	2,2±0,3
	50	66,1±0,3	70,8±0,3	75,5±0,4	78,5±0,4	80,7±0,4	82,3±0,4	83,6±0,4	12,8±0,3
	100	61,1±0,2	65,1±0,3	67,6±0,3	69,9±0,3	71,6±0,3	72,9±0,3	73,7±0,3	22,3±0,3
Гончарова, отбор 15 линий из 50	20	73,9±0,5	80,0±0,5	84,4±0,5	88,6±0,4	91,0±0,5	92,8±0,5	94,2±0,4	2,1±0,3
	50	65,5±0,4	69,5±0,4	72,7±0,4	75,1±0,4	77,3±0,4	79,0±0,3	80,4±0,4	13,5±0,3
	100	61,0±0,2	64,1±0,3	66,6±0,2	68,4±0,3	70,1±0,3	71,4±0,3	72,4±0,3	21,7±0,3

Рассмотрим динамику селекционного прогресса. Отметим, что сравнение обогатительно-восстановительной схемы с другими схемами будет объективным по результатам нечетных циклов, так как обогатительные циклы (четные) эффективны не сами по себе, а в сочетании с последующими восстановительными.

В модельных имитациях метод Струнникова исчерпал свои возможности к 5-му циклу, после чего селекционный прогресс практически прекратился. В схеме Гончаровой положительная динамика прослеживается вплоть до 7-го цикла, но к последнему циклу данный метод близко подошел к пределу своих возможностей: большинство из плюс-аллелей, недостающих для полного закрепления гетерозиса, оказались безвозвратно потерянными (табл. 5.3). Такие потери случаются, когда в двух контрастных линиях, отобранных для выполнения следующего цикла, отсутствуют одни и те же плюс-аллели. Эти аллели будут отсутствовать и во всем потомстве данной пары линий, во всех следующих циклах. В двух других схемах никакая потеря не является безвозвратной: любой недостающий аллель может вернуться в обогатительном скрещивании с F₁. Лимитирующим фактором здесь является не уровень безвозвратных потерь, а достижение равновесия, когда приобретается новых плюс-аллелей столько же, сколько теряется ранее собранных. В схеме Струнникова равновесие достигается к 4-5 циклу. В обогатительно-

восстановительной схеме равновесие к 7-му циклу еще не достигнуто, и данная схема имеет наилучшие перспективы для дальнейшего продолжения селекционного процесса.

Соотношение показателей в табл. 5.3 с продуктивностью зависит от средней степени доминирования d/a . Для воспроизведения в инбредной линии продуктивности F_1 доля собранных плюс-аллелей должна составлять $(1+d/a)/2$, что при наиболее вероятном для кукурузы значении $d/a=0,7$ (раздел 4.2) составляет 85%. При наиболее вероятном числе локусов $n=50$ (раздел 4.4) в обогатительно-восстановительной схеме и схеме Гончаровой в седьмом цикле достигается почти полное закрепление гетерозиса: в лучшей дигаплоидной линии собирается 80-84% плюс-аллелей. В схеме Струнникова в 7-м цикле собирается 76% плюс-аллелей, что соответствует промежуточной продуктивности между F_1 и F_2 .

В Республике Молдова основным направлением в селекции кукурузы является селекция инбредных линий на комбинационную способность с целью создания продуктивных простых гибридов. Развитию данного направления особенно благоприятствовало открытие молдавского типа ЦМС М.И. Хаджиновым и успехи в создании простых межлинейных гибридов на стерильной основе, достигнутые под руководством А.Е. Коварского, Т.С. Чалыка и В.Е. Мику. С переходом от двойных гибридов к простым возросло, однако, значение селекции линий на продуктивность *per se*, так как от продуктивности родительских линий напрямую зависит эффективность семеноводства [194].

В селекционной практике Республики Молдова представлены все четыре основных метода получения новых инбредных линий: педигри, беккроссирование, рекуррентная селекция и дигаплоидная селекция. Основным являлся классический метод педигри, но рядом исследователей (А.Ф. Палий, А.И. Ротарь, В.И. Цыганаш, В.Е. Мику и др.) с успехом применялся и метод беккроссирования для создания линий со специальными биохимическими свойствами (повышенное содержание белка и масла, улучшенный аминокислотный состав, пониженное содержание лигнина в зеленой массе) [164, 214, 217]. Отметим также применение метода реципрокной рекуррентной селекции в синтетических популяциях (Н.Г. Ванькович, М.И. Боровский [195]). Последний по времени метод, как в Молдове, так и в мировой практике – метод дигаплоидной селекции – освоен в нашей республике С.Т. Чалыком [231]. Разработанная в настоящей работе селекционная процедура развивает возможности данного метода применительно к селекционной цели, которая долгое время являлась периферийной – повышению собственной продуктивности инбредных линий.

5.3. Дигаплоидная селекция в гибридной комбинации Rf7×Ку123

В комбинации Rf7×Ку123 было проведено три цикла дигаплоидной селекции. ДН-линии первого цикла, получаемые непосредственно из F₁, производились с 2003 по 2012 год, пока их количество не достигло 45. Полученный набор назван "серия гk-0". Полевые испытания проводились в 2010, 2011, 2014 и 2017 годах, где были испытаны, соответственно, 13, 23, 19 и 31 линия. Результаты по всем количественным признакам приведены в Приложении 1 (табл. A12-A22), в тексте приводятся данные только по продуктивности (табл. 5.4). Данные линии в генетическом отношении являются удвоенными клонами женских гамет F₁ и представляют собой мозаичные гомозиготы, геном которых составлен из генов Rf7 и Ку123.

Основная часть продуктивности ДН-линий серии гk-0 приходится на первый початок. На второй початок в среднем приходится только 6-7% общей продуктивности по данным 2014 и 2017 годов (в 2010 и 2011 гг. вторые початки не учитывались), хотя у отдельных линий эта доля может доходить до 29%. Продуктивность линий варьирует в широких пределах (рис. 5.1-5.2), коэффициент генотипической вариации составляет для продуктивности первого початка 24-39% в разные годы. Среднее значение примерно совпадает со значением худшего родителя Ку123, что ниже ожидаемого по аддитивно-доминантной модели (Rf7+Ку123)/2. Около половины линий имеют продуктивность хуже, чем Ку123, но редкие линии достигают или превышают уровень Rf7. Для 2017 года отсутствуют данные по Ку123, но ожидаемую продуктивность первого початка можно приблизительно оценить. Разность между Ку123 и средним значением серии гk-0 составила в 2010, 2011 и 2014 годах +1,7, -1,5 и +10,2, в среднем +3,5. Если примем такую же разность для 2017 года, то получим ожидаемое значение для Ку123: 74,6 г/раст.

Разброс значений продуктивности между ДН-линиями соответствует ожидаемому, так как он примерно равен разбросу значений *SUM* в тесткроссах, однако форма распределения явно несимметрична. Максимальные значения отклоняются от медианы значительно меньше, чем минимальные. В 4-х опытах максимальные значения были выше медианы на 19, 27, 26 и 36 г/раст., а минимальные значения были ниже медианы на 44, 56, 54 и 58. Асимметрия наглядно замечается в виде растянутых нижних хвостов (рис. 5.1). Асимметричность распределения и сдвиг его в нижнюю сторону свидетельствует о неаллельных взаимодействиях комплементарного типа. Такие взаимодействия затрудняют селекционный процесс, потому что мешают отследить по фенотипу постепенное накопление взаимодействующих генов: продуктивность при этом не растет или растет

Таблица 5.4. Продуктивность дигамплоидных линий серии гк-0 (г/раст.)

Линия	2010	2011	2014		2017	
	Первый початок	Первый початок	Первый початок	Общая	Первый початок	Общая
rk-1		88,0±4,7				
rk-2	59,8±6,1	60,8±4,4				
rk-3	61,6±6,1	59,5±6,1			69,0±8,5	69,0±8,5
rk-5	92,4±5,3	94,4±10,5	84,1±4,9	84,1±4,9	112,5±5,1	112,8±5,1
rk-6	86,3±5,3	94,2±4,3	68,6±3,2	69,4±3,6	90,9±4,7	93,1±4,9
rk-7	44,9±7,4				66,5±7,3	91,7±7,9
rk-8	82,3±8,6	80,1±4,5				
rk-9	83,1±5,3	95,2±4,4			92,4±6,8	93,7±7,3
rk-10		90,0±4,8				
rk-11	72,1±7,0	78,8±5,6				
rk-13	77,8±5,6	106,7±4,6			100,1±8,5	106,9±9,1
rk-14	72,0±5,8	77,7±4,5			91,7±7,7	91,7±7,7
rk-15	28,8±5,3	24,2±4,4			36,2±6,8	39,8±7,0
rk-16	73,3±5,6	100,0±4,4			90,4±4,6	90,4±4,6
rk-20	81,3±7,4	69,4±4,5				
rk-21		94,9±4,6			68,5±6,8	84,2±7,3
rk-22		66,2±4,4			97,2±6,2	100,0±6,6
rk-24		75,3±4,7				
rk-25		70,4±4,4				
rk-26		105,3±5,1				
rk-27					83,0±8,0	86,6±8,7
rk-29		76,2±5,1			75,2±6,8	99,3±7,3
rk-30		90,0±4,5			72,4±6,8	72,4±6,8
rk-31		53,3±4,8			51,4±9,6	57,4±10,3
rk-32		88,9±4,8				
rk-33					36,4±8,0	36,6±8,0
rk-36			18,4±7,9	18,4±7,9	18,2±10,4	20,6±11,2
rk-37			82,2±7,9	83,4±8,0	47,7±11,4	47,7±11,4
rk-38			39,9±4,7	39,9±4,7	81,4±7,3	86,9±7,9
rk-40			64,8±5,3	68,5±6,1	76,2±6,8	85,4±7,3
rk-41			11,3±5,6	11,4±5,6	22,2±8,5	26,7±9,1
rk-44			50,4±5,1	54,5±5,5	102,1±7,0	106,6±7,6
rk-45			66,0±4,4	79,7±5,0	84,7±7,0	100,4±7,6
rk-48			59,4±4,9	68,6±5,6	83,0±6,8	85,5±7,1
rk-49			49,5±4,9	49,5±4,9	69,4±7,3	74,2±7,9
rk-50			73,2±4,4	75,2±4,6		
rk-51			86,5±4,4	90,1±4,7	95,7±6,8	95,7±6,8
rk-52			90,5±7,2	108,2±8,2		
rk-53			79,0±4,3	81,8±4,5	89,1±7,0	98,5±7,6
rk-54			80,4±5,9	85,5±6,7	94,0±9,0	94,0±9,0
rk-56			42,0±5,6	48,9±6,4	41,7±7,3	58,4±7,9
rk-57			38,8±7,2	38,8±7,2	42,1±6,6	42,6±6,7
rk-58					21,6±6,8	21,8±6,3
rk-59			40,6±5,1	46,1±5,8		
Число	13	23	19		31	
Среднее	70,4	80,0	59,2	63,3	71,1	76,5
Rf7	86,2±3,8	114,8±3,1	98,3±3,6	99,4±3,7	103,9±4,9	104,4±5,0
Ky123	72,1±3,7	78,5±3,2	69,4±3,5	71,0±3,6		

Примечание. Жирным шрифтом обозначено превышение над Rf7

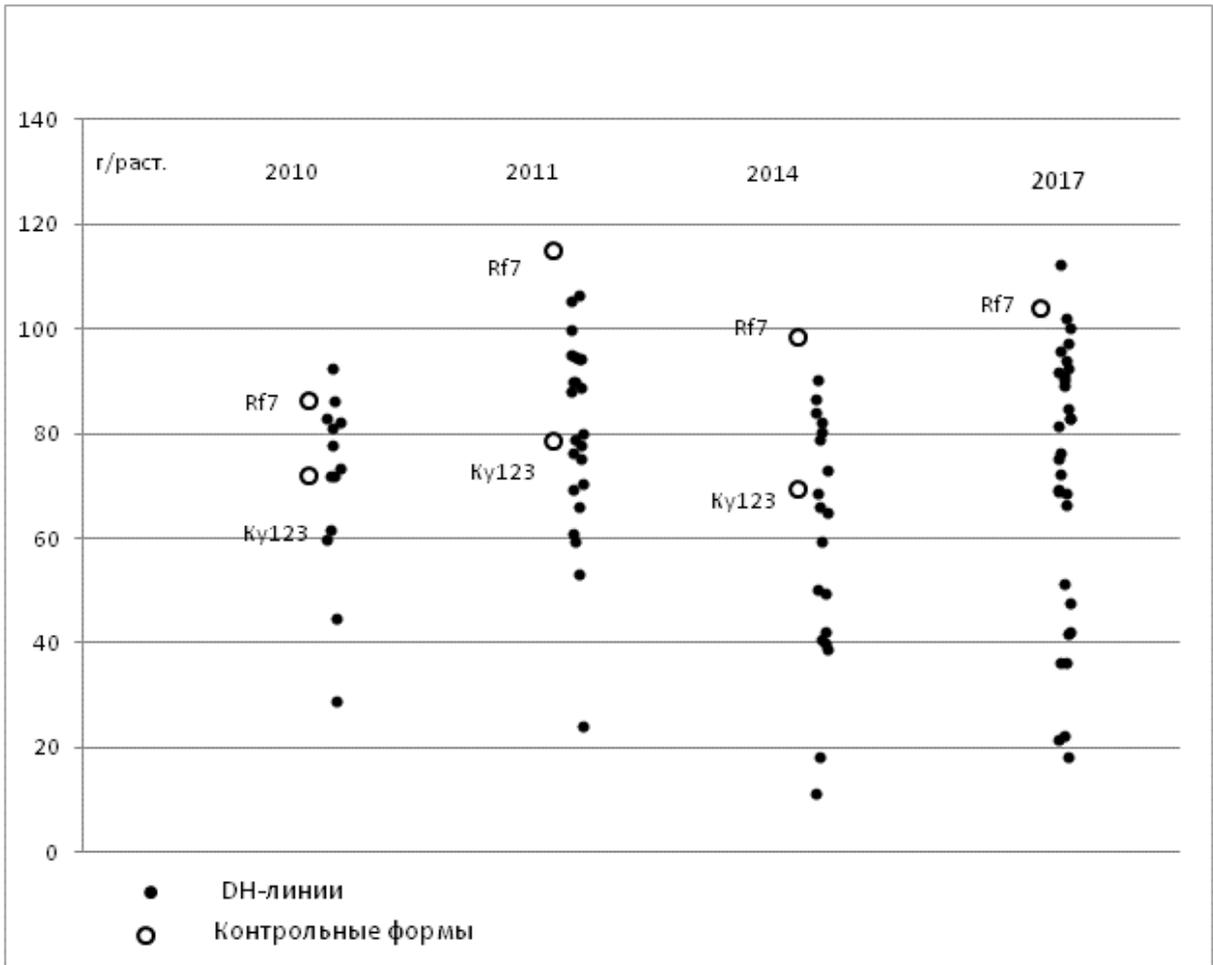


Рис. 5.1. Продуктивность первого початка у ДН-линий серии rk-0 в разные годы

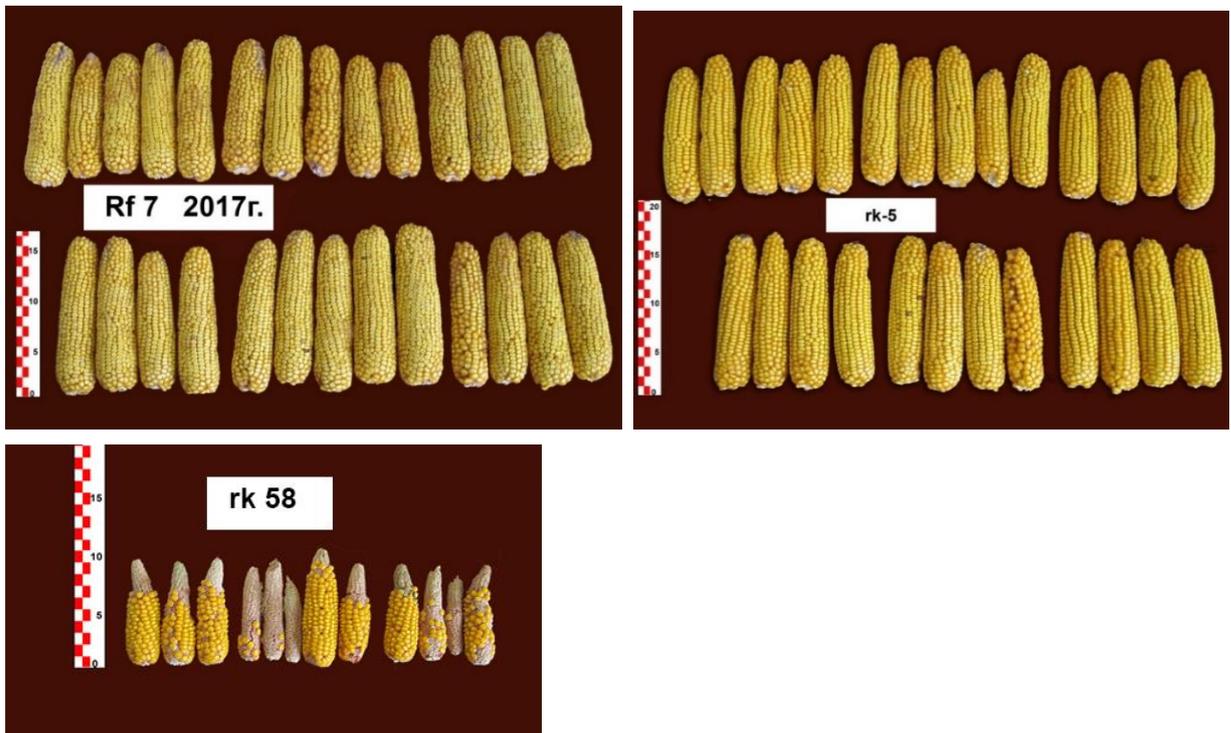


Рис. 5.2. Лучший родитель, лучшая линия и худшая линия в серии rk-0 в 2017 году

непропорционально слабо. Наименее продуктивные линии (среди которых регулярно оказываются гк-15, гк-36, гк-41) отличаются в первую очередь неполной озерненностью початка и увеличенным разрывом цветения (4-6 дней).

Воспроизводимость результатов по годам довольно высока: корреляции между значениями продуктивности первого початка составляют 0,86 (2010-2011, 12 общих линий), 0,95 (2010-2017, 9 общих линий), 0,76 (2011-2017, 13 общих линий) и 0,75 (2014-2017, 16 общих линий). Средневзвешенный коэффициент корреляции равен 0,82, а коэффициент детерминации, определяющий генотипическую составляющую в общей изменчивости – 67,0%. Доля случайной изменчивости составляет 8,2%, а взаимодействия генотип-год – 24,8%.

Воспроизводимость результатов проявляется практически в том, что одни и те же линии регулярно оказываются в числе лучших или худших. Однако из-за заметного взаимодействия генотип-год выбор лучшей линии по однолетним данным может оказаться ненадежным, и предпочтительнее делать выбор по итогам ряда лет. Лучшей линией первого цикла признана гк-5, так как в двух годах из четырех (2010 и 2017) она превысила по продуктивности первого початка линию Rf7. Остальные линии ни разу не проявили подобного превышения, кроме гк-6, для которой превышение наблюдалось один раз в 2010 году.

Второй цикл селекции выполнен в трех вариантах. В первом варианте, который выполнялся в рамках обогатительно-восстановительной схемы, самая продуктивная линия гк-5 была скрещена с F₁ и из семейства гк-5×F₁ произведено 40 дигамплоидных линий серии гк-200. В двух других вариантах применен в порядке эксперимента альтернативный селекционный прием: выбирается не лучшая линия, а лучший тесткросс, из которого и производятся дигамплоиды следующего цикла. В качестве таковых были выбраны гк-6×Rf7 и гк-22×Rf7, показавшие продуктивность примерно на уровне F₁ (табл. А3). Из них были произведены 52 линии серии гк-100 и 15 линий серии гк-300. Селекционный прогресс по сравнению с первым циклом в альтернативных вариантах ожидался на том основании, что при равной с F₁ продуктивности данные тесткроссы гетерозиготны по меньшему числу локусов.

Первые два варианта показали примерно одинаковый прогресс, а третий вариант оказался неудачным (табл. 5.5-5.7, рис. 5.3-5.4). Серия гк-100 испытывалась два раза, в 2013 и 2017 гг., и результаты воспроизвелись удовлетворительно, с корреляцией 0,69. Серии гк-200 и гк-300 тоже испытывались в двух годах, но один из них (2015) был засушливым и потому нетипичным. Результаты этого года очень слабо коррелировали с

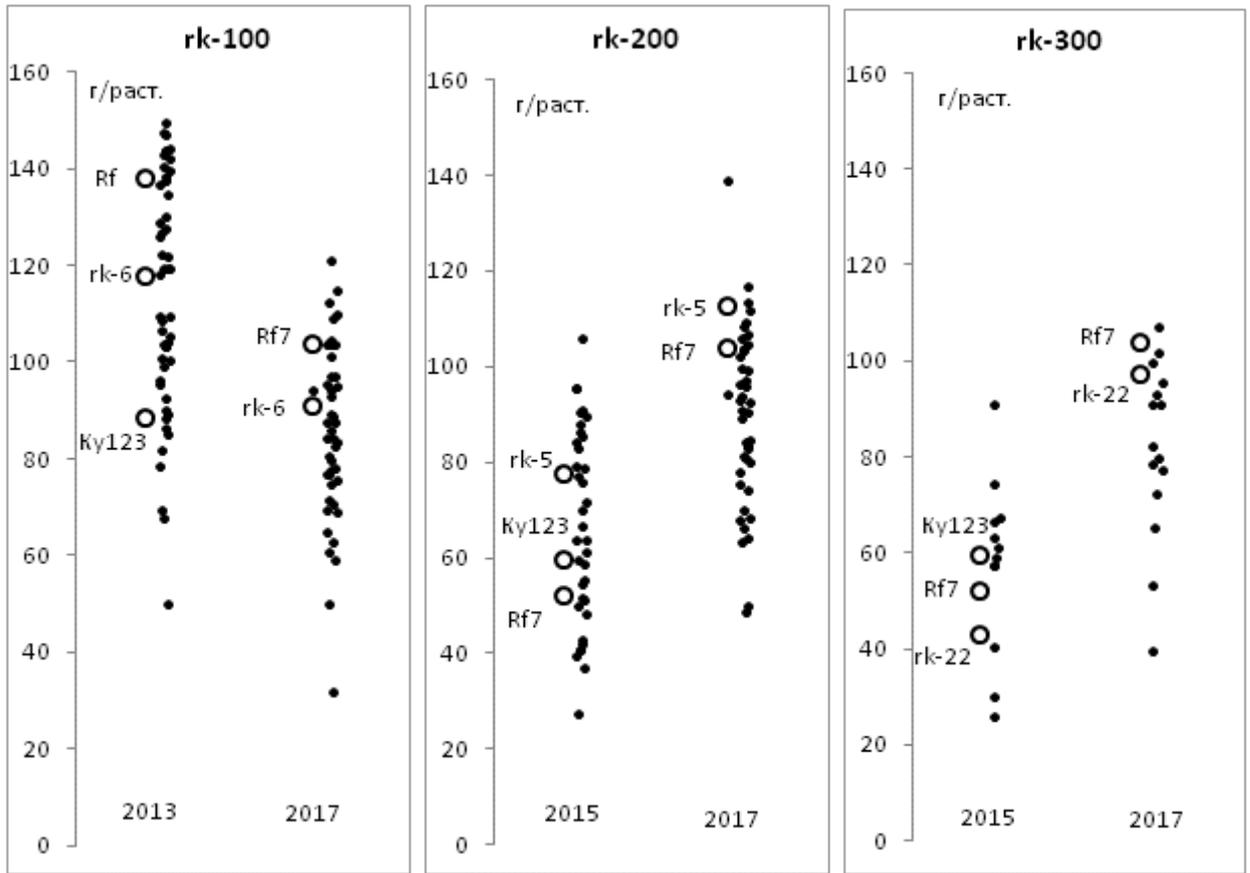


Рис. 5.3. Продуктивность первого початка у ДН-линий серий rk-100, rk-200 и rk-300

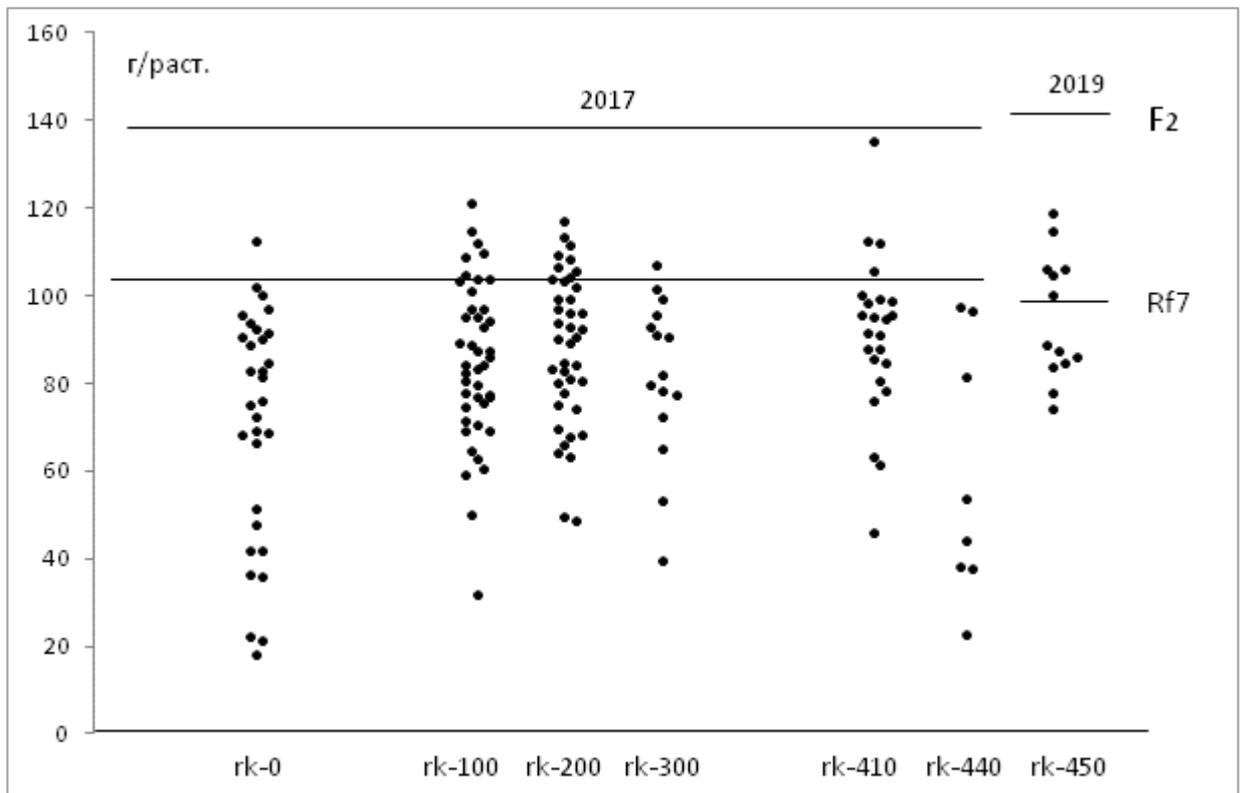


Рис. 5.4. Сравнение всех rk-серий по продуктивности первого початка

Таблица 5.5. Продуктивность дигамплоидных линий серии гк-100 (г/раст.)

Линия	2013		2017		Линия	2013		2017	
	Первый початок		Первый початок	Общая		Первый початок		Первый початок	Общая
rk-101	125,9±9,4		103,5±7,3	106,1±7,4	rk-139			77,9±7,3	77,9±7,3
rk-103	69,5±11,9		77,0±9,0	77,0±9,0	rk-140	99,3±8,9		69,1±7,0	69,6±7,0
rk-104	103,9±9,4		79,8± 6,6	88,3±7,1	rk-141	103,1±8,4		95,3±8,5	95,3±8,5
rk-105	143,8±8,9		89,2±9,6	96,2±10,3	rk-142	143,8±8,9			
rk-106	137,7±8,0				rk-143	85,3±8,4		49,9±7,7	57,7±8,3
rk-107	49,8±8,4		31,7±9,6	34,6±9,9	rk-144	142,0±8,9		103,7±11,4	111,6±12,2
rk-108	109,3±8,4		97,0±7,0	97,0±7,0	rk-145			77,6±6,6	77,6±6,6
rk-110	78,4±7,7		83,6±8,5	106,0±9,1	rk-146	96,4±8,4		70,6±9,0	70,6±9,0
rk-111	106,6±8,0				rk-147	108,7±9,4			
rk-112	140,6±8,0		87,7±8,0	87,7±8,0	rk-148	119,6±9,4		87,5±6,8	87,5±6,8
rk-114	90,1±8,4		60,7±8,0	87,8±8,7	rk-149	92,7±8,4		75,5±6,6	82,4±7,1
rk-115	88,4±7,7				rk-150	127,8±8,0			
rk-116	119,4±8,9		104,7±6,6	110,5±7,1	rk-151	104,0±7,7		84,3±8,5	128,6±9,1
rk-117	139,8±8,0		121,2±7,7	121,2±7,7	rk-152	100,6±8,9		71,5±11,4	89,5±12,2
rk-118	136,6±7,7		89,0±9,6	98,3±10,3	rk-153	109,4±8,9			
rk-119	82,0±8,9		82,6±6,6	91,3±7,1	rk-154	122,5±10,1			
rk-121	147,5±9,4		109,8±6,8	109,8±6,8	rk-155	67,9±8,4		86,0±6,6	86,5±6,6
rk-122	86,2±8,0		76,8±7,7	100,0±8,3	rk-156	149,7±10,1		97,1±7,3	103,6±7,9
rk-123	147,2±10,9		112,3±6,8	113,7±6,9	rk-157	130,2±8,4		109,1±7,7	109,1±7,7
rk-124	121,8±8,9		101,1±7,3	101,1±7,3	rk-158	89,3±8,4		59,2±7,7	67,7±8,3
rk-125	105,5±8,9		93,1±7,7	93,1±7,7	rk-160	144,3±8,4		95,1±8,5	98,7±8,7
rk-126	95,3±8,0		62,8±9,0	75,3±9,7	rk-161	118,2±8,4		64,8±8,5	78,3±9,1
rk-127	100,8±8,4		103,7±7,7	122,9±8,3	Число	50		43	43
rk-128	143,1±8,0		114,9±6,6	118,7±7,1	Среднее	113,5		85,0	91,9
rk-129	103,1±8,9		69,5±8,5	95,7±9,1	Вариация	22,4		16,5	16,3
rk-130	138,4±9,4		80,6±7,3	80,6±7,3	Контрольные формы				
rk-132	134,6±8,4				Rf7	138,1±6,1		103,9±4,9	104,4±5,0
rk-133	119,2±8,4		94,4±10,4	94,4±10,4	Ky123	88,4±6,1			
rk-136	128,9±8,4		74,6±6,8	75,7±6,9	rk-6	117,7±6,1		90,9±4,7	93,1±4,9
rk-138	127,0±9,4		84,4±9,6	84,4±9,6	F ₂			138,8±5,2	155,5±5,6

Примечание. Жирным шрифтом обозначено превышение над Rf7

2017 годом, с коэффициентом 0,36, поэтому для двух последних серий принимались во внимание только результаты 2017 года.

По синхронным данным 2017 года средняя продуктивность в двух успешных сериях выросла примерно на 20% по сравнению с первым циклом, независимо от того, считать ли со вторыми початками или без них. Всегда находилось несколько линий,

Таблица 5.6. Продуктивность дигаплоидных линий серии гк-200 (г/раст.)

Линия	2015		2017	
	Первый початок	Общая	Первый початок	Общая
rk-202	39,5±5,3	45,8±5,7	102,3±9,6	108,0±10,3
rk-203	27,3±4,9	27,3±4,9	105,9±7,0	105,9±7,0
rk-204	40,9±4,9	40,9±4,9	66,3±6,8	66,3±6,8
rk-205	51,6±5,1	54,1±5,4	84,4±7,0	84,4±7,0
rk-206	105,8±5,8	115,2±7,3	104,6±6,8	115,9±7,3
rk-208	37,2±4,1	54,6±5,2	64,1±8,5	83,4±9,1
rk-209	63,9±4,9	65,4±5,2	111,9±6,6	111,9±6,6
rk-210	95,7±5,8	105,2±7,3	96,4±6,6	96,4±6,6
rk-212	59,6±5,8	59,6±5,8	93,9±7,3	99,6±7,9
rk-214	90,6±5,8	90,6±5,8	103,3±6,8	103,3±6,8
rk-215	75,9±5,8	75,9±5,8	109,4±6,8	109,4±6,8
rk-216	43,0±5,3	43,0±5,3	82,9±7,7	82,9±7,7
rk-217	78,9±4,7	78,9±4,7	83,2±6,8	86,0±7,0
rk-219	61,3±4,9	65,5±5,1	80,1±7,0	82,9±7,2
rk-220	63,7±5,1	65,2±5,2	93,2±7,0	93,2±7,0
rk-221	83,1±5,3	83,1±5,3	99,5±7,7	99,5±7,7
rk-222	87,9±5,1	94,2±6,4	108,6±7,0	108,6±7,0
rk-223	66,6±5,3	66,6±5,3	80,8±7,0	80,8±7,0
rk-224	90,7±6,1	90,7±6,1	90,3±6,8	90,3±6,8
rk-225	55,6±6,5	59,5±6,6	113,4±6,6	113,4±6,6
rk-226	71,7±5,5	88,4±7,0	92,6±6,8	104,9±7,3
rk-227			68,0±7,0	68,0±7,0
rk-228	84,4±5,3	113,1±6,7	89,4±7,0	124,4±7,6
rk-229	49,8±8,2	79,8±10,4	81,3±6,8	103,7±7,3
rk-230	40,8±5,8	40,8±5,8	48,6±7,0	50,3±7,1
rk-231	42,1±5,8	42,1±5,8	106,7±8,0	106,7±8,0
rk-232			49,8±7,3	69,3±7,9
rk-234			68,4±8,0	68,4±8,0
rk-235	54,5±6,1	71,1±7,7	78,1±8,0	98,4±8,7
rk-236	58,9±5,3	58,9±5,3	63,4±7,3	66,8±7,5
rk-237	48,2±6,1	56,8±7,7	69,9±7,7	91,0±8,3
rk-238	95,4±4,9	95,4±4,9	97,0±7,3	100,0±7,5
rk-239	77,3±4,9	77,3±4,9	117,0±6,8	120,9±7,0
rk-240	86,3±4,7	86,3±4,7	74,4±6,8	75,9±6,9
rk-241	85,6±6,1	85,6±6,1	84,6±7,0	88,9±7,1
rk-242	70,1±5,1	82,3±6,4	75,3±8,0	90,8±8,7
rk-243	51,3±5,1	54,7±6,4	90,8±7,3	105,4±7,9
rk-244	89,7±5,8	95,3±7,3	104,0±6,6	112,3±7,1
rk-245			96,1±7,3	96,1±7,3
rk-246	79,4±4,9	79,4±4,9	99,3±6,8	99,5±6,8
Число	36		40	40
Среднее	66,8	71,9	87,1	93,3
Контрольные формы				
Rf7	52,1±3,8	52,1±3,8	103,9±4,9	104,4±5,0
Ky123	59,7±3,6	76,7±4,6		
гк-5	77,5±4,3	84,1±5,5	112,5±5,1	112,8±5,1
F ₂			138,8±5,2	155,5±5,6

Примечание. Жирным шрифтом обозначено превышение над лучшим родителем: Ky123 в 2015 г. и Rf7 в 2017 г.

Таблица 5.7. Продуктивность дигамплоидных линий серии гк-300 (г/раст.)

Линия	2015		2017	
	Первый початок	Общая	Первый початок	Общая
rk-301	66,6±4,9	70,0±6,2	99,5±7,3	99,5±7,2
rk-302	57,6±6,5	57,6±6,5	79,6±7,7	79,6±7,7
rk-303	74,4±5,8	85,5±7,3	78,5±8,0	78,5±8,0
rk-305	63,1±6,5	79,6±8,2	107,1±9,0	108,1±9,7
rk-306	90,9±6,5	90,9±6,5	101,7±6,6	101,7±6,6
rk-307			53,3±6,8	54,8±7,3
rk-308	26,0±5,8	36,6±7,3	77,4±7,3	77,4±7,3
rk-309	67,4±6,1	75,4±7,7	82,2±7,3	83,3±7,9
rk-311	40,5±4,7	42,4±6,0	65,3±8,0	66,5±8,1
rk-312	57,6±5,8	57,6±5,8	72,4±7,0	72,9±7,2
rk-313	59,1±4,7	64,2±6,0	93,1±8,0	96,3±8,7
rk-314			91,0±7,0	91,0±7,0
rk-317	61,0±5,1	71,3±6,4	90,8±7,0	103,5±7,6
rk-318			95,5±7,0	95,5±7,0
rk-319	30,0±5,8	30,0±5,8	39,6±8,5	39,6±8,5
Число	12		15	15
Среднее	57,8	63,4	81,8	83,2
Контрольные формы				
Rf7	52,1±3,8	52,1±3,8	103,9±4,9	104,4±5,0
Ky123	59,7±3,6	76,7±4,6		
rk-22	42,9±5,3	53,8±6,7	97,2±6,2	100,0±6,6
F ₂			138,8±5,2	155,5±5,6

Примечание. Жирным шрифтом обозначено превышение над лучшим родителем: Ky123 в 2015 г. и Rf7 в 2017 г.

превышающих уровень Rf7. В серии гк-100 таких было 11 из 50 в 2013 году и 6 из 43 в 2017, из них 4 общих. В 2017 году для серии гк-200 таких было 9 из 40 по продуктивности первого початка. В 2015 году превышений было свыше половины, но этот год был, как уже сказано, нетипичный. Распределение, судя по диаграммам 5.3-5.4, стало более симметричным, нижние хвосты стали менее выраженными, за счет чего сократилась вариация. Значения группируются уже не вокруг Ky123, а вокруг среднеродительского. Теоретическое среднее значение, ожидаемое по аддитивно-доминантной модели, для серии гк-100 равно $\frac{Rf7+rk6}{2}$, а для гк-200 - $\frac{rk5+MP}{2}$. Поэтому на диаграммах появились дополнительные контрольные точки гк-6 и гк-5.

Серия гк-300 проявила меньший прогресс. Среднее по сравнению с первым циклом выросло на 15%, а если считать со вторыми початками – то на 9%. В 2017 году только одна линия из 15 превысила Rf7.

Можно измерять прогресс и по лучшей линии в цикле. Тогда по первому початку прогресс составит 8% и 9% для серий гк-100 и гк-200, соответственно, а по общей продуктивности – 4% и 10%. Для серии гк-300 по этому показателю прогресса не замечается.

Выбрать лучшую линию во втором цикле затруднительно, потому что в верхних позициях линии располагаются довольно плотно и в разные сезоны меняются местами. Самые перспективные линии поэтому испытывали дополнительно в другие сезоны (табл. А15-17). Отбор решено было вести по первому початку, так как, во-первых, агрономически предпочтительнее, когда продуктивность сосредотачивается в одном початке, а не делится между двумя. Вторые початки чаще теряются, при ручной уборке их часто пропускают, и тогда преимущество в урожайности за счет вторых початков может оказаться бесполезным. Во-вторых, продуктивность второго початка неустойчива и сильно зависит от условий.

По совокупности результатов лучшей линией в серии гк-100 признана гк-142. В 2016 году эта линия по продуктивности первого початка почти сравнялась с F₂, хотя заметно отстала от F₂ по общей продуктивности из-за отсутствия второго початка (рис. 5.5 и табл. А17). За линией гк-142 примерно наравне идут линии гк-117, гк-121, гк-123, гк-128. В серии гк-200 выделяются линии гк-206, гк-222, гк-225 и гк-239. Особого внимания заслуживает линия гк-206, так как у нее не снизилась продуктивность в засушливом 2015 году. В серии гк-300 можно отметить линию гк-306, которая по продуктивности примерно равна лучшему родителю Rf7, но превосходит его в засухоустойчивости.

Засушливый сезон 2015 года, хотя и потребовал повторного испытания материала, но зато предоставил информацию по сравнительной засухоустойчивости. По сравнению с обычными годами продуктивность упала у обоих родителей, но у Rf7 особенно сильно, в два раза, и Rf7 проявила себя хуже, чем Ку123. В сериях гк-200 и гк-300 продуктивность была ниже, чем в 2017 году, в среднем на 23% и на 29%, но, несмотря на падение средней продуктивности, разброс между линиями по продуктивности усилился, что указывает на генетически обусловленные различия в засухоустойчивости. Донором аллелей, повышающих устойчивость к засухе, является, по всей видимости, линия Ку123.

Большая часть линий из серии гк-200 повторно испытана в 2017 году, что позволило оценить реакцию на засуху. У 6-ти из них продуктивность в засушливом году составила 95% и выше от уровня 2017 года, еще у 4-х линий составила 90-95%. По абсолютной величине продуктивности из них примечательна только одна - гк-206. В серии гк-300 таких устойчивых линий не оказалось, максимальный показатель устойчивости был

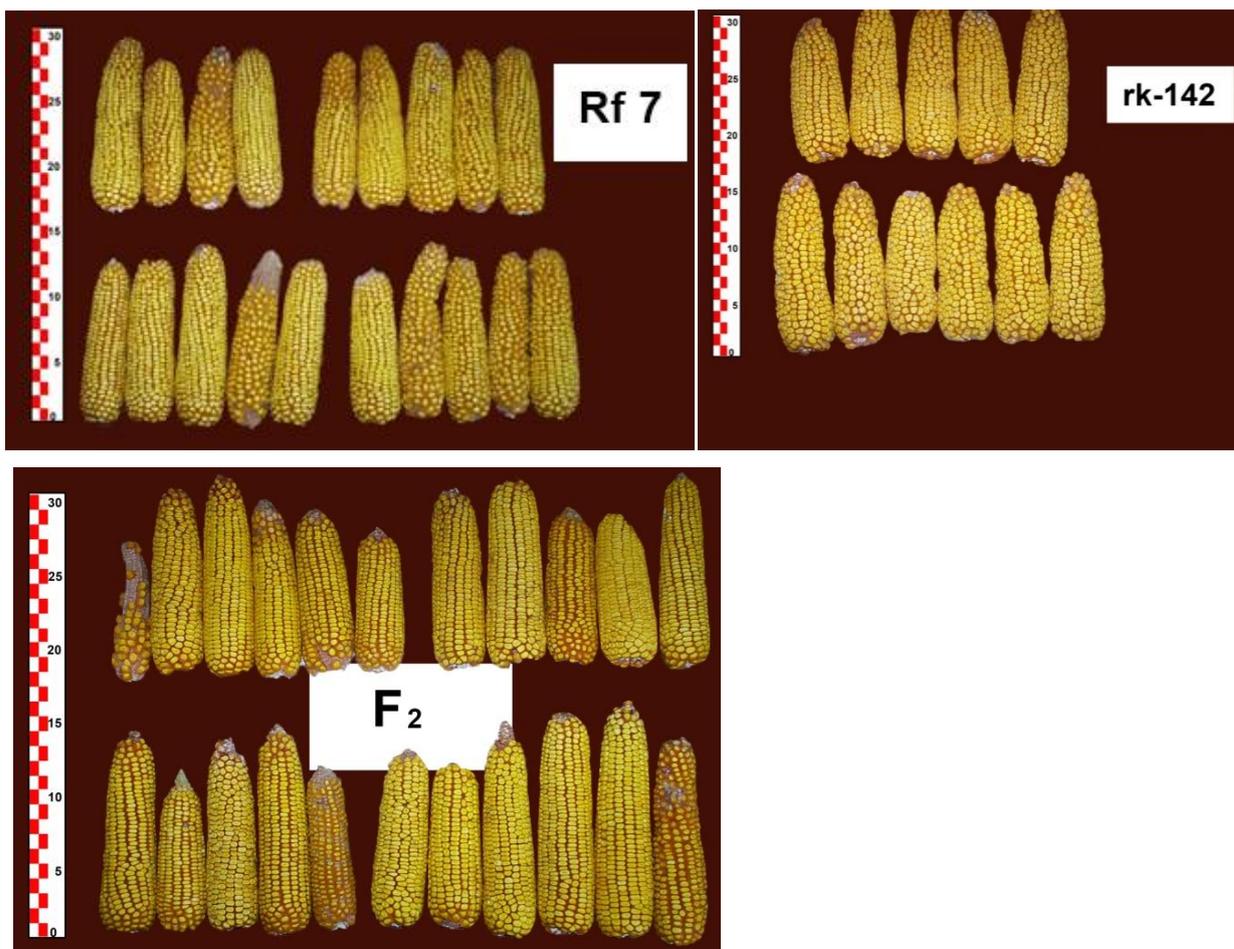


Рис. 5.5. Линия rk-142 в сравнении с Rf7 и F₂ в 2016 году

86% у линии rk-306. Наконец, в 2015 году испытывались повторно несколько линий из серии rk-100, заслуживают внимания результаты по линии rk-142. Испытание в засушливом году позволило, таким образом, выбрать линии, которые могут оказаться перспективными для одновременной селекции на продуктивность и на засухоустойчивость. Самой перспективной для этой цели оказалась линия rk-142, за ней следует rk-206.

Селекция на засухоустойчивость в условиях Молдовы будет иметь все большее значение, так как в настоящее время наблюдается тенденция к более частой повторяемости неблагоприятных лет, которые характеризуются отсутствием существенных осадков в июле-августе [127].

Третий цикл селекции также выполнен в трех вариантах. Все три линии-предшественника взяты из серии rk-100: rk-148, rk-138 и rk-142. Последняя линия выбрана по продуктивности *per se*, а две первые – по комбинационной способности, которую они проявили в тесткроссах rk-148×Rf7 и rk-138×Ky123. Результаты 2013 года показали, что

выбор предшественника по комбинационной способности может оказаться удачным, поэтому этот прием был повторен и в третьем цикле. Из генотипов $rk-148 \times Rf7$, $rk-138 \times Ky123$ и $rk-142 \times F_1$ произведены три семейства дигаплоидных линий, получившие обозначения «серия $rk-410$ » (24 линии), «серия $rk-440$ » (8 линий) и «серия $rk-450$ » (13 линий). Небольшой объем серий вызван тем, что в этом раз не применялся колхицин и выполнялось спонтанное удвоение. Первые две серии были испытаны в 2017 году в общем синхронном посеве, последняя серия – в 2019 году (табл. 5.8, рис. 5.4). Судя по продуктивности контрольных форм $Rf7$ и F_2 , условия 2017 и 2019 годов были близки, поэтому результаты представлены на одной диаграмме.

Удачными оказались серии $rk-410$ и $rk-450$. В серии $rk-410$ 4 линии из 24 превысили уровень $Rf7$. Средняя продуктивность оказалась примерно такой же, как у серии-предшественника $rk-100$, но структура урожая улучшилась: почти весь урожай сосредоточился в первом початке, и по первому початку превышение над $rk-100$ составило 7%. Другая серия, $rk-450$, оказалась рекордной по средней продуктивности, и в ней также практически полностью исчезли вторые початки. Превышение над $rk-100$ составило 4% по общей продуктивности и 12% по первому початку, а число линий, превысивших $Rf7$, составило 5 из 15 по общей продуктивности и 6 из 13 по первому початку, что является максимальным показателем. Однако самая продуктивная линия оказалась не в этой серии, а в серии $rk-410$. Это линия $rk-433$, у которой в 2017 году продуктивность составила 130 г/раст., что на 30% превысило продуктивность $Rf7$. В 2017 году она близко подошла по продуктивности первого початка к поколению F_2 , но отстала по общей продуктивности из-за отсутствия вторых початков. В 2019 году воспроизвелось относительное превосходство в 30% линии $rk-433$ над $Rf7$, но несколько увеличилось ее отставание от F_2 (рис. 5.6). Недостатком линии $rk-433$ является непрочный стебель, ломающийся при сильном ветре, в основном поломки случаются вскоре после цветения. Однако этот недостаток не мешает использовать эту линию как промежуточный этап селекции, в качестве предшественника четвертого цикла. В 2019 году была также повторно испытана линия $rk-239$, показавшая результат несколько выше (132 г/раст.), чем $rk-433$. Но по совокупному результату всех лет лучшей из всех дигаплоидных линий в комбинации $Rf7 \times Ky123$ следует считать линию $rk-433$.

Третья серия, $rk-440$, оказалась явно неудачной. Ни одна линия не превысила уровень $Rf7$, а средняя продуктивность оказалась даже ниже, чем в первом цикле.

Подведем общий итог селекции в комбинации $Rf7 \times Ky123$ по синхронным данным

Таблица 5.8. Продуктивность дигамлоидных линий серий rk-410, rk-440 и rk-450

Серия rk-410 (2017)			Серия rk-440 (2017)			Серия rk-450 (2019)		
Линия	Первый початок	Общая	Линия	Первый початок	Общая	Линия	Первый початок	Общая
rk-411	95,5±7,7	95,5±7,7	rk-441	81,8±9,0	81,8±9,0	rk-451	100,3±7,3	100,3±8,3
rk-412	94,7±7,0	99,9±7,6	rk-442	44,4±6,8	57,3±7,3	rk-452	87,4±7,3	88,9±8,3
rk-413	95,5±7,0	95,5±7,0	rk-443	22,8±7,0	27,2±7,6	rk-453	119,0±7,7	119,0±8,8
rk-414	98,7±6,8	98,7±6,8	rk-444	96,7±6,6	96,7±6,6	rk-454	88,7±7,8	88,7±8,9
rk-415	105,9±7,0	105,9±7,0	rk-445	97,7±9,0	97,7±9,0	k-455	83,8±8,0	83,8±9,1
rk-416	91,4±6,8	91,4±6,8	rk-446	38,5±8,5	38,5±8,5	rk-456	84,6±12,9	84,6±14,7
rk-417	80,5±7,3	80,5±7,3	rk-447	53,6±10,4	80,0±11,2	rk-457	74,4±8,0	74,4±9,2
rk-418	95,3±7,0	95,3±7,0	rk-448	38,0±6,8	48,4±7,3	rk-458	114,7±7,3	119,6±8,3
rk-419	84,6±6,8	84,6±6,8				rk-459	106,4±7,4	106,4±8,5
rk-420	46,1±7,7	46,1±7,7				rk-460	104,9±8,7	104,9±9,9
rk-421	112,4±7,3	112,4±7,3				rk-461	86,0±7,6	86,0±8,6
rk-422	61,7±7,7	61,7±7,7				rk-462	106,0±8,3	106,0±9,5
rk-423	91,1±7,7	91,1±7,7				rk-463	77,8±7,4	81,6±8,5
rk-424	98,5±7,0	98,5±7,0						
rk-425	88,0±8,5	88,0±8,5						
rk-426	63,3±7,7	63,5±7,7						
rk-427	88,1±7,3	88,1±7,3						
rk-428	76,0±7,0	76,0±7,0						
rk-429	85,8±7,3	85,8±7,3						
rk-430	100,3±7,7	100,3±7,7						
rk-431	112,3±8,5	112,3±8,5						
rk-432	78,2±6,6	78,2±6,6						
rk-433	135,6±9,0	135,6±9,0						
rk-434	99,5±9,3	99,5±9,3						
Число	24	24	Число	8	8	Число	13	13
Среднее	90,8	91,0	Среднее	59,2	66,0	Среднее	94,9	95,7
Контрольные формы								
Rf7	103,9±4,9	104,4±5,0	Rf7	103,9±4,9	104,4±5,0	Rf7	100,0±3,3	101,0±3,1
F ₂	138,8±5,2	155,5±5,6	F ₂	138,8±5,2	155,5±5,6	F ₂	143,8±6,1	171,8±8,1
rk-148	87,5±6,8	87,5±6,8	rk-138	84,4±9,6	84,4±9,6			

Примечание. Жирным шрифтом обозначено превышение над Rf7

2017 года. Началась селекция с двух линий, Rf7 и Ку123, лучшая из которых, Rf7, имеет продуктивность 103,9 г/раст. Это значение и следует считать стартовым. Конечное значение 135,6 г/раст. (rk-433) превысило стартовое на 30%. Это селекционный прогресс за три цикла, в среднем 10% за цикл, считая от начального уровня. На рис. 5.7 изображен схематически селекционный путь от Rf7 до rk-433 через два промежуточных этапа.



Рис. 5.6. Линия rk-433 в сравнении с Rf7 и F₂ в 2019 году

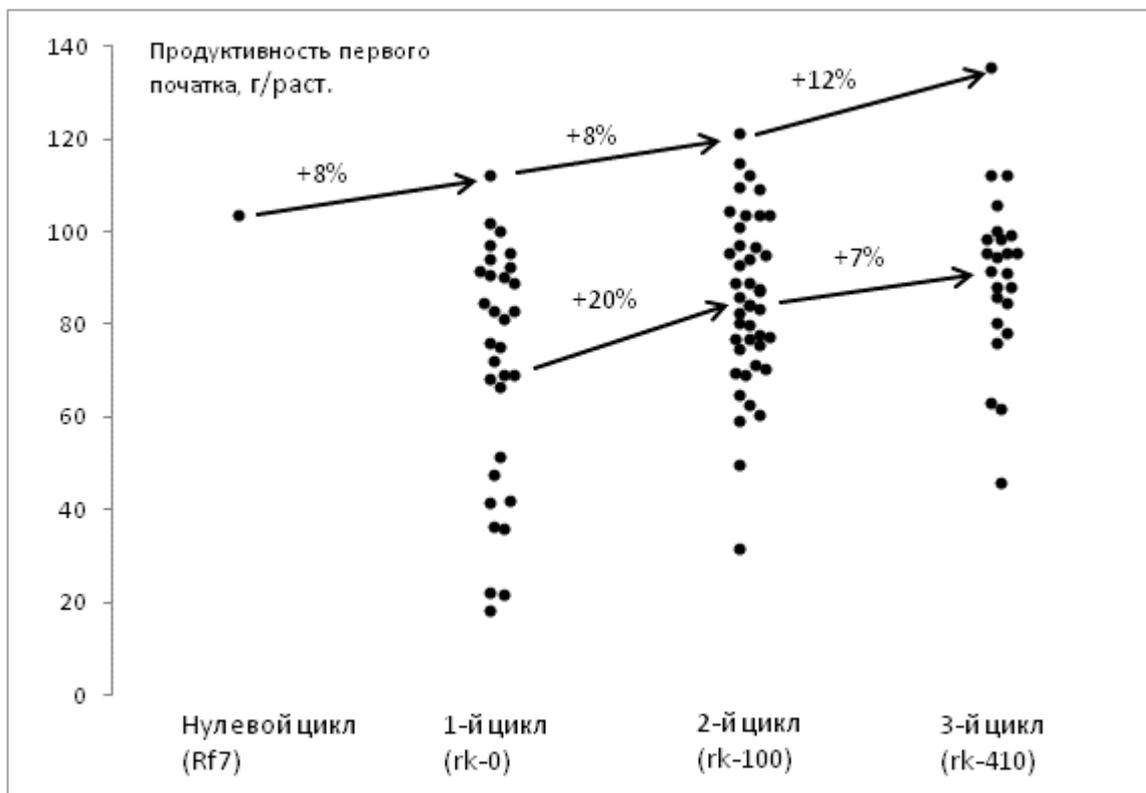


Рис. 5.7. Селекционный прогресс в трех циклах по синхронному сравнению 2017 года

Промежуточные приросты выражены двояко: по лучшей линии в цикле и по средним значениям в цикле. Вторая величина более устойчивая и точная, потому что в ней усреднены случайности генетической сегрегации, но зато первая величина важнее практически, так как цель дигаплоидной селекции – получить хорошую линию, а не хорошую серию.

Наши работы по дигаплоидной селекции выполнялись на материально-методической базе, созданной С.Т. Чалыком, внедрившем в Республике Молдова технологию получения гаплоидов и дигаплоидов и благодаря которому Институт генетики, физиологии и защиты растений стал одним из центров селекции гаплоидных индукторов, которых в остальном мире насчитывается около десяти. Поэтому представленные здесь результаты следует сопоставить с предыдущими результатами С.Т. Чалыка.

С.Т. Чалык применил гаплоиды для модификации традиционной процедуры реципрокной рекуррентной селекции, при которой ведется параллельный отбор в двух синтетических популяциях. Модификация состоит в том, что отбор ведется не по диплоидным растениям, а по гаплоидным, которые периодически получают из селективируемых популяций. Отобранные гаплоидные растения опыляются диплоидными растениями того же цикла, в результате чего получается семенной материал следующего цикла. Отбор на гаплоидном уровне должен приводить к более эффективному накоплению аддитивных и неаллельных эффектов, которые на диплоидном уровне маскируются в гетерозиготе. Особое значение придавалось неаллельным эффектам, у которых предполагалась значительная роль в гетерозисе.

Были созданы синтетические популяции SP и SA и проведено четыре цикла гаплоидной селекции. Данные по продуктивности получены для первых трех циклов. По синхронным данным 2001 года, продуктивность популяций третьего цикла SP₃ и SA₃ составила 110 и 88 г/раст., что на 54% и на 25% превышает исходный уровень SP₀ и SA₀. Продуктивность популяции SP₃ примерно совпадает с продуктивностью лучшей из исходных линий МК01, популяция же SA₃ уступает по продуктивности лучшей исходной линии Rf7 [231].

По сравнению с этими результатами обогатительно-восстановительная селекция показала большую эффективность, однако целью гаплоидной рекуррентной селекции было не улучшение популяций *per se*, а получение из них дигаплоидных линий с повышенной комбинационной способностью, причем SP служила бы источником материнских форм, а SA – отцовских. Эта работа была продолжена нами после С.Т.

Чалыка. Продолжалось получение дигаплоидных линий из популяций SP и SA, пока их число не достигло 25 и 21. Между линиями проводилась выборочная гибридизация, полученные гибриды испытывались на протяжении ряда лет. Отдельные гибриды в отдельные годы превышали по продуктивности контрольные гибриды Молдавский 291MB (МК01×P092), Молдавский 450MB (МК01×P523), Дебют (МК01×19-3-3), МК01×А619. Превышение над контролем могло достигать до 10%, но ни один из гибридов, не проявил, однако, устойчивого превышения, которое бы воспроизводилось регулярно.

Судя по результатам, в гаплоидной селекции легче происходит накопление аддитивных и, возможно, неаллельных эффектов, чем доминантных. Поэтому было решено испытать другую селекционную стратегию, сосредоточившись на аддитивных эффектах и поставив целью получить продуктивные инбредные линии. Отбор был перенесен с гаплоидов на получаемые из них дигаплоиды, а схема рекуррентной селекции заменена на обогатительно-восстановительную. Заделом для новой селекционной программы послужили созданные С.Т. Чалыком 45 дигаплоидных линий, полученных им из гибрида МК01×А619.

Следует сравнить наши результаты с результатами и других программ рекуррентной селекции. В старой сводке Sprague and Eberhart (цит. по [202]) приведены результаты 40 различных программ рекуррентной селекции кукурузы. Средняя прибавка за цикл, в одних случаях по собственной продуктивности (*per se*), в других случаях по комбинационной способности, составила 3%, в самых успешных случаях прибавка доходила до 8%. В наше время эффективность рекуррентной селекции повысилась. Например, у J. Bordes *et al.* [20] сравнивались два способа рекуррентной селекции, обычный и с включением дигаплоидных стадий, оба показали прогресс около 7% за цикл по комбинационной способности. Z. Peng *et al.* [138] испытывали 3 варианта рекуррентной селекции и получили прогресс за цикл 5-6% *per se* и 3-5% по комбинационной способности. M. El-Rouby *et al.* [42] получили прогресс *per se* 9% за цикл, а S. Jenweerawat *et al.* [75] – 15% по комбинационной способности.

Наши темпы прироста *per se*, как видим, сопоставимы с наиболее успешными результатами рекуррентной селекции. Но в нашем случае следует учитывать и способ, которым этот прирост получен. Результаты показывают, что в дигаплоидной селекции можно с успехом применять такие приемы, которые в рекуррентной селекции были бы рискованными. Если в рекуррентной селекции продвинутый вариант скрестить с исходным материалом с целью вернуть пропавшие благоприятные аллели, это привело бы

не к прогрессу, а к регрессу, так как накопленная частота благоприятных аллелей вернулась бы к исходному уровню, вернулись бы исключенные неблагоприятные аллели, и селекцию пришлось бы начинать сначала.

Результат наших исследований показывает, что метод ступенчатой селекции, пусть и с небольшим числом вариантов в каждой ступени, предпочтительней отбора наилучших вариантов в многочисленном первом цикле. Можно оценить, насколько вероятно найти в первом цикле линию с такой же продуктивностью, как гк-433. Следует учитывать асимметричность распределения в первом цикле, поскольку из-за неаллельных взаимодействий вариации в верхнюю и нижнюю стороны неодинаковы. Среднеквадратичное отклонение от медианы в верхнюю сторону составило в серии гк-0 17,6 г/раст. (2017 год). Разница между гк-433 и медианой в гк-0 равна 51,3 г, что составляет 3,38σ. Для нормального распределения вероятность такого события 1/2800, то есть, чтобы найти такую, как гк-433, линию, надо получить в первом цикле около 3000 ДН-линий. Тогда как при трехступенчатой селекции мы ограничились испытанием всего 118 линий: 44 в серии гк-0, 50 в серии гк-100 и 24 в серии гк-410.

Остается пока открытым вопрос о лучшем способе выбора линии-предшественника для закладки следующего цикла. В ходе селекции этот выбор производился шесть раз, в результате чего появились шесть серий второго и третьего циклов. Два раза предшественник выбирался по собственной продуктивности, и выбор оказался удачным. Из остальных четырех случаев, когда предшественник выбирался по комбинационной способности, два раза выбор оказывался удачным и два раза неудачным. Выбор по комбинационной способности, как видим, не всегда эффективен, но об эффективности альтернативного способа выбора - по собственной продуктивности - нельзя сказать ничего определенного, пока мы располагаем только двумя примерами. Из этих результатов следует практический вывод: так как возможны неудачные серии, закладывать циклы лучше в двух параллельных вариантах.

Попробуем сопоставить результат с модельными прогнозами (табл. 5.2). Поскольку в 2017 году в контроле было F_2 , можно оценить сумму доминантных эффектов как $2(F_2 - MP) = 2(138,8 - 89,5) = 98,6$. Примем за среднюю степень доминирования 0,7 (раздел 4.2) и получим оценку суммы аддитивных эффектов $\Sigma|a| = \Sigma d/0,7 \approx 141$. Это максимально возможное превышение над MP, которого можно достигнуть при полном (100%) сборе всех плюс-аллелей. Значению MP соответствует половинный (50%) сбор аддитивных эффектов, и тогда получим, что значению гк-433 (135,6) соответствует сбор 66% аддитивных эффектов. Такова весьма приблизительная оценка, которую мы можем

вывести из наших данных. Среди показателей суммарного фенотипического эффекта собранных локусов в модельной имитации селекционного процесса (табл. 5.2) для трех циклов можно найти приблизительные соответствия: это значение 68,8% для совместного действия всех факторов (кроме нетипичных лет) при 50 неравных локусах и 66,7% для сцепления при 100 равных локусах. Там же встречается вариант 71,6% для 50 сцепленных локусов, который будет согласовываться с практическим результатом, если допустить среднюю степень доминирования 0,92. Остальные варианты не рассматриваем, потому что они не включают сцепление в число действующих факторов, тогда как из биометрического анализа тесткроссов ясно, что сцепление учитывать необходимо.

Сопоставление это не слишком корректно, так как селекционные циклы были не такие, как в модельной имитации: вместо сочетания обогатительного цикла с восстановительным на практике два раза применен обогатительный цикл путем скрещивания с родителем, а не с F₁. Число линий в цикле на практике получилось меньшим, чем в модельной имитации: в среднем 40, а не 50. Но нас в данном случае интересуют перспективы дальнейшей динамики: можно заметить (табл. 5.2), что если в третьем цикле достигнут результат 65-69%, то вряд ли в дальнейшей селекции реально достичь результата 100%, если продолжать ее тем же способом. Можно лишь рассчитывать на уровень 75-80% после нескольких циклов, хотя такой результат лишь немногим ниже уровня F₁. Судя по модельной динамике (табл. 5.2), в следующих нескольких циклах селекционный прогресс будет замедляться, пока не сойдет практически на нет. Впрочем, эти прогнозы будут проверены в ходе дальнейшей селекции.

5.4. Частные случаи генетической изменчивости в гибридной комбинации Rf7×Ky123

Когда гены двух исходных линий комбинируются самым разнообразным образом в дигаплоидах, то у растений появляются такие признаки и свойства, которые у исходных линий никогда не наблюдаются, или наблюдаются редко и в ослабленной форме. В ходе селекции такие явления обращают на себя внимание, особенно если они проявляют дискретность на уровне серий, то есть типичны для одних серий и нетипичны для других. Такие случаи означают, что данное свойство контролируется небольшим числом генов, раз оно легко теряется или приобретает.

Мы уже упоминали о линиях, для которых характерна низкая озерненность початка. Особенно часто они встречались в серии gk-0. По данным 2017 года, 11 линий в

этой серии из 31 имели среднюю озерненность ниже 80%. В следующих сериях такие линии стали попадаться значительно реже: в gk-100 – 4 из 43, в gk-200 – 1 из 40, в gk-300 – 2 из 15, в gk-410 – 2 из 24, в gk-450 – ни одной из 13, но вновь появились в серии gk-440: 5 линий из 8.

Другая наблюдавшаяся аномалия – расщепление початка на верхушке. При слабом ее проявлении верхушка початка сплющена и расширена, при дальнейшем ее усилении верхушка расщепляется на две части или более. Как правило, эта аномалия охватывает не все початки в линии, а большую или меньшую часть, из чего можно заключить, что ее проявление зависит не только от генотипа, но и от условий. Тем не менее средняя степень ее выраженности различается в разных линиях (рис. 5.8).

Эта тенденция слабо проявлялась у линии Rf7 (рис. 5.8д) и никогда не проявлялась у линии Ку123. В первом цикле она наблюдалась только у линии gk-21, но в следующих циклах наблюдалась довольно часто, особенно в сериях gk-100 (19 линий из 52), gk-300 (7 из 15) и gk-410 (9 из 24). Реже она встречалась в сериях gk-200 (7 из 40), gk-440 (1 из 8) и не встречалась в серии gk-450.

Известны несколько мутаций, связанных с подобным фенотипом – *ra1*, *ra2*, *ra3* (синоним – *fea4*), *fea1*, *fea2*, *fea3*, *td1*, *dbcb1* [115]. Лучше всего к нашему случаю подходит мутация *dbcb1*, которую описал J. Brewbaker в 2009 году [21] (рис. 5.9). Эта единственная мутация из списка, которая затрагивает только початок и не вызывает сопутствующих изменений в морфологии метелки и растения.

Данная мутация, вероятно, пришла в дигаплоидные линии из Rf7. Очень сомнительно, чтобы она была результатом внешнего засорения или колхицинового мутагенеза, или попала из генома индуктора. Во-первых, в линии Rf7 она иногда проявляется в слабой степени. Во-вторых, она совершенно не проявляется в тесткроссах с Ку123, но зато проявляется в тесткроссах с Rf7 (рис. 5.8е). Если бы оба родителя были носителями нормального аллеля, то фенотип обоих тесткроссов был бы одинаков: либо обычный, если нормальный аллель доминантный, либо мутантный, если нормальный аллель рецессивный. Судя по всему, Ку123 несет доминантный нормальный аллель, а Rf7 – рецессивный мутантный. У J. Brewbaker мутация *dbcb1* тоже охарактеризована как рецессивный менделевский аллель.

Перечисленные мутации, обладающие сходным эффектом, связаны с избыточной пролиферацией цветочной меристемы, которая на початке может проявляться и в увеличении числа рядов зерен [121, 165]. В нашем случае расщеплению початка действительно сопутствует повышенное число рядов. У всех линий, проявляющих эту

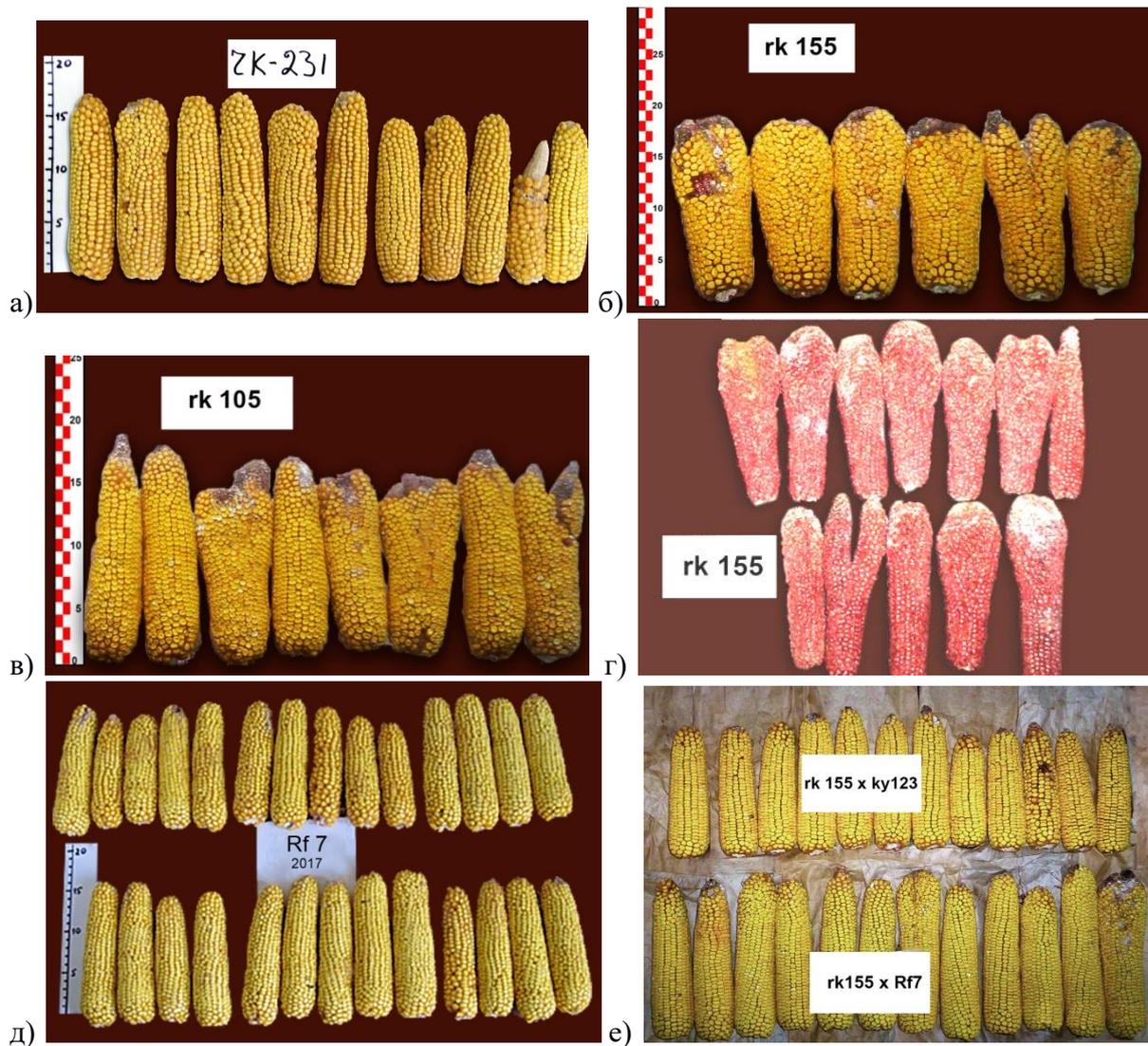


Рис. 5.8. Аномалия верхушки початка

а) – слабое проявление (2-й и 5-й початки); б), в), г) – сильное проявление; д) – еле заметное проявление у Rf7 (в нижнем ряду 5-й справа початок); е) проявление в rk-155×Rf7 (внизу) и отсутствие в rk-155×Ky123 (вверху)



Рис. 5.9. Мутация *dbcb1* (фото из MNL, 83, p.19)

аномалию, число рядов выше среднего в серии. Линии с максимальным в серии числом рядов почти всегда характеризуются расщепленным початком, за исключением серии *rk-0*, где данную аномалию несет вторая по числу рядов линия, а не первая. Заметим также, что у линии *Rf7* некоторые признаки избыточной пролиферации в початке действительно наблюдаются: число рядов зерен у нее довольно высокое (в среднем 20 против 12 у *Ky123*), расположение рядов, как правило, нерегулярное и ряды часто теснятся друг на друга.

Но требуется объяснить, почему у *Rf7* эта мутация не проявляется так же отчетливо, как в ДН-линиях. На наш взгляд, лучше всего это объясняется компенсационным комплексом генов [222]. Согласно этой концепции, у мутантов со временем формируется компенсационный комплекс генов-супрессоров, которые ослабляют действие неблагоприятной мутации или вообще его устраняют. Это аналог концепции генетического груза, но применительно к инбредным линиям. Если в панмиктической популяции неблагоприятные мутации скрыты в гетерозиготе, то в инбредных линиях неблагоприятные мутации могут быть замаскированы генами-супрессорами. Можно предположить, что у линии *Rf7*, кроме мутации, есть еще и супрессоры, а у линии *Ky123* нет ни мутации, ни супрессоров. При рекомбинации генов в ДН-линиях распадается компенсационный комплекс генов, поэтому мутация, попав в дигампоид, проявляется в нем в полной степени.

Вполне возможно, что с распадом компенсационного комплекса связаны и случаи низкой озерненности початка, и ломкость стебля у линии *rk-433*. Для последнего случая, в отличие от раздвоения початка, подходящих генов-кандидатов не найдено. Описаны мутации *btn1* и *btn2* - brittle node – ломкость узлов [81], но в первом случае ломкость свойственна не только узлам, но и листьям, причем проявляется у поздних всходов при умеренном ветре. Во втором случае ломкость свойственна только узлу под метелкой.

Остановимся еще на одном признаке, который варьирует по сериям – развитие второго початка. Для одной из исходных родительских форм (*Ky123*) характерно развитие второго початка, на который в среднем приходится около 20% общей продуктивности. У другой формы (*Rf7*) второй початок обычно не развивается. Что касается дигампоидных линий, то в 4-х сериях (*rk-0*, *rk-100*, *rk-200* и *rk-440*) наблюдается разнообразие по этому признаку. У многих линий второй початок отсутствует, но есть и линии, где второй початок дает заметный вклад в продуктивность - до 1/3. В среднем в этих сериях на долю второго початка приходится 6-9% общей продуктивности, но в сериях *rk-300*, *rk-410* и *rk-450* второй початок исчезает почти полностью (рис. 5.10). Это свидетельствует о том, что

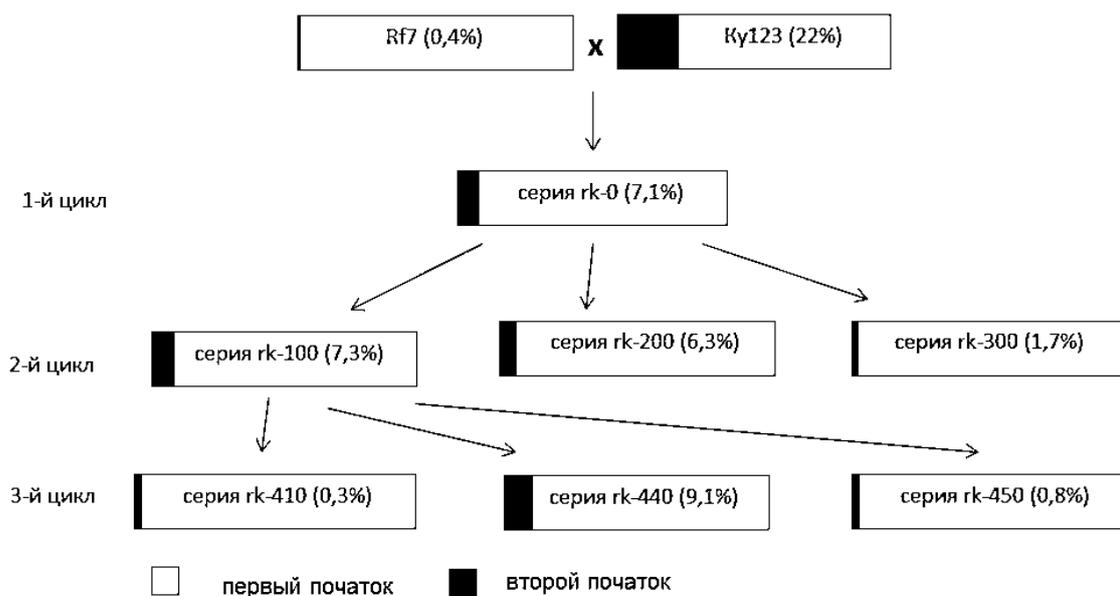


Рис. 5.10. Средняя доля второго початка в общей продуктивности дигаплоидных линий в комбинации Rf7×Ky123

способность к развитию второго початка контролируется небольшим числом генов, поскольку она легко теряется.

Способность к развитию второго початка является, на наш взгляд, отрицательным признаком, потому что она отрицательно коррелирует с развитием первого початка. По нашим данным (табл. А12-21) развитый второй початок нехарактерен для линий с крупным первым початком, но характерен для линий, где продуктивность первого початка средняя или низкая. То есть при примененном загущении второй початок находится в конкурентных отношениях с первым и перехватывает от него часть ассимилятов. То, что за развитие второго початка отвечает небольшое число генов, следует считать благоприятным для селекции обстоятельством.

5.5. Дигаплоидная селекция в гибридной комбинации МК01×А619

Во второй комбинации - МК01×А619 - селекция продвинулась в меньшей степени из-за более низкой эффективности удвоения. Коллекция из 45 ДН-линий, произведенных из гибрида МК01×А619 (получена от С.Т. Чалыка в 2003 году), обозначена здесь как серия МА-0. Сам гибрид МК01×А619 довольно продуктивный и в синхронных испытаниях показывал урожайность наравне с Дебютом, Молдавским 291МВ и Молдавским 450МВ. Но отцовской линии А619 свойственна неполная озерненность початка, обычно

варьирующая в разные годы от 20 до 90% (рис. 5.11). Различия по озерненности еще более усиливаются в дигиплоидных линиях и в очень большой степени определяют различия по продуктивности (табл. 5.9).

Линии первого цикла испытывались на протяжении трех лет, результаты показали хорошую воспроизводимость. По продуктивности первого початка корреляции составили 0,72 между 2004/2005 годами, 0,65 между 2003/2013 и 0,78 между 2004/2013. Доля второго початка в общей продуктивности может достигать в отдельных линиях до 30%, но в среднем она составляет несколько процентов. Для озерненности корреляции еще выше, следовательно, озерненность есть относительно устойчивая характеристика генотипа. Выделяется группа линий с устойчиво хорошей озерненностью – выше 90% (отмечено жирным шрифтом в табл. 5.9), таких насчитывается 18 из 44. Еще у 6 линий озерненность может считаться хорошей, так как варьирует по сезонам в пределах 75-100%. Худшая линия ДН 12-00 регулярно проявляет озерненность, близкую к нулю (рис. 5.12). Остальные 19 линий занимают промежуточное положение (рис. 5.14).

Низкая озерненность вызвана не нарушениями мейоза, а затрудненным выходом рылец из початка, так как она проявляется только при свободном опылении. При ручном опылении, когда срезается кончик початка для доступа к рыльцам, озерненность получается нормальной даже у худшей линии ДН 12-00. В 2004 году проверялось предположение, что рыльца не выходят наружу из-за излишне длинной листовой обертки. Измеряли избыток обертки – расстояние от верхушки стержня до кончика початка. Это дистанция, которую надо пройти пестичным нитям для выхода наружу, у разных линий она составила от 0 до 9 см. Корреляция между озерненностью и избытком обертки оказалась хоть и отрицательной, но очень небольшой: $-0,28$ (рис. 5.15). Остается предположить, что низкая озерненность вызвана недостаточным ростом пестичных нитей.

Обнаружилась зато связь озерненности с другим признаком – окраской стержня початка. Родительские линии различаются по окраске стержня – красная у МК01 и белая у А619. Это различие моногенное, определяется локусом Р1 (1-70, см. раздел 4.4). ДН-линии первого цикла, как и следовало ожидать, разделились пополам: 22 красных и 22 белых (табл. 5.9 и рис. 5.16). У линий с красным стержнем озерненность в среднем выше, в 2003 и 2004 гг. превышение было значимым ($P < 0,05$):

Если разделить линии на классы по озерненности, то окраска стержня распределится так:

Таблица 5.9. Характеристики ДН-линий серии МА-0

Линия	2003 г.		2004 г.		2013 г.		Цвет стержня
	Продуктивность первого початка, г	Озерненность початка, %	Продуктивность первого початка, г	Озерненность початка, %	Продуктивность первого початка, г	Озерненность початка, %	
ДН-2	44,0±4,4	72,5±4,2	37,8±7,0	69,7±6,3	92,0±8,0	95,2±2,8	белый
ДН-3	65,8±4,5	98,8±1,3	109,3±7,3	100	115,3±8,0	96,4±1,6	красный
ДН 1-2	61,4±3,5	100	75,9±4,8	98,9±0,9	72,6±4,8	95,6±3,3	красный
ДН 2-2	44,5±7,4	50,6±9,1	85,3±4,0	96,3±0,8	76,6±9,9	69,6±7,2	красный
ДН 3-2	40,0±5,5	41,3±7,5	56,3±5,5	65,5±5,4			красный
ДН 4-2	69,6±2,8	98,3±0,6	79,8±7,4	98,8±1,3			красный
ДН 5-2	82,0±4,0	98,8±0,3	67,4±3,0	100	80,0±4,8	98,1±0,6	красный
ДН 6-2	44,5±3,7	83,0±6,3	51,7±5,7	96,0±0,6			белый
ДН 7-2	51,3±3,1	73,8±3,1	50,2±4,5	74,0±6,0	65,0±6,2	65,8±5,7	красный
ДН 8-2			38,4±3,8	82,2±11,7	37,3±5,6	84,0±6,6	белый
ДН 9-2	74,8±8,2	97,8±1,1	57,7±4,3	93,0±2,7			красный
ДН 10-2			9,6±0,9	48,0±5,8			красный
ДН 3-00	63,8±6,3	99,9±0,1	61,3±2,5	99,1±0,7	62,8±5,2	95,2±2,6	белый
ДН 3-00a	61,8±4,5	98,1±0,6	59,3±1,4	98,8±1,3			красный
ДН 4-00	61,7±4,6	98,3±0,3	68,4±5,7	98,8±0,5	124,7±3,6	98,9±0,4	красный
ДН 6-00	44,5±3,3	74,4±3,6			68,7±4,7	91,7±4,7	белый
ДН 11-00	56,3±9,7	88,8±8,0	50,0±6,1	76,7±7,5	53,0±11,2	57,5±8,7	белый
ДН 12-00	0,3±0,3	0,6±0,5	1,2±0,6	1,7±0,9	1,8±0,5	4,0±1,1	белый
ДН 13-00	66,8±6,8	100	53,2±6,3	96,7±1,7	48,9±7,2	82,5±9,1	красный
ДН 14-00	59,1±2,3	96,8±1,1	80,7±2,8	99,5±0,3	62,7±8,8	86,1±9,5	красный
ДН 17-00	54,8±5,2	95,6±1,9	48,4±1,7	97,5±0,6	76,1±3,7	94,8±1,3	белый
ДН 18-00	43,8±2,3	96,0±3,9	24,6±3,4	82,2±7,7			красный
ДН 19-00	28,0±4,3	40,0±6,7	52,0±4,7	77,3±5,9	50,7±7,2	66,0±7,9	красный
ДН 20-00	51,4±7,8	66,3±8,3	33,8±4,2	82,8±8,8			красный
ДН 22-00	108,3±1,7	99,3±0,5	80,8±7,9	96,6±1,0	115,1±8,8	96,6±1,4	белый
ДН 22-00a	41,5±5,1	64,4±7,0	43,0±6,2	57,5±7,9	37,8±8,4	49,2±10,2	белый
ДН 23-00	91,0±6,6	96,4±0,5	99,1±8,7	99,4±0,3			белый
ДН 27-00	37,0±6,4	48,0±8,8	40,4±7,1	68,3±9,0	42,8±9,8	44,7±8,7	белый
ДН 28-00	42,4±2,8	83,1±2,3			20,7±4,9	70,0±10,0	белый
ДН 29-00	41,5±4,6	99,1±0,3	70,9±3,3	100	72,7±2,0	96,2±0,8	красный
ДН 30-00			90,3±8,8	80,0±5,0	91,2±4,2	89,5±2,5	белый
ДН 31-00	12,6±7,9	20,6±11,8					белый
ДН 32-00	54,0±5,2	93,4±2,3	66,2±6,4	94,0±2,9	88,8±4,4	93,4±1,6	красный
ДН 33-00	107,0±4,4	100	108,0±8,8	100	104,5±7,2	98,8±1,1	красный
ДН 34-00	60,0±8,3	63,8±5,7	30,0±5,8	55,3±11,9	46,2±10,6	50,0±8,4	белый
ДН 35-00	52,4±3,7	91,1±3,1	42,3±7,8	95,7±0,7			красный
ДН 36-00			6,2±1,5	9,7±2,8			белый
ДН 37-00	49,8±3,5	92,3±2,6	49,0±3,4	99,5±0,5			красный
ДН 38-00	26,0±8,6	43,8±17,1	39,8±2,4	85,0±3,2	53,3±7,6	84,2±4,5	белый
ДН 39-00	48,3±12,1	58,6±11,3	79,7±4,4	84,7±3,8	104,6±9,0	86,2±3,3	белый
ДН 40-00	9,6±6,5	16,6±10,6	28,0±4,6	33,5±7,1			белый
ДН 44-00	76,0±7,2	99,0±0,4	92,1±5,6	99,6±0,3	104,6±3,7	100	красный
ДН 46-00	73,6±4,5	97,6±0,4	85,6±4,2	100	96,7±5,9	99,0±0,4	белый
ДН 47-00	63,0±2,2	97,1±0,5	64,0±9,5	95,8±2,2	44,9±7,5	77,4±6,6	белый
Число	40	40	41	41	30	30	
Среднее	54,1	78,3	57,7	82,6	70,4	80,5	
МК01	119,4±2,9	99,3±0,3	104,3±7,2	100	120,2±3,9	99,7±0,2	красный
А619	53,9±3,3	91,1±1,7	63,5±4,4	98,2±0,6	63,8±4,7	94,9±2,1	белый

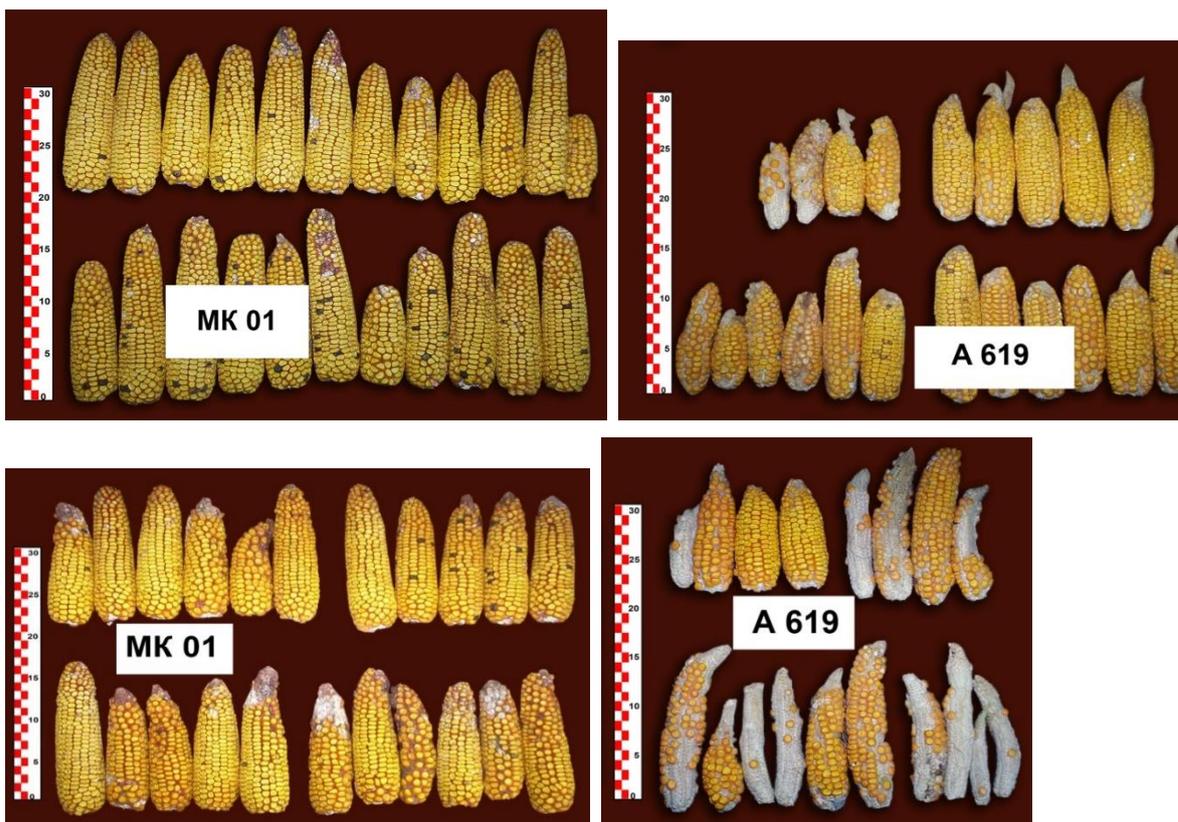


Рис. 5.11. Линии МК01 и А619 в разные годы. Вверху 2013, внизу 2016

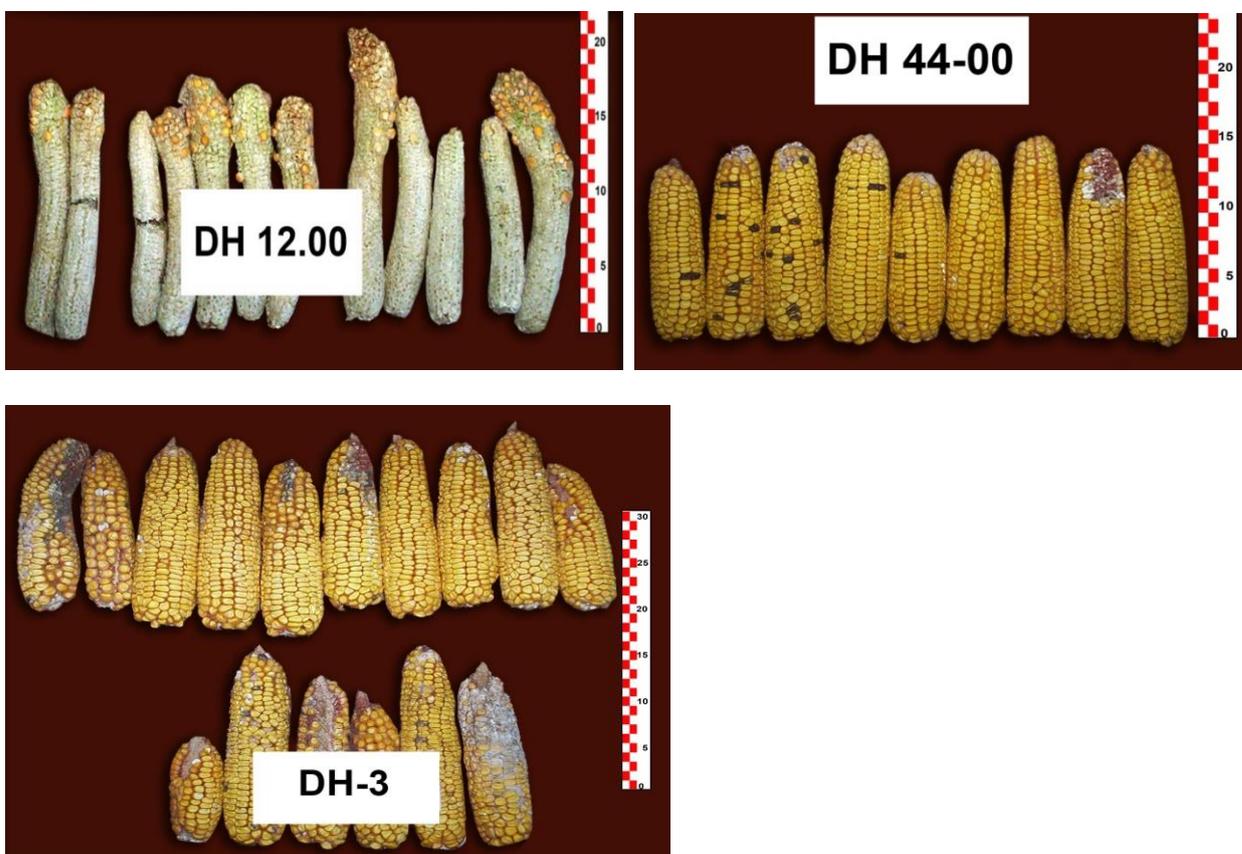


Рис. 5.12. Линии DH 12-00, DH 44-00 и DH-3 в 2013 году

плюс-класс (регулярно почти полная озерненность): 13 красных + 5 белых;
промежуточные и сомнительные: 3 красных + 3 белых;
минус-класс (регулярно пониженная озерненность): 6 красных + 14 белых.

Других фенотипических эффектов локуса P1 не обнаружено. Если связь озерненности с окраской стержня не случайна, то это означает, что с локусом P1 сцеплен генетический фактор, определяющий неполную озерненность, и расположенный от P1, судя по частоте рекомбинантов (белые озерненные и красные малоозерненные) на расстоянии примерно 30 сМ. Связь с локусом P1 может быть и случайной, но и в этом случае предположение о существовании сильнодействующего гена, определяющего деление линий на два класса, выглядит правдоподобным, потому что линии разделились на классы примерно в отношении 1:1, хотя граница между ними несколько размыта.

Одного гена для объяснения наблюдавшихся различий недостаточно, должны быть дополнительные факторы, определяющие дифференциацию внутри минус-класса. Естественно предположить, что линия А619 несет отрицательную мутацию, действие которой отчасти скомпенсировано несколькими супрессорами, образующими компенсационный комплекс. Тогда вариабельность внутри минус-класса можно объяснить разной степенью распада компенсационного комплекса, а почти нулевую озерненность у линии ДН 12-00 - полной потерей супрессоров.

Рассмотрим теперь распределение ДН-линий по продуктивности (табл. 5.9, рис. 5.13). Серия МА-0 испытывалась в течение трех сезонов, и проявила себя так же, как серия tk-0: распределение смещено вниз относительно ожидаемого среднего, линии группируются вокруг худшего родителя, а уровень лучшего родителя достигается в редких случаях. Эпизодически случаются небольшие превышения над лучшим родителем, но это каждый раз разные линии. Отметим лидирующую группу линий, регулярно оказывающихся в верхних позициях – ДН-3, ДН 22-00, ДН 23-00, ДН 33-00 и ДН 44-00 (табл. 5.9). Для закладки второго цикла было решено взять линии ДН-3 и ДН 44-00 (рис. 5.12). Было проведено обогатительное скрещивание с F₁ и от генотипов F₁×ДН-3 и F₁×ДН 44-00 получены дигаметоиды. Эффективность удвоения в комбинации МК01×А619 оказалась низкой, колхициновое удвоение здесь показывает такие же результаты, как спонтанное – в Rf7×Ky123. От варианта F₁×ДН-3 получено 11 линий (серия МА-100) и от варианта F₁×ДН44-00 – 20 линий (серия МА-200).

Серия МА-100 испытывалась в 2013 году, серия МА-200 – в 2013 и 2016 (табл.5.10,

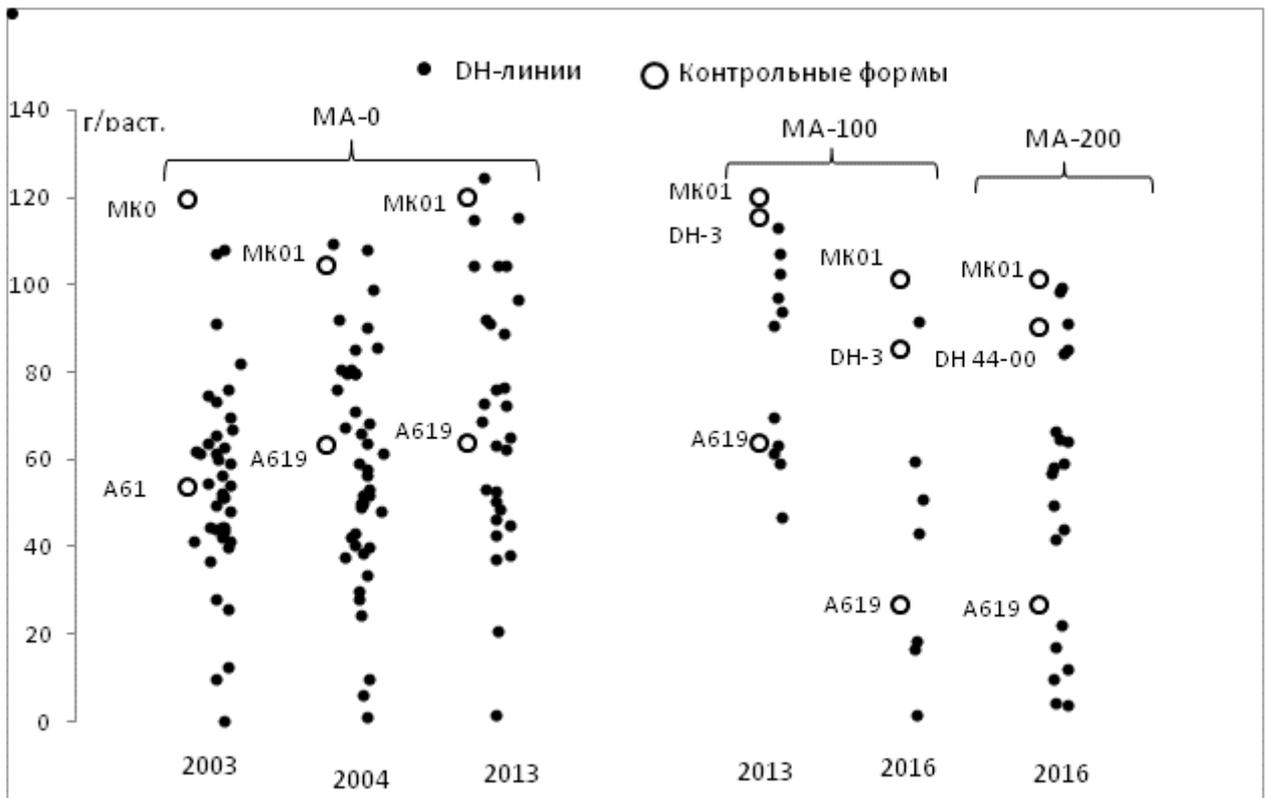


Рис. 5.13. Продуктивность первого початка в сериях МА-0, МА-100 и МА-200

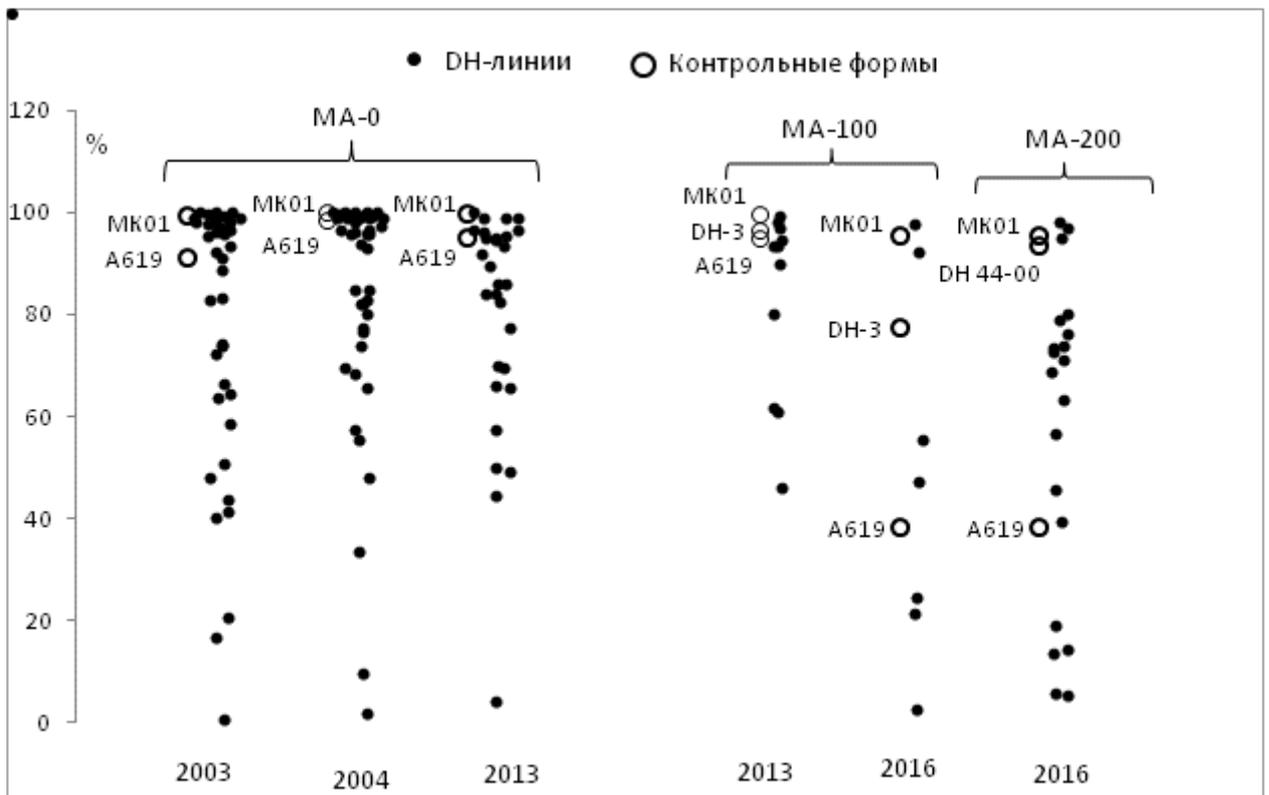


Рис. 5.14. Озерненность первого початка в сериях МА-0, МА-100 и МА-200

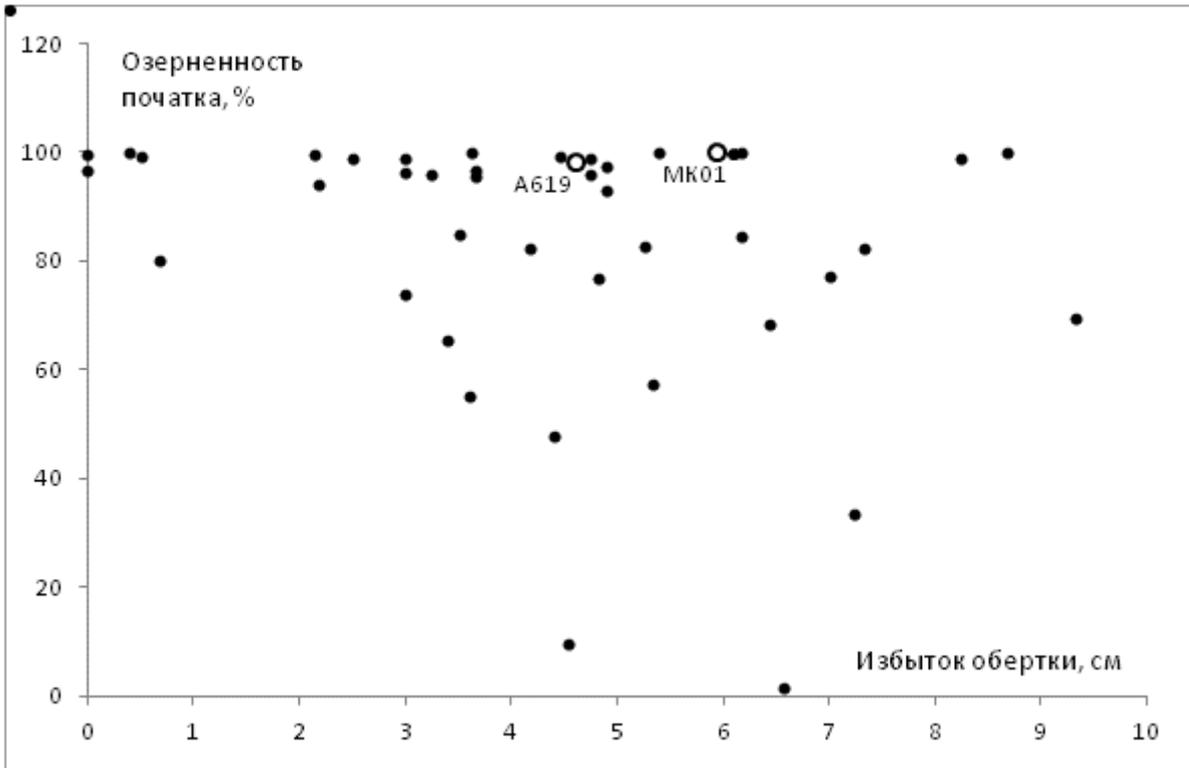


Рис. 5.15. Озерненность початка при различном избытке обертки по данным 2004 г.

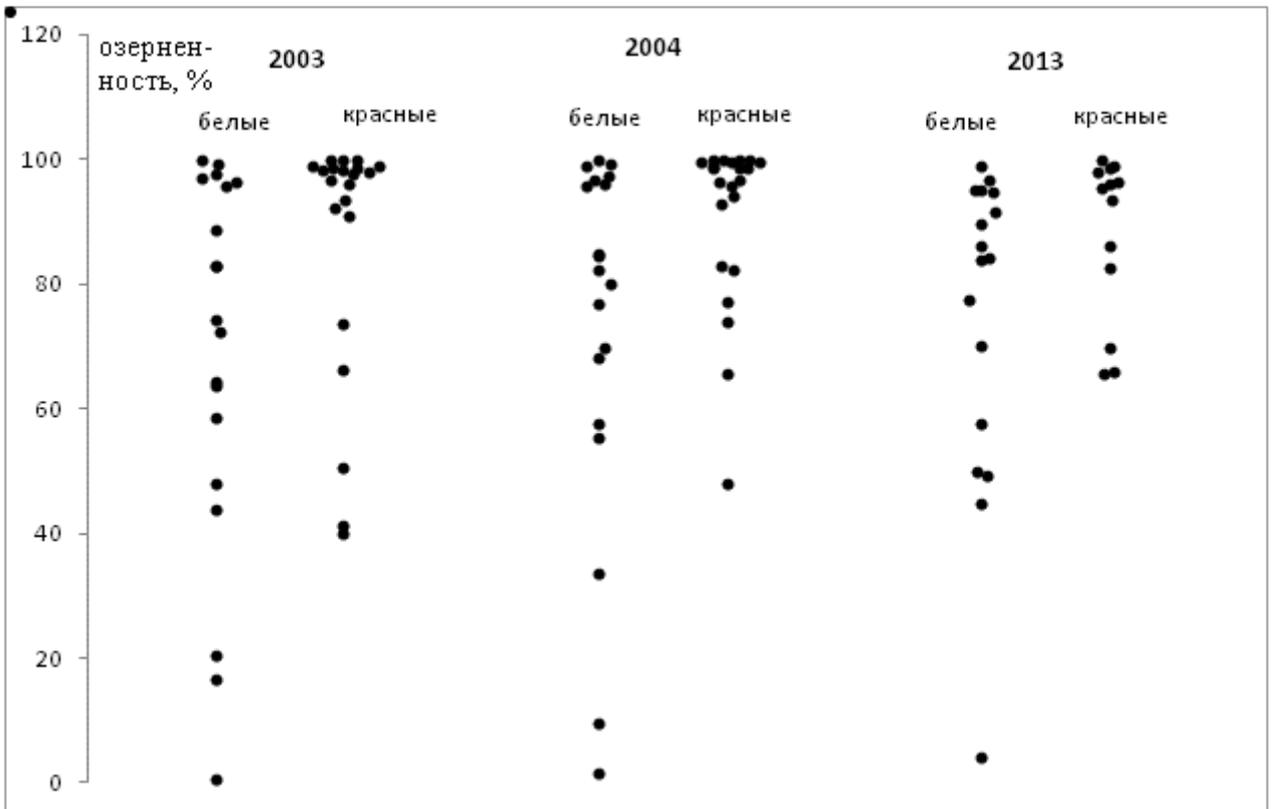


Рис. 5.16. Озерненность линий серии МА-0 с различной окраской стержня

рис. 5.13-5.14). В серии МА-100 средняя озерненность в 2013 году была примерно такой же, как в серии МА-0, а средняя продуктивность оказалась выше: 82 г против 70. Средняя продуктивность возросла за счет сокращения нижнего хвоста, но не за счет повышения верхней границы. Линий, превосходящих МК01, в этой серии не наблюдалось, что, возможно, вызвано ее малочисленностью.

В 2016 году почти все генотипы ухудшили свои характеристики, продуктивность и озерненность упали в среднем вдвое. Часть линий серии МА-100 не взошла, а из взошедших хорошую озерненность (90% и выше) сохранили только 2 линии из 7 – МА-103 и МА-112. В 2013 году линий с хорошей озерненностью было 6 из 11. В том же 2016 году испытывалась серия МА-200 и проявила примерно такие же характеристики, как у серии МА-100. Хорошую озерненность проявили 3 линии из 20 – МА-210, МА-213 и МА-217. Превышений над уровнем МК01 не было, хотя были линии, к этому уровню близко подошедшие. В обеих сериях не обнаружено каких-либо связей между количественными характеристиками и окраской стержня.

Серия МА-0 в 2016 году не испытывалась, за исключением контрольных генотипов ДН-3 и ДН 44-00, поэтому нет возможности прямо сопоставить серию МА-200 с серией МА-0 и оценить селекционный прогресс. Можно лишь отметить, что в неблагоприятном году серия МА-200 показала примерно одинаковые результаты с серией МА-100. Тем не менее линию для закладки третьего цикла было решено выбрать по результатам 2016 года, так как устойчивость к неблагоприятным условиям тоже следует принимать во внимание. В обеих сериях 5 линий проявили в этом году хорошую озерненность, из них три линии показали продуктивность, близкую к МК01. Это МА-112, МА-210 и МА-217. Для восстановительного цикла выбрана линия МА-217 (рис. 5.17), из генотипа МА-217×ДН 44-00 получены гаплоидные семена.

Хотя в комбинации МК01×А619 второй цикл не дал таких результатов, как в комбинации Rf7×Ку123, об эффективности данной селекционной схемы для комбинации МК01×А619 пока судить преждевременно. Схема не предполагает обязательного прогресса в обогатительном цикле, прогресс предполагается для сочетания обогатительного цикла с восстановительным. Поэтому ясность в данный вопрос внесут результаты третьего цикла.

Таблица 5.10. Характеристики ДН-линий серий МА-100 и МА-200

Линия	Цвет стержня	2013		2016	
		Продуктивность первого початка, г	Озерненность первого початка, %	Продуктивность первого початка, г	Озерненность первого початка, %
МА-101	красный	69,6±11,7	61,7±7,2		
МА-102	красный	113,4±12,4	98,0±0,7		
МА-103	красный	59,3±6,8	89,8±6,8	59,8±4,6	97,8±2,0
МА-104	белый	46,7±13,3	46,1±11,6	1,8±0,5	2,5±0,7
МА-105	красный	90,7±7,5	93,3±3,0	43,1±9,4	47,3±5,0
МА-106	белый	97,0±6,7	93,4±3,2		
МА-107	белый	107,1±6,1	97,0±1,2		
МА-108	красный	94,0±6,5	94,8±2,0	50,8±7,7	55,3±7,8
МА-109	красный	61,5±6,3	80,3±4,9	16,6±7,7	21,4±10,2
МА-111	красный	63,4±7,9	61,1±5,5	18,4±8,6	24,4±10,8
МА-112	белый	102,5±4,3	99,5±0,2	91,5±9,0	92,1±4,8
Число		11	11	7	
Среднее		82,3	83,2	40,3	48,7
МА-201	белый			4,1±2,8	5,4±3,3
МА-202	красный			66,5±17,1	56,5±10,4
МА-203	белый			59,4±10,3	71,0±11,7
МА-204	белый			64,1±9,4	80,3±7,1
МА-206	красный			84,2±15,5	73,8±12,9
МА-207	белый			91,1±19,0	76,1±13,9
МА-208	красный			49,5±10,8	72,6±9,6
МА-209	красный			4,5±3,5	5,7±4,5
МА-210	красный			98,4±11,5	98,0±1,1
МА-211	красный			22,1±7,7	39,4±11,7
МА-212	красный			10,0±2,0	13,6±2,1
МА-213	красный			85,2±5,4	97,0±1,7
МА-214	белый			58,4±8,2	73,5±7,2
МА-215	белый			41,9±9,4	45,5±11,0
МА-216	красный			64,5±9,2	78,9±10,3
МА-217	белый			99,4±9,7	95,0±2,7
МА-218	белый			44,3±7,7	63,4±10,1
МА-219	белый			12,2±4,5	14,3±3,9
МА-221	красный			56,8±12,5	68,7±12,3
МА-222	красный			17,0±7,7	19,1±8,3
Число				20	20
Среднее				51,7	57,4
Контрольные формы					
МК01	красный	120,2±3,9	99,7±0,2	101,5±5,7	95,3±2,5
А619	белый	63,8±4,7	94,9±2,1	26,9±6,0	38,3±8,3
ДН-3	красный	115,3±8,0	96,4±1,6	85,2±9,9	77,3±6,5
ДН 44-00	красный			90,1±6,1	93,6±3,4



Рис. 5.17. Линия МА-217 в сравнении с МК01 в 2016 году

5.6. Неаллельные взаимодействия в дигаплоидных линиях и тесткроссах

В отличие от тесткроссов, где не было замечено существенных неаллельных взаимодействий, влияющих на продуктивность (раздел 3.5), на дигаплоидных линиях неаллельные взаимодействия проявляются отчетливо. Выражаются они в том, что дигаплоидные линии не распределены симметрично относительно теоретического среднего. В 2011 году только у 3 линий серии $rk-0$ из 23 испытанных продуктивность первого початка превысила теоретическое среднее $\frac{Rf7+Ky123}{2}$. Отношение положительных и отрицательных отклонений от теоретического среднего составило 3:20 против ожидаемого 11:12 или 12:11. В 2014 году для той же серии $rk-0$ это отношение составило 3:16. В серии МА-0 аналогичное отношение составило 3:37 в 2003 году и 6:35 в 2004 году. В следующих сериях неаллельные взаимодействия проявлялись слабее, но тем не менее сохранялись. В серии $rk-100$ наблюдались соотношения 16:34 (2013 год) и 10:33 (2017 год). Здесь теоретическое среднее составляло $\frac{Rf7+rk6}{2}$. В серии $rk-200$ наблюдалось 17:19 (2015 год, теоретическое среднее $\frac{2rk5+Rf7+Ky123}{4}$), а в серии $rk-410$ - 8:24 (2017 год, теоретическое среднее $\frac{Rf7+rk148}{2}$). Сдвиг распределения в нижнюю сторону очевиден и явно не согласуется с аддитивно-доминантной моделью.

Подобная статистика проведена и для остальных признаков (табл. 5.11-5.12). Для удобства сравнения значения в таблицах приведены к единому виду: указано отношение числа генотипов, у которых среднее значение признака превысило теоретически среднее, к общему числу генотипов. Отклонение от 0,5 указывают на неаллельные взаимодействия.

Таблица 5.11. Распределение дигамплоидных линий в гибридной комбинации Rf7×Ku123 по значениям признаков: доля превышений над теоретическим средним

Серия	rk-0		rk-100		rk-200	rk-410	Среднее по линиям	Среднее по тест-кроссам
	2011 г., 23 линии	2014 г., 19 линий	2013 г., 50 линий	2017 г., 43 линии	2015 г., 36 линий	2017 г., 24 линии		
Интервал от сева до цветения метелки	0,65	0,47	0,64	0,84***	0,31*	0,50	0,57	0,49
Интервал от сева до цветения початка	0,70	0,63	0,58	0,86***	0,36	0,54	0,61	0,44
Разрыв цветения	0,48	0,84**	0,82	0,72**	0,31*	0,42	0,55	0,44
Интервал цветение-созревание	0,78*		0,34*	0,19***	0,56	0,54	0,48	0,57
Интервал от сева до созревания	0,78*		0,38	0,49	0,53	0,29	0,49	0,54
Высота растения	0,39	0,47	0,46	0,35	0,31	0,29	0,38	0,51
Длина стебля	0,48	0,42	0,48	0,33*	0,33	0,38	0,40	0,50
Длина метелки	0,17**	0,26	0,10***	0,37	0,58	0,25*	0,29	0,52
Диаметр стебля	0,26*	0,11**	0,36	0,53	0,39	0,25*	0,32	0,41
Озерненность початка	0,48	0,47	0,51	0,53	0,53	0,75*	0,55	0,72
Длина початка	0***	0,05***	0,24***	0,44	0,44	0,33	0,25	0,55
Диаметр початка	0,48	0,37	0,46	0,40	0,61	0,54	0,48	0,51
Число рядов зерен	0,26*	0,42	0,74**	0,50	0,56	0,63	0,52	0,49
Масса стержня початка	0,39	0,42	0,40	0,47	0,50	0,38	0,43	0,54
Продуктивность первого початка	0,13***	0,16**	0,32*	0,23***	0,47	0,33	0,27	0,51
Продуктивность прочих початков		0,58		0,56	0,25**	0,08***	0,37	0,48
Общая продуктивность		0,16**		0,33*	0,50	0,38	0,34	0,56

Примечание. Значимость отличия от 0,5: * P<,05; ** P<,0,01; *** P<,0,001

Для надежности приводятся только те эксперименты, где испытывалось не менее 19 генотипов. Не приведены данные для серий rk-0 и rk-200 в 2017 г., так как в этом году не испытывалась линия Ku123, отчего для этих серий нельзя было рассчитать теоретические средние. Значимость отличия от ожидаемого значения 0,5 рассчитывалась по критерию знаков $Z = \frac{(A-B-1)^2}{n}$, где n – численность группы, A и B – численность двух классов, на которые разбивается группа (более многочисленный класс обозначается как A). Критические значения Z , при которых нарушение пропорции 1:1 становится значимым, равны 3,84 ($P<,0,05$), 6,64 ($P<,0,01$) и 10,83 ($P<,0,001$). Они совпадают с критическими значениями χ^2 при одной степени свободы.

В комбинации Rf7×Ku123 для линий первого цикла характерен сдвиг вниз по признакам размера растения и признакам початка и сдвиг вверх по фенофазам, то есть линии в среднем менее крупные и продуктивные и более поздние против ожидаемого. Также заметна некоторая тенденция к уменьшению сдвигов в следующих циклах

селекции. Неаллельные взаимодействия в той или иной степени свойственны почти всем признакам, из которых особо выделяются продуктивность первого початка, длина первого початка, диаметр стебля и длина метелки. Для длины первого початка неаллельные взаимодействия даже более выражены, чем для его продуктивности, что может указывать на то, что неаллельно взаимодействующие генетические факторы, влияющие на продуктивность, действуют в первую очередь через длину початка. Обращает также на себя внимание согласованность показателей асимметрии для длины початка и длины метелки. Это позволяет предположить общность соответствующих генетических факторов, которые действуют на пролиферацию цветочной меристемы на ранних стадиях развития.

Усредненные по всем экспериментам значения приведены в предпоследнем столбце таблицы, а в последнем столбце приведены аналогичные усредненные значения для тесткроссов дигамплоидных линий с Rf7 и Ky123. Усреднялись данные по тем экспериментам, где число генотипов было не менее 20: тесткроссы линий серии гк-0 в 2011, 2014 и 2016 гг. и тесткроссы линий серии гк-200 в 2015 и 2016 гг. Исходные данные можно найти в табл. А3-5 и А7-8. Теоретические средние рассчитывались как $\frac{Rf7+F_1}{2}$ и $\frac{Ky123+F_1}{2}$ для тесткроссов гк-0×Rf7 и гк-0×Ky123, а для тесткроссов гк-200×Rf7 и гк-200×Ky123 – как $\frac{2(rk5 \times Rf7) + Rf7 + F_1}{4}$ и $\frac{2(rk5 \times Ky123) + Ky123 + F_1}{4}$. Тесткроссы с линиями из серии гк-100 в усреднение не включены, так как вместе с ними не испытывались генотипы гк-6×Rf7 и гк-6×Ky123, необходимые для расчета теоретических средних.

Сравнение двух последних столбцов таблицы 5.11 показывает, что асимметрия распределения, заметная в дигамплоидных линиях, практически полностью исчезает в тесткроссах. Подобное явление наблюдалось также на другой культуре – рисе [112]. Исследовались рекомбинантные инбредные линии (RIL), как сами по себе, так и тесткроссах по схеме СК-3. Обнаружились сильные неаллельные взаимодействия, которые проявляются в линиях и не проявляются в тесткроссах. Авторы даже выдвинули тезис, что аддитивно-доминантные взаимодействия отвечают за гетерозис, а неаллельные – за инбредную депрессию.

Как показано выше (раздел 3.5), снижение неаллельной компоненты в изменчивости тесткроссов удовлетворительно объясняется меньшей величиной гетерозигот-гетерозиготных и гетерозигот-гомозиготных взаимодействий по сравнению гомозигот-гомозиготными. Возможны и дополнительные факторы - переход к другому диапазону значений признака, в котором не соблюдается прежнее правило сложения

эффектов, и взаимодействия высоких порядков (трехгенные и выше), которые в тесткроссах могут проявляться с меньшей частотой. Практически это означает, что неаллельные взаимодействия не создают серьезных препятствий для генетического анализа количественных признаков в схеме СК-3, но могут доставить определенные затруднения в селекции дигаплоидов.

Обратимся к другой гибридной комбинации – МК01×А619 (табл. 5.12). Характер распределения, как и в серии гk-0, явно указывает на неаллельные взаимодействия. Однако наблюдаются и некоторые отличия от предыдущей комбинации. Асимметрии по продуктивности здесь сопутствует асимметрия не по длине початка и метелки, как для Rf7×Ky123, а по диаметру початка и озерненности. Это указывает на то, что неаллельно взаимодействующие факторы, влияющие на продуктивность, в этой комбинации имеют другую природу и действуют, вероятно, на более поздних стадиях, влияя на озерненность и диаметр початка. Заметим также, что асимметрия по срокам цветения носит в линиях серии МА-0 противоположный характер, чем в линиях серии гk-0: сдвиг наблюдается в сторону более раннего цветения. Заметим, наконец, что и уменьшение асимметрии в тесткроссах в комбинации МК01×А619 выражено слабее, чем в комбинации Rf7×Ky123.

Для более подробного анализа озерненности в комбинации МК01×А619 привлечем теперь данные гетерозиготных генотипов: F₁, F₂, беккроссов и тесткроссов (табл. 5.13). Это данные гибридных блоков по трем годам: 2009, 2010 и 2013. Там же для сравнения приведены и данные по МК01 и А619, которые были размещены в гибридных блоках для контроля. В левой верхней части таблицы сгруппированы генотипы, в которых участвует МК01 в качестве одного из компонентов. Озерненность у них всегда близка к 100%. Только в одном случае средняя озерненность упала ниже 95% - это гибрид ДН 34-00×МК01 в 2009 году с озерненностью 90,1% (в таблице не показано). Для нашей модели это означает полное доминирование в гетерозиготе аллелей дикого типа.

В других генотипах можно наблюдать пониженную озерненность. В правой части таблицы приведены данные по тем тесткроссам с А619, у которых хотя бы в одном году озерненность была ниже 95%. Имеют значение и условия года: в неблагоприятном 2010 году озерненность А619 упала до 39%, а среди тесткроссов 8 из 27 проявили пониженную озерненность. В тесткроссах ДН×А619 озерненность обычно выше, чем у обеих компонент скрещивания. Такой гетерозис по озерненности трудно объяснить в предположении, что все супрессоры собраны у линии А619. Следует допустить, что супрессоры присутствуют также и у МК01.

Таблица 5.12. Распределение дигамплоидных линий в гибридной комбинации МК01×А619 по значениям признаков: доля превышений над теоретическим средним

Серия Год и число линий	МА-0			МА-200	Среднее по линиям	Среднее по тест-кроссам
	2003, 40 линий	2004, 41 линия	2013, 30 линий	2016, 20 линий		
Интервал от сева до цветения метелки	0,10***	0,20***	0,30*	0,70	0,32	0,29
Интервал от сева до цветения початка	0,18***	0,20***	0,20**	0,75**	0,33	0,30
Разрыв цветения	0,65	0,39	0,27*	0,60	0,48	0,42
Интервал цветение-созревание	0,38	0,32*	0,60	0,35	0,41	0,61
Интервал от сева до созревания	0,26**	0,20***	0,33	0,55	0,33	0,41
Высота растения	0,18***	0,17***	0,37	0,60	0,33	0,50
Длина стебля	0,13***	0,20***	0,37	0,65	0,33	0,55
Длина метелки	0,50	0,46	0,43	0,55	0,49	0,39
Диаметр стебля	0,30*	0,49	0,50	0,45	0,43	0,51
Озерненность початка	0,48	0,22***	0,17***	0,20*	0,27	0,84
Длина початка	0,23***	0,39	0,70*	0,50	0,45	0,52
Диаметр початка	0,08***	0,10***	0,17***	0,25*	0,15	0,63
Число рядов зерен	0,43	0,38	0,50	0,45	0,44	0,64
Масса стержня початка	0,35	0,44	0,60	0,65	0,51	0,41
Продуктивность первого початка	0,08***	0,15***	0,23**	0,25*	0,18	0,39
Продуктивность прочих початков	0,15***	0,24**		0,20*	0,20	
Общая продуктивность	0,05***	0,15***		0,30	0,17	

Примечание. Значимость отличия от 0,5: * P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

Таблица 5.13. Средняя озерненность отдельных генотипов в гибридных блоках

Генотип	Средняя озерненность початка, %			Генотип	Средняя озерненность початка (%) в отдельных гибридах с А619		
	2009	2010	2013		2009	2010	2013
МК01	97,8	98,8	98,9	DH-2×A619	-	80,6	99,9
F ₁	100	99,9	100	DH 8-2×A619	93	75,6	77,9
F ₁ ×МК01	99,8	99,3	99,3	DH 9-2×A619	91,9	91,6	-
DH×МК01 (15 гибридов)	98,3	99,2 (28 гибридов)	99,8 (31 гибрид)	DH 12-00×A619	-	33,1	86,6
A619	77,1	39,1	73,4	DH 31-00×A619	-	92,8	-
F ₂	96,2	91,6	99,1	DH 36-00×A619	-	89,3	-
F ₁ ×A619	95,6	92,6	99,1	DH 37-00×A619	99,6	92,4	-
DH×A619 (14 гибридов)	97,6	92,8 (27 гибридов)	98,1 (31 гибрид)	DH 39-00×A619	-	94,5	98,8

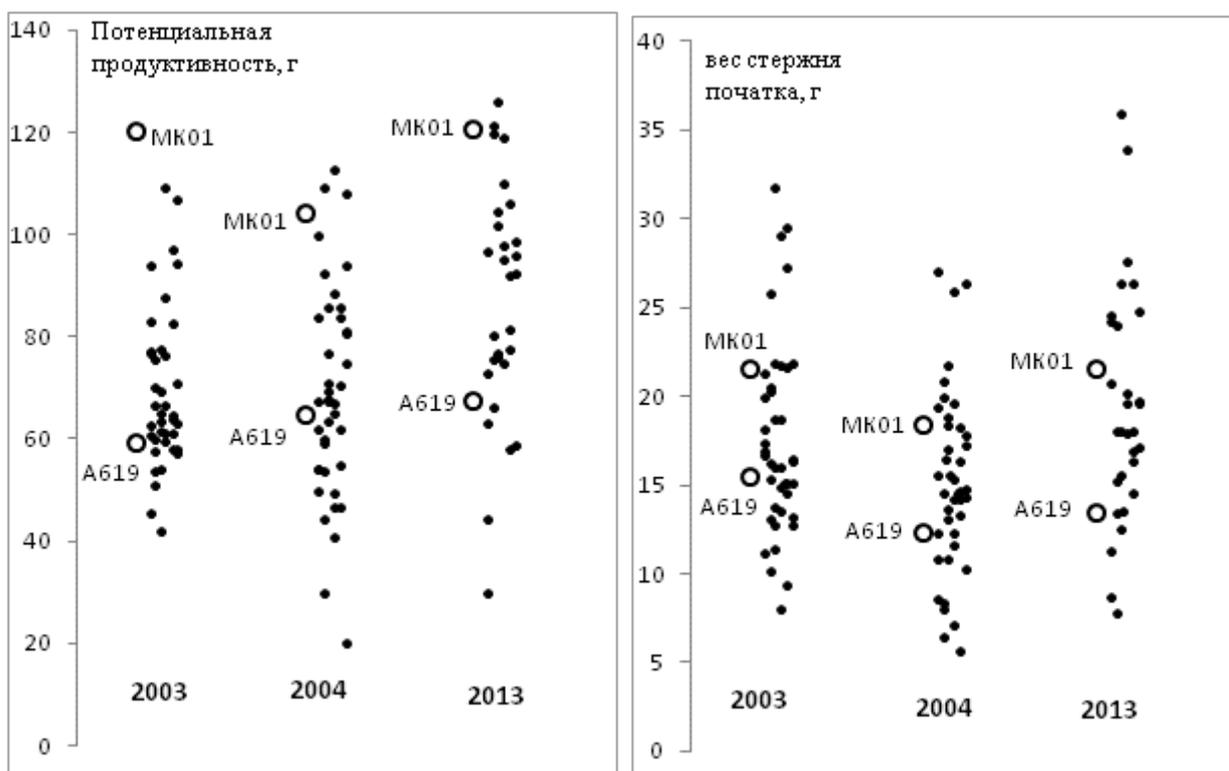


Рис.5.18.Потенциальная продуктивность и вес стержня початка у линий серии МА-0

Наблюдаемое проявление озерненности – выразительный случай неаллельных взаимодействий. Но на гетерозиготном материале они проявляются не так отчетливо, как в гомозиготных дигаплоидах. На значение продуктивности в тесткрассах с МК01 они почти не влияют, влияют в некоторой степени на продуктивность тесткрассов с А619 – у ограниченного числа генотипов и, как правило, в ограниченных пределах. Можно оценить, в какой степени эти эффекты влияют на результаты анализа по схеме СК-3. Для исключения неаллельных эффектов мы пересчитали продуктивность на 100-процентную озерненность и повторили расчеты. Оценка средней степени доминирования составила по данным 2010 года 0,70 вместо первоначальной 0,64, а по данным 2013 года – 0,79 вместо 0,85. То есть в нашем случае неаллельные взаимодействия искажают результаты анализа по схеме СК-3 не более чем на 1/10.

Мы попытались определить, какой вид примет распределение по продуктивности, если исключить эффекты озерненности. Для этого пересчитали продуктивность початков на 100-процентную озерненность (потенциальная продуктивность). Рассмотрели также распределение по массе стержня початка, допустив, что в первом приближении эта величина пропорциональна продуктивности при условии полной озерненности.

Для потенциальной продуктивности неаллельные эффекты стали менее выражены, но полностью не исчезли (рис. 5.18). Центр распределения сместился вверх, но

среднеродительского уровня не достиг. Дисперсия между линиями заметно снизилась: среднеквадратичное отклонение составило для трех сезонов 15,7, 21,0 и 23,8. Квадрат отклонения, то есть дисперсия, снизился по сравнению с исходными значениями на 48%, 32% и 34%. Это и есть доля эффектов озерненности в генетической изменчивости продуктивности ДН-линий. Что касается распределения линий по массе стержня, то оно не проявляет признаков неаллельных взаимодействий и согласуется с аддитивно-доминантной моделью. Из этого можно заключить, что оставшиеся после исключения эффектов озерненности неаллельные взаимодействия не влияют на массу стержня, но влияют на налив зерна.

5.7. Озерненность початка в гибридной комбинации МК01×А619

В гибридной комбинации МК01×А619 озерненность початка оказалась важным компонентом продуктивности, поэтому было решено изучить ее подробнее. Для исследования выбраны три линии первого цикла с наименьшей озерненностью: ДН 12-00, ДН 36-00 и ДН 40-00 (табл. 5.9) в предположении, что у них собрано наибольшее количество отрицательных факторов. Между собой они гетерозис по озерненности не проявляют, в 2008 году средняя озерненность в гибридах была следующая:

ДН12-00×ДН36-00: $5,0 \pm 1,3\%$

ДН40-00×ДН12-00: $4,2 \pm 2,1\%$

ДН12-00×ДН36-00: $8,6 \pm 2,9\%$.

Можно поэтому предположить, что по крайней мере часть отрицательных факторов у них общая. Для оценки числа отрицательных факторов у этих линий были испытаны анализирующие скрещивания вида (ДН×МК01)×ДН и (ДН×А619)×ДН. В первом скрещивании ДН×Р отрицательные факторы, по которым ДН отличается от родителя Р, должны перейти в гетерозиготу, а в анализирующем скрещивании (ДН×Р)×Р генотипы, получившиеся в результате рекомбинации гетерозигот, будут тестироваться на рецессивном фоне ДН-линии. По частоте нормально озерненных початков в анализирующем скрещивании (точнее – початков, озерненных так же, как ДН×Р) можно попробовать оценить число генетических факторов, которыми различаются ДН и Р.

Для сокращения записи применим обозначения:

$M = MK01$, $A = A619$, $12 = DH\ 12-00$, $36 = DH\ 36-00$, $40 = DH\ 40-00$.

В 2009 году оценивались генотипы $(M \times 40) \times 40$, $(40 \times A) \times 40$, $(M \times 36) \times 36$, $(A \times 36) \times 36$, $(M \times 12) \times 12$ и $(A \times 12) \times 12$, в 2011 году были повторно испытаны $(M \times 12) \times 12$ и $(A \times 12) \times 12$ (табл. 5.14-5.15; рис. 5.19-5.20).

Семейства $(M \times 40) \times 40$ и $(M \times 12) \times 12$ проявляют отчетливое бимодальное распределение, что является признаком олигогенных эффектов. В семействе $(M \times 40) \times 40$ наблюдалось распределение 1:1. В интервал 80-100% попали 22 растения, в интервал 0-25% - 19 растений, и только 8 растений расположились между ними. Заметна связь озерненности с окраской стержня: растения с красным стержнем преобладают в верхней группе, а с белым – в нижней, эффект значим при $P < 0,05$. Разделение семейства на две группы явно вызвано одним геном, плюс-аллель которого доминирует и унаследован от родителя $MK01$. Здесь, очевидно, наблюдается тот самый сильнодействующий ген, наличие которого предполагалось по результатам изучения линий первого цикла, и для которого предполагалось сцепление с локусом $P1$. По всей видимости, этот ген действительно сцеплен с $P1$: среди 41 растения, которые однозначно классифицируются, наблюдается 12 рекомбинантов, что дает приблизительно те же 30%.

Семейство $(M \times 36) \times 36$ получилось малочисленным – всего 12 растений, но связь озерненности с окраской стержня проявилась и здесь, хотя и незначимо.

В семействе $(M \times 12) \times 12$ распределение тоже бимодальное, но не моногенное 1:1, а скорее дигенное 1:3. В 2011 году испытывался для сравнения гибрид $12 \times A$, он дает образец формы распределения верхнего класса в семействе $(M \times 12) \times 12$, которая оказалась следующей: $\frac{3}{4}$ значений сосредоточено в ядре (90-100%) и $\frac{1}{4}$ - в нижнем хвосте (диапазон значений 40-80%). Если выделить в семействе $(M \times 12) \times 12$ распределение такой же формы, оно составит примерно $\frac{1}{4}$ от всей выборки.

Таким образом, если линия $DH\ 40-00$ отличается от $MK01$ одним геном, сцепленным с $P1$, то линия $DH\ 12-00$ отличается от $MK01$ двумя генами, ни один из которых не сцеплен с $P1$: в последнем случае не замечается никакой связи озерненности с окраской стержня. Что касается генетических отличий DH -линий от $A619$, то ни моногенных, ни двугенных различий не замечено. Соответствующие распределения строго унимодальны (рис. 5.20), что является признаком того, что в формировании распределения участвует по крайней мере несколько генов, но не один-два.

Чтобы оценить число локусов по дисперсиям, а также отделить генетическую дисперсию от средовой, от анализирующих генотипов были получены самоопыленные

**Таблица 5.14. Озерненность анализирующих скрещиваний
и контрольных генотипов в 2009 году**

Генотип	Средняя озерненность, %	Средне- квадратичное отклонение	Численность
(M×40) ×40	54,1±5,4	37,9	49
в т.ч. красные	64,7±7,0	36,6	27
в т.ч. белые	41,1±7,7	36,2	22
(40×A) ×40	26,1±5,3	26,1	24
40×A	40,2±8,1	35,5	19
(M×36) ×36	55,0±9,6	33,3	12
в т.ч. красные	65,4±8,5	19,1	5
в т.ч. белые	47,6±15,3	40,4	7
(A×36) ×36	30,5±3,2	26,5	68
A×36	84,6±7,0	26,9	15
(M×12) ×12	33,0±4,4	37,5	73
в т.ч. красные	31,7±6,3	36,4	34
в т.ч. белые	34,2±6,2	38,8	39
(A×12) ×12	13,5±2,5	22,0	79
A×12	39,0±8,8	27,9	10
A	79,6±4,3	27,3	40

Примечание. Здесь и далее сокращения: М – МК01, А – А619, 12 – ДН 12-00, 36 – ДН 36-00, 40 – ДН 40-00

**Таблица 5.15. Озерненность анализирующих скрещиваний
и контрольных генотипов в 2011 году**

Генотип	Средняя озерненность, %	Средне- квадратичное отклонение	Численность
(M×12) ×12	39,7±5,7	39,0	47
в т.ч. красные	42,1±10,4	42,8	17
в т.ч. белые	41,1±7,0	37,2	28
M×12	88,7±3,7	18,1	24
(A×12) ×12	16,3±3,2	22,8	50
12×A	60,4±6,8	36,0	28
M	99,8±0,2	0,9	32
A	82,5±4,9	26,9	30
ДН 12-00	0,8±0,3	2,0	43
Самоопыленные семьи			
[(M×12) ×12]⊗	33,6±4,9	25,7	27 семей
[(A×12) ×12]⊗	11,6±1,7	11,3	46 семей

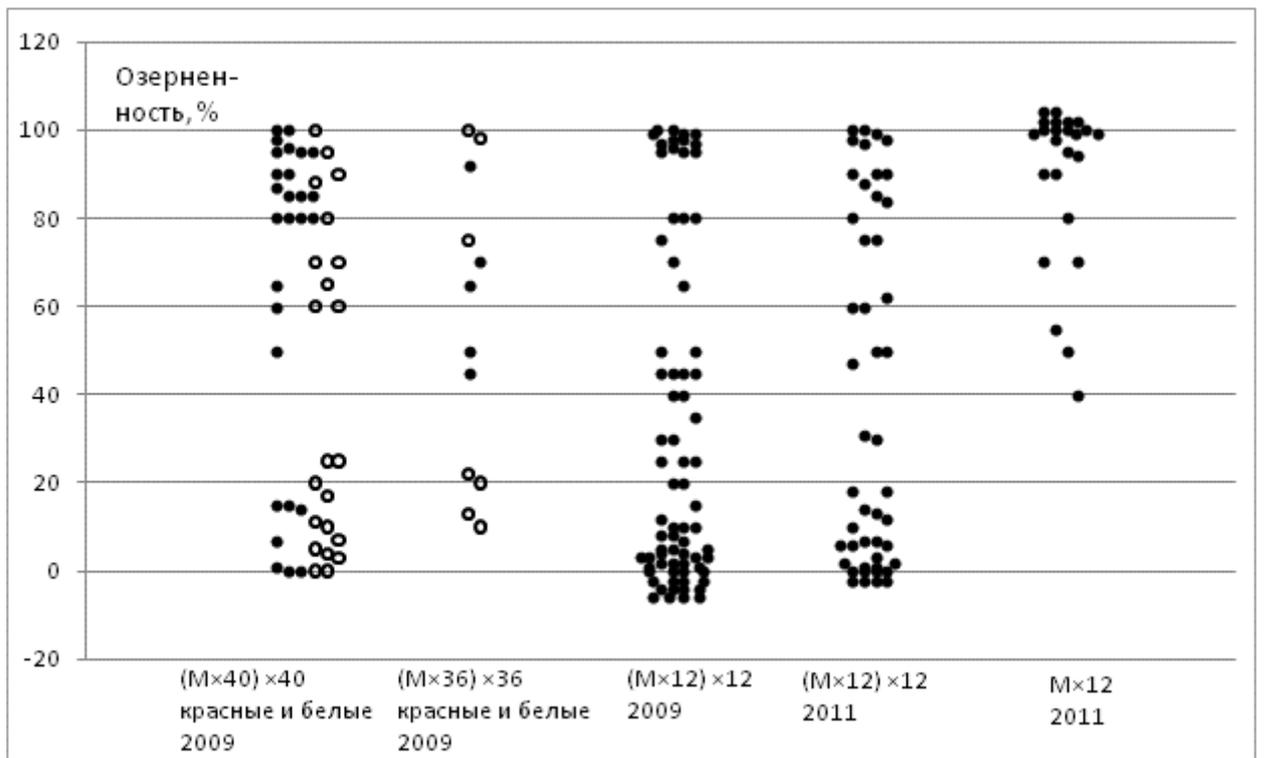


Рис. 5.19. Озерненность початка в семьях $(DH \times M) \times DH$ и в контрольных генотипах
 Примечание 1. Здесь и на рис. 5.20 точки со значениями 0 и 100 могут располагаться за пределами границ;
 Примечание 2. Пустыми кружками обозначены початки с белым стержнем, черными – с красным

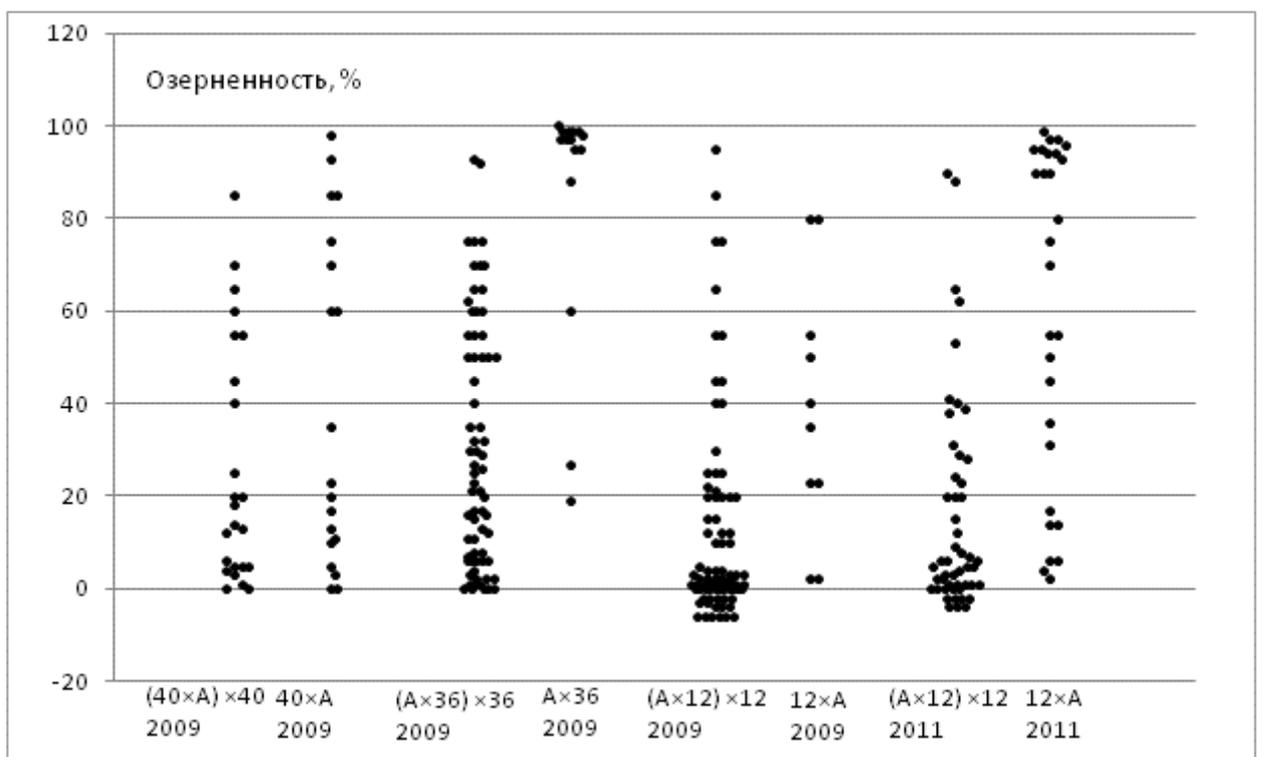


Рис. 5.20. Озерненность початка в семействах $(DH \times A) \times DH$ и в контрольных генотипах

семейства: 27 семейств от $(M \times 12) \times 12$ и 46 семейств от $(A \times 12) \times 12$. Генетическая дисперсия между семьями $[(M \times 12) \times 12] \otimes$ составила после вычета средовой $661,58 - 58,33 = 603,26$, а между семьями $[(A \times 12) \times 12] \otimes - 127,65 - 22,11 = 105,54$. Поскольку признак в крайних генотипах принимает крайние значения, для оценки числа локусов можно пользоваться формулой Райта (раздел 1.1.2). Применительно к нашему случаю формула принимает такую модификацию:

$$n = \frac{(2+\alpha)^2}{64\sigma_{gen}^2}, \text{ где } \alpha - \text{средняя степень доминирования, } \sigma_{gen}^2 - \text{генетическая дисперсия.}$$

Поскольку плюс-аллели сосредоточены у одного компонента скрещивания (у ДН 12-00 плюс-аллелей быть не может), то среднюю степень доминирования можно вычислять как линейную оценку:

$$\alpha_M = \frac{S(M \times 12) - (S(M) + S(12))/2}{(S(M) - S(12))/2}, \alpha_A = \frac{S(A \times 12) - (S(A) + S(12))/2}{(S(A) - S(12))/2},$$

где S – средняя озерненность генотипа, указанного в скобках, α_M и α_A – средняя степень доминирования плюс-аллелей, унаследованных, соответственно, от МК01 и А619. Подстановка в формулы значений из табл. 5.15 дает следующие оценки числа плюс-аллелей и их средней степени доминирования:

$$n_M = 2,0 \pm 0,6, \alpha_M = 0,78$$

$$n_A = 6,0 \pm 1,3, \alpha_A = 0,46.$$

Таким образом, МК01 отличается от ДН 12-00 двумя доминантными плюс-аллелями, а А619 отличается от ДН 12-00 несколькими полудоминантными плюс-аллелями, ориентировочно шестью. Первый результат совпал с тем, который наблюдался на графике бимодального распределения (рис. 5.19). Второй результат графически не обнаруживается, только вычисляется.

Для более полного представления о генетике озерненности необходимо проанализировать еще несколько ДН-линий. Пока точно неясно, сколько именно мутаций несет родитель А619. Непонятно также, каким образом в линию ДН 12-00 не попал минус-аллель, сцепленный с Р1. Не выяснена окончательно роль дополнительных факторов,

вступающих в действие в неблагоприятных условиях (результат 2016 года). Но в общих чертах генетический контроль озерненности в данной комбинации представляется ясным: имеется небольшое число рецессивных мутаций у линии А619, действие которых в основном скомпенсировано несколькими полудоминантными супрессорами.

5.8. Выводы к главе 5

1. Разработана схема обогатительно-восстановительной селекции, направленная на полное или частичное закрепление гетерозиса любой природы, кроме сверхдоминантной, и предназначенная для любой культуры, у которой возможно получение дигаплоидных линий.

2. Проведено три цикла дигаплоидной селекции в гибридной комбинации кукурузы Rf7×Ку123 и два цикла в гибридной комбинации МК01×А619. В первой комбинации селекция привела к прогрессу за три цикла на 30% - на такую величину лучшая из полученных гомозиготных линий превосходит по продуктивности лучшую исходную форм Rf7. Результат подтвердил работоспособность процедуры ступенчатого накопления благоприятных аллелей и показал, что она может быть эффективной даже при небольшом числе дигаплоидных линий, получаемых в цикле. Результаты по гибридной комбинации МК01×А619 показали, что эффективность удвоения, а следовательно, и дигаплоидной селекции зависит от используемого материала.

3. При анализе полученных в ходе селекции дигаплоидных линий обнаружилось неаллельные взаимодействия и явления генетического груза, которые маскируются в гетерозиготе и не замечаются в анализе тесткроссов. В частности, преимущество дигаплоидных линий в разрешающей способности проявилось при анализе озерненности початка.

ВЫВОДЫ И РЕКОМЕНДАЦИИ

Общие выводы

1. Разработан метод расчета несмещенных оценок квадратичных генетических параметров, в которых элиминирован эффект сцепления генов (раздел 3.1), что позволяет получать информативные оценки важнейшего элемента генетической организации гетерозиса - средней степени доминирования, а также и ряда других элементов – числа основных действующих локусов, среднего направления доминирования в действующих локусах и среднего сцепления между ними. Метод применим ко всем культурам, у которых возможно проведение контролируемых скрещиваний [208].

2. Несмещенные оценки средней степени доминирования, примененные к шести популяциям кукурузы, показали преобладание в эффекте гетерозиса доминантных и полудоминантных взаимодействий с типичной средней степенью доминирования 0,7 (раздел 3.4), при этом возможно участие сверхдоминантных взаимодействий в эффекте гетерозиса в качестве второстепенного компонента. Результаты является весомым аргументом в пользу теории доминирования и существенно дополняют полученные ранее экспериментальные свидетельства, увеличивая с 4 до 10 число примеров, подтверждающих теорию доминирования.

3. Тестирование неаллельных взаимодействий показало, что у кукурузы преобладают гомозигот-гомозиготные взаимодействия, которые, не внося существенного вклада в эффект гетерозиса, дают существенный вклад в инбредную депрессию (разделы 3.5, 5.6). В генетическом контроле продуктивности преобладают взаимодействия комплементарного типа. В популяциях тесткроссов неаллельные взаимодействия не оказывают существенного влияния на продуктивность и размер растения и эти признаки в тесткроссах наследуются по аддитивно-доминантной модели. Неаллельные взаимодействия могут оказывать существенное влияние на фенофазы и отдельные признаки початка, но в этих случаях неаллельные взаимодействия неустойчивы и слабее взаимодействий генотип-год. Во всех случаях неаллельные взаимодействия не оказывают существенного влияния на оценку средней степени доминирования (раздел 3.5).

4. Несмещенные значения квадратичных параметров можно использовать для оценки числа основных генетических факторов (раздел 3.3). В отличие от метода Райта, предлагается оценивать число факторов по доминантным эффектам, а не по аддитивным, что существенно повышает надежность оценки и расширяет сферу ее применения. Для

изученных гибридах кукурузы показано, что за гетерозис по продуктивности отвечают несколько десятков локусов, ориентировочно 30-70, на которые приходится основная часть гетерозисного эффекта (раздел 3.6) [208].

5. Оценка верхнего предела для вариации степени доминирования позволила получить интервальные решения для линейных параметров – линейной степени доминирования и коэффициента однонаправленности доминантных эффектов. Показано, что признаку продуктивности кукурузы свойственна высокая однонаправленность доминирования: возможные отрицательные эффекты могут составлять в сумме не более 1/7 от суммы положительных. В изученных гибридных комбинациях высоко однонаправленное доминирование проявилось также у длины початка и интервала цветение-созревание. У других признаков (размеры растения, диаметр початка, число рядов зерен, срок цветения) доминирование может быть разнонаправленным и линейная степень доминирования может быть значительно ниже квадратичной (раздел 4.1).

6. Для анализа результатов испытаний по диаллельной схеме и прочих экспериментов, в которых в массовом порядке сравниваются гибриды и родительские линии, предложена статистическая величина нормированного гетерозиса, которая, являясь обобщением частоты истинного гетерозиса, позволяет давать полученным данным генетическую интерпретацию. Расчет нормированного гетерозиса позволяет делать предварительные выводы о генетической природе гетерозиса, так как ограничивает возможные сочетания средней степени доминирования и среднего числа основных локусов, контролирующих гетерозис у простого гибрида (раздел 4.2). Данный результат применим ко всем культурам, у которых возможны инбридинг и гибридизация [206].

7. Разработан метод интервальной оценки среднего сцепления между действующими локусами, основанный на сравнении дисперсий разного ранга (раздел 4.3). Данный метод расширяет возможности классического анализа, так как позволяет не только тестировать сцепление на его наличие или отсутствие, но и давать ему численную оценку. Применение метода ограничено признаками с хорошо выраженным гетерозисом, так как только в этом случае среднее сцепление будет оцениваться с удовлетворительной точностью. Для комбинации Rf7×Ky123 получена интервальная оценка 0,04-0,08, которая согласуется со статистически ожидаемым значением 0,054. Вывод о преимущественно доминантной природе гетерозиса сохраняет силу для любого значения среднего сцепления из найденного интервала [209].

8. На изогенных линиях МК01 и Ky123 кукурузы обнаружен цис-эффект гомозиготности на рекомбинацию в соседних маркированных сегментах, приводящий к двукрат-

ному повышению ее частоты. На гетерозиготном генетическом фоне частота рекомбинации в маркированных сегментах согласуется с ожидаемой по генетическим картам, тогда как на гомозиготном фоне она повышается по сравнению с ожидаемой примерно в два раза. Данный эффект можно использовать для повышения выхода редких рекомбинантов, используя для этого поздние поколения инбридинга с повышенной степенью гомозиготности. Особенно это важно для прицентромерных участков хромосом, для которых существует проблема недоступной рекомбинационной изменчивости (раздел 4.4).

9. Разработана схема дигаплоидной обогатительно-восстановительной селекции, направленная на объединение в инбредной линии благоприятных аллелей, отвечающих за гетерозис. Она предназначена для полного или частичного закрепления гетерозиса любой природы, за исключением сверхдоминантной, и применима к любым сельскохозяйственным культурам, у которых освоено получение дигаплоидных линий (раздел 5.1) [207].

10. На кукурузе испытаны начальные циклы дигаплоидной селекции (разделы 5.3, 5.5). Три цикла селекции в гибридной комбинации Rf7×Ky123 привели к созданию инбредной линии, превосходящей по продуктивности лучшую родительскую форму Rf7 на 30% и немного уступающей поколению F₂. Эффективность предложенной селекционной схемы зависит не только от генетической организации гетерозиса, но и от эффективности удвоения гаплоидов, которая может различаться у разного материала. На комбинации Rf7×Ky123 показано, что заметный селекционный прогресс возможен и при небольшом числе дигаплоидных линий, получаемых за цикл, от 20 до 50.

11. Наблюдавшийся селекционный прогресс в гибридной комбинации Rf7×Ky123 совпадает с темпами, которые в компьютерном моделировании ожидаются при 50-100 действующих локусах и средней степени доминирования 0,7-1 (раздел 5.2). Эти значения близки к оценкам, полученным в генетических экспериментах (пп. 2, 4) и косвенно подтверждают их адекватность.

12. Для гибридной комбинации МК01×А619 показан олигогенный контроль озерненности початка: линия А619 несет 1-2 мутации, затрудняющих выход рылец из початка, действие которых отчасти скомпенсировано несколькими полудоминантными супрессорами (раздел 5.7). Проявление этого и других изучавшихся качественных признаков в дигаплоидных линиях согласуется с теорией компенсационного комплекса генов (разделы 5.4, 5.7).

Практические рекомендации

1. Классический анализ количественных признаков кукурузы рекомендуется дополнить расчетными методиками, позволяющими учитывать эффект сцепления и получать несмещенные оценки интегральных генетических параметров.

2. В селекционной практике рекомендуется использовать поздние поколения инбридинга для поиска редких рекомбинантов, так как при переходе значительной части генома в гомозиготное состояние частота рекомбинаций должна существенно возрастать.

3. Рекомендуется линия кукурузы Rf7 как источник генетических факторов, повышающих частоту спонтанного удвоения генома гаплоидов. В гаплоидных популяциях, большая часть генома которых унаследована от Rf7, спонтанное удвоение может происходить с частотой около 20%.

4. Для повышения продуктивности гомозиготных линий кукурузы рекомендуется использовать дигаплоиды по схеме обогатительно-восстановительной селекции, с соблюдением следующих условий: а) небольшое число линий в цикле (20-50), б) цикл селекции следует выполнять не менее чем в двух параллельных вариантах, в) при закладке нового цикла линия-предшественник отбирается по продуктивности или по комбинационной способности в беккроссах с родительскими формами (Приложение 2, Акты о внедрении).

5. Полученные в данной работе дигаплоидные линии кукурузы rк-5, rк-6, rк-148, rк-206, rк-225, rк-228, rк-239, rк-433, rк-459, МА-210 и МА-217 рекомендуются для селекции в качестве доноров благоприятных генов, повышающих продуктивность. Линия rк-206 рекомендуется как донор генов засухоустойчивости (Приложение 2, Акты о внедрении).

ЛИТЕРАТУРА

1. ALLARD, R.W. Evidence for restriction of recombination in the Lima bean. In: *Genetics*. 1963, vol. 48, nr. 10, pp. 1389-1395. ISSN 0016-6731.
2. ALLARD, R.W. History of plant population genetics. In: *Annual Review of Genetics*. 1999, vol. 33, nr. 1, pp. 1-27. ISSN 0066-4197.
3. AL-NAGGAR, A.M.M., ATTA, M.M.M., SABRY, S.R.S., ABD EL-ALEEM, O.M. Tolerance of wheat doubled haploids to elevated levels of NaCl at germination and seedling stages. In: *Intern. Jour. of Plant and Soil Sci.* 2016, vol. 5, nr. 5, pp. 249-267. ISSN 2320-7035.
4. ANDERSON, L.K., DOYLE, G.G. et. al. High-resolution crossover maps for each bivalent of *Zea mays* using recombination nodules. In: *Genetics*. 2003, vol. 165, nr. 2, pp. 849-865. ISSN 0016-6731.
5. ANDERSON, S.L., MAHAN, A.L., MURRAY, S.C., KLEIN, P.E. Four parent maize (FPM) population: effects of mating designs on linkage disequilibrium and mapping quantitative traits. In: *The Plant Genome* [online]. 2018, 11(2), 17 p. [citat 23.5.2019]. ISSN 1940-3372. Disponibil: <https://dl.scieNCesocieties.org/publications/tpg/articles/11/2/170102>
6. ANDRONIC, L. *Citogenetica procesului de patogeneză virală la plantele de cultură*. Rezumatul tezei de doctor habilitat în științe biologice. Chișinău, 2020.
7. ANDORF, C., BEAVIS, W.D. Technological advances in maize breeding: past, present and future. In: *Agronomy Publications*. 2019, article 567 [citat 31.08.2019]. ISSN 2572-679X. Disponibil: https://lib.dr.iastate.edu/agron_pubs/567
8. BABU, R., NAIR, S.K. et al. Two-generation marker aided backcrossing for rapid conversion of normal maize lines to Quality Protein Maize (QPM). In: *Theor. Appl. Genet.* 2005, vol. 111, nr. 5, pp. 888–897. ISSN 0040-5752.
9. BAKHTIAR, F., AFSHARI, F., NAJAFIAN, G., MOHAMMADI, M. Backcross-breeding and doubled-haploid facilitated introgression of stripe rust resistance in bread wheat. In: *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2014, vol. 47, nr. 14, pp. 1675-1685. ISSN 0323-5408.
10. BARKLEY, A. and CHUMLEY, F.G. A doubled haploid laboratory for Kansas wheat breeding: an economic analysis of biotechnology adoption. In: *International Food and Agribusiness Management Review*. 2013, vol. 15, nr. 2, pp. 99-120. ISSN 1096-7508.
11. BARRY, M, TRIULZI, G, MAGEE, C.L. Food productivity trends from hybrid corn: statistical analysis of patents and field-test data. In: *Cornell university archive*. 2017,

<https://arxiv.org/ftp/arxiv/papers/1706/1706.05911.pdf>

12. BAUER, E., FALQUE, M. et al. Intraspecific variation of recombination rate in maize. In: *Genome Biol*, 2013, **14**, R103 [citat 3.5.2020]. ISSN 1465-6906. Disponibil: <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-9-r103>
13. BECKER, C., WEIGEL, D. Epigenetic variation: origin and transgenerational inheritance. In: *Current Opinion in Plant Biology*. 2012, vol. 15, nr. 5, pp. 562-567. ISSN 1369-5266.
14. BEYENE, Y., MUGO, S. et al. Testcross performance of doubled haploid maize lines derived from tropical adapted backcross populations. In: *Maydica*. 2011, vol. 56, nr. 4, pp. 351-358. ISSN 2279-8013.
15. BINGHAM, E.T. Role of chromosome blocks in heterosis and estimates of dominance and overdominance. In: *Concepts and breeding of heterosis in crop plants*. Madison, Wisconsin: Crop. Sci. Soc. Am., 1998, pp.71-87. ISBN 9780891185468.
16. BIRCHLER, J.A., YAO, H. et al. Heterosis. In: *The Plant Cell*. 2010, vol. 22, nr. 7, pp. 2105-2112. ISSN 1040-4651.
17. BIRCHLER, J.A., VEITIA R.A. Gene balance hypothesis: Connecting issues of dosage sensitivity across biological disciplines. In: *PNAS*. 2012, vol. 109, nr. 37, pp. 14746-14753. ISSN 0027-8424.
18. BIȚICĂ, A.R. The influence of harvesting time on the expression of kernel anthocyanin coloration in maize haploid production. In: *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*. 2016, vol. 20(1), pp. 56-60. ISSN 2066-1797.
19. BIȚICĂ, A.R., GIURA, A., CORNEA, P. The influence of the female parent on the inducing rate with five different inducer lines in maize DH technology. In: *Scientific Bulletin. Series F. Biotechnologies*. 2016, vol. XX, pp. 18-21. ISSN 2285-1364.
20. BORDES, J., CHARMET, G. et al. Doubled haploid versus single-seed descent and S1-family variation for testcross performance in a maize population. In: *Euphytica*. 2007, vol. 154, nr. 1-2, pp., 41-51. ISSN 0014-2336.
21. BREWBAKER, J.L. Double-cob (*dbcb*) on chromosome 1. In: *Maize Genet. Coop. Newsltr.* 2009, vol. 83, p. 19. ISSN 1090-4573.
22. CHAIKAM, V., MOLENAAR, W. et al. Doubled haploid technology for line development in maize: technical advances and prospects. In: *Theor. Appl. Genet.* 2019, vol. 132, nr. 12, pp. 3227–3243. ISSN 0040-5752.
23. CHAUHAN, H. and KHURANA, P. Use of doubled haploid technology for development of stable drought tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) transgenics. In: *Plant*

- Biotechnology Journal*, 2011, Vol. 9, nr. 3, pp. 408-417. ISSN 1467-7652.
24. CHEN, Z. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. In: *Nat. Rev. Genet.* 2013, vol. 14, nr. 7, pp. 471-482. ISSN 1471-0056.
 25. CHEN, L., LI, Y.-X. et al. Fine-mapping of *qGW4.05*, a major QTL for kernel weight and size in maize. In: *BMC Plant Biol.* 2016, 16:81 [citat 20.04.2020]. ISSN 1471-2229. Disponibil: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4828868/?report=classic>
 26. CHEN, L., AN, Y. et al. Candidate loci for yield related traits in maize revealed by a combination of metaQTL analysis and regional association mapping. In: *Frontiers in Plant Science* [online]. 2017, vol. 8, article 2190 [citat 23.5.2019]. ISSN 1664-462X. Disponibil: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.02190/full>
 27. CHIDZANGA, C., MUZAVAZI, F., MIDZI, J., HOVE, T. Production and use of haploids and doubled haploid in maize breeding: a review. In: *African Jour. of Plant Breeding.* 2017, vol. 4, nr. 4, pp. 201-213. ISSN 2375-074X.
 28. COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. In: *Genetics.* 1954, vol. 39, nr. 6, pp. 859–882. ISSN 0016-6731.
 29. COCKERHAM, C.C. and ZENG, Z. Design III with marker loci. In: *Genetics.* 1996, vol. 143, nr. 3, pp. 1437-1456. ISSN 0016-6731.
 30. COMSTOCK, R.H. and ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance of genes. In: *Heterosis.* Ames, IA: Iowa state college press, 1952. pp. 495-517.
 31. CROW, J.F. Mid-century controversies in population genetics. In: *Annual Review of Genetics.* 2008, Vol. 42, pp. 1-16. ISSN 0066-4197.
 32. DEIMLING, S., RÖBER, F., GEIGER, H.H. Methodik und Genetik der in-vivo Haploideninduktion bei Mais. In: *Vorträge für Pflanzenzüchtung.* 1997, vol. 38, nr. 1, s. 203-204. ISSN 0723-7812.
 33. DELL'ACQUA, M., GATTI, D.M. et al. Genetic properties of the MAGIC maize population: a new platform for high definition QTL mapping in *Zea mays*. In: *Genome Biology* [online]. 2015, vol. 16, article 167, 23 p. [citat 23.5.2019]. ISSN 1474-760X. Disponibil: <https://genomebiology.biomedcentral.com/track/pdf/10.1186/s13059-015-0716-z>
 34. DOLE, J., WEBER, D. Detection of quantitative trait loci influencing recombination using recombinant inbred lines. In: *Genetics.* 2007, vol.177, nr.4, pp.2309-2319. ISSN 0016-6731.
 35. DONG, X., XU, X. et al. Fine mapping of *qhir1* influencing in vivo haploid induction in maize. In: *Theor. Appl. Genet.* 2013, vol. 126, nr. 7, pp. 1713-1720. ISSN 0040-5752.
 36. DUCA, M., CLAPCO, S., MARTEA, R. Diverse aspecte de aplicare a metodei RAPD-PCR

- în studiul plantelor. În: *Buletinul AȘM. Științele vieții*. 2019, nr. 2(338), p. 30-50. ISSN 1857-064X.
37. DUCA, M., CĂPĂȚÎNĂ, A., BARBACAR, N. Moștenirea ampliconilor AND la diverse genotipuri de floarea-soarelui. În: *Buletinul AȘM. Științele vieții*. 2006, nr. 2(299), p. 58-65. ISSN 1857-064X.
 38. DUCA, M., GLIJIN, A. et al. Identification of RAPD markers associated with sunflower resistance to *Orobanche Cumana Wallr.* In: *Conservation of plant diversity. Int. scientific symp., 3rd ed.* Chisinau, 2014, pp. 87-88. ISBN 9789975623704 9975623700.
 39. DUVICK, D.N. Biotechnology in the 1930s: the development of hybrid maize. In: *Nat. Rev. Genet.* 2001, vol. 2, nr. 1, pp. 69-74. ISSN 1471-0056.
 40. EDWARDS, M. D., STUBER, C.W., WENDEL, J.F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution, and types of gene action. In: *Genetics*. 1987, vol. 116, nr. 1, pp. 113-125. ISSN 0016-6731.
 41. EL-HENNAWY, M.A., ABDALLA, A.F., SHAFEY, S.A., AL-ASHKAR, I.M. Production of doubled haploid wheat lines (*Triticum aestivum* L.) using anther culture technique. In: *Annals of Agricultural Sciences*. 2011, vol. 56, nr. 2, pp. 63-72. ISSN 0570-1783.
 42. EL-ROUBY, M.M., EL-SHEIKH, M.H., AWAD, ALLAH S.M. Increasing the efficiency of recurrent selection for yield in maize. In: *Alexandria science exchange journal*. 2017, vol. 38, nr. 2, pp. 193-202. ISSN 1110-0176.
 43. FALCONER, D.S. and MACKAY, T.F.C. *Introduction to quantitative genetics*. Harlow: Longman Ltd., 2009. 464 p. ISBN 0582-24302-5.
 44. FALQUE, M., ANDERSON, L.K. et al. Types of meiotic crossovers coexist in maize. In: *The Plant Cell*. 2009, vol. 21, nr. 12, pp. 3915–3925. ISSN 1040-4651.
 45. FAOSTAT. Информационный портал Продовольственной и сельскохозяйственной организации Объединенных Наций. [citat 05.02.2020]. Disponibil: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC>
 46. FIÉVET, J.B., NIDELET, T., DILLMANN, C., DE VIENNE, D. Heterosis is a systemic property emerging from non-linear genotype-phenotype relationships: evidence from in vitro genetics and computer simulations. In: *Frontiers in Genetics* [online]. 2018, vol. 9, article 159, 26 p. [citat 23.05.2019]. ISSN 1664-8021. Disponibil: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2018.00159/full>
 47. FLINT-GARCIA, S.A., BUCKLER, E.S. et al. Heterosis is prevalent for multiple traits in diverse maize germplasm. In: *PLOS ONE* [online]. 2009, vol. 4, nr. 10, e7433 [citat 23.05.2019]. ISSN 1932-6203. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007433>

48. FRANKLIN, I. R. Average recombination frequencies. In: *Genetics*. 1970, vol. 66, nr. 4, pp. 709-711. ISSN 0016-6731.
49. FRASCAROLI, E., CANÈ, M.A. et al. Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. In: *Genetics*. 2007, vol. 176, nr. 1, pp. 625-644. ISSN 0016-6731.
50. GAMBLE, E.E. Gene effects in corn (*Zea mays* L.). In: *Canad. Jour. of Plant Sci.* 1962, vol. 42, nr. 2, pp. 339-358. ISSN 0008-4220.
51. GARCIA, A.A.F., WANG, S., MELCHINGER, A.E., ZENG, Z. Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. In: *Genetics*. 2008, vol. 180, nr. 3, pp. 1707-1724. ISSN 0016-6731.
52. GARDNER, C.O. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: *Statistical genetics and plant breeding*. Washington, D.C.: Nat. Acad. Sci. and Nat. Res. Council, 1963, pp. 225-252. ISBN 9780598606464.
53. GARDNER, C.O., HARVEY, P.H., COMSTOCK, R.E., ROBINSON, H.F. Dominance of genes controlling quantitative characters in maize. In: *Agronomy Journal*. 1953, vol. 45, nr. 5, pp. 186-191. ISSN 1435-0645.
54. GENTER, C.F. Inbreeding without inbreeding depression. In: *Proc. 22 annual hybrid corn industry-research conf.* Chicago; Washington: Amer. Seed Trade Ass., 1967, pp. 82-90.
55. GINN, B.R. The thermodynamics of protein aggregation reactions may underpin the enhanced metabolic efficiency associated with heterosis, some balanced selection, and the evolution of ploidy levels. In: *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. 2017, vol. 126, pp. 1-21. ISSN 0079-6107.
56. GOFF, S.A. A unifying theory for general multigenic heterosis: energy, efficiency, protein metabolism, and implications for molecular breeding. In: *New Phytologist*. 2011, vol. 189, nr. 4, pp. 923-937. ISSN 0028-646X.
57. GRAHAM, G.I., WOLFF, D.W., STUBER, C.W. Characterization of a yield quantitative trait locus on chromosome five of maize by fine mapping. In: *Crop Sci.* 1997, vol. 37, nr. 5, pp. 1601-1610. ISSN 0011-183X.
58. GREAVES, I.K., GONZALES-BAYON, R. et al. Epigenetic changes in hybrids. In: *Plant Physiology*. 2015, vol. 168, nr. 4, pp. 1197-1205. ISSN 1332-2548.
59. GUO, J., SU, G., ZHANG, J., WANG, G. Genetic analysis and QTL mapping of maize yield and associate agronomic traits under semi-arid land condition. In: *African Jour. of Biotech.* 2008, vol. 7, nr. 12, pp. 1829-1838. ISSN 1684-5315.
60. GUO, T., YANG, N. et al. Genetic basis of grain yield heterosis in an “immortalized F₂”

- maize population. In: *Theor. Appl. Genet.* 2014, vol. 127, nr. 10, pp. 2149–2158. ISSN 0040-5752.
61. HACKAUF, B., HAFFKE, S. et al. QTL mapping and comparative genome analysis of agronomic traits including grain yield in winter rye. In: *Theor. Appl. Genet.* 2017, vol. 130, nr. 9, pp. 1801-1817. ISSN 0040-5752.
 62. HALLAUER, A.R, CARENA, M.J., MIRANDA FILHO, J.B. *Quantitative genetics in maize breeding*. N.-Y.; Dordrecht; Heidelberg; L.: Springer, 2010. 664p. ISBN 978-1-4419-0766-0.
 63. HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. In: *Genetics*. 1954, vol. 39, nr. 6, pp. 789-809. ISSN 0016-6731.
 64. HE, G., CHEN, B. et al. Conservation and divergence of transcriptomic and epigenomic variation in maize hybrids. In: *Genome Biology* [online]. 2013, vol. 14, nr. 6, R57 [citat 23.05.2019]. ISSN 1474-760X. Disponibil: <https://genomebiology.biomedcentral.com/track/pdf/10.1186/gb-2013-14-6-r57>
 65. HINZE, L. and LAMKEY, K.R. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. In: *Crop. Sci.* 2003, vol. 43, nr. 1, pp. 46-56. ISSN 0011-183X.
 66. HOCHHOLDINGER, F., BALDAUF, J.A. Heterosis in plants. In: *Current biology*. 2018, vol. 28, is. 18, PR 1089-R1092 [citat 13.04.2020]. ISSN 0960-9822. Disponibil [https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822\(18\)30832-7](https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822(18)30832-7)
 67. HOLLAND, J.B. Genetic architecture of complex traits in plants. In: *Current opinion in plant biology*. 2007, vol. 10, nr. 2, pp. 156-161. ISSN 1369-5266.
 68. HU, H., SCHRAG, T. et al. The genetic basis of haploid induction in maize identified with a novel genome-wide association method. In: *Genetics*. 2016, vol. 202, nr. 4, pp. 1267-1276. ISSN 0016-6731.
 69. HUA, J., XING, Y. et al. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance. In: *Genetics*. 2002, vol. 162, nr. 4, pp. 1885-1895. ISSN 0016-6731.
 70. HUA, J., XING, Y. et al. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. In: *PNAS*. 2003, vol. 100, nr. 5, pp. 2574-2579. ISSN 0027-8424.
 71. HUANG, B., GEORGE, A.W. et al. A multiparent advanced generation intercross population for genetic analysis in wheat. In: *Plant Biotech. Jour.* 2012, vol. 10, nr. 7, pp. 826-839. ISSN 1467-7652.
 72. HUANG, B., VERBYLA, K.L. et al. MAGIC populations in crops: current status and future

- prospects. In: *Theor. Appl. Genet.* 2015, vol. 128, nr. 6, pp. 999-1017. ISSN 0040-5752.
73. HUANG, X., YANG, S. et al. Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. In: *Nature Communications*. 2015, vol. 6, article 6258 [citat 23.05.2019]. ISSN 2041-1723. Disponibil: <https://www.nature.com/articles/ncomms7258>
 74. JANNINK, J.L., LORENZ, A.J., IWATA, H. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. In: *Briefings in Functional Genomics*. 2010, vol. 9, nr. 2, pp. 166–177. ISSN 2041-2649.
 75. JENWEERAWAT, S., AEKATASANAWAN, C., LAOSUWAN, P., HALLAUER, A.R. Interpopulation hybrid development in maize using modified reciprocal recurrent selection. In: *Thai Jour. of Agricultural Science*. 2009, vol. 42, nr. 3, pp. 139-148. ISSN 0049-3589.
 76. JONES, D.F. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. In: *PNAS*. 1918, vol. 4, nr. 8, pp. 246-250. ISSN 0027-8424.
 77. JONES, C.D. Extention of the Castle-Wright effective factor estimator to sex linkage and haplodiploidy. In: *Journal of heredity*. 2001, vol 92, nr. 3, pp. 274-276. ISSN 0022-1503.
 78. KAEPLER, S. Heterosis: one boat at a time, or a rising tide? In: *New Phytologist*. 2011, vol. 189, nr. 4, pp. 900-902. ISSN 0028-646X.
 79. KAEPLER, S. Heterosis: many genes, many mechanisms – end the search for an undiscovered unifying theory. In: *ISRN Botany*. 2012, article ID 682824, 12p. [citat 23.05.2019]. ISSN 2090-8598. Disponibil: <https://www.hindawi.com/journals/isrn/2012/682824/>
 80. KAEPLER, S. Heterosis in maize - theoretical models and empirical observations. In: *Int. plant and animal genome conference*, San Diego, 2020 [citat 18.04.2020]. Disponibil: <https://pag.confex.com/pag/xxvii/meetingapp.cgi/Paper/33038>
 81. KANG, M.S. Inheritance of brittle node. In: *Maize Genet. Coop. Newsltr.* 1981, vol. 55, p. 26. ISSN 1090-4573.
 82. KAPAZOGLU, A., GANOPOULOS, I., TANI, E., TSAFTARIS, A. Epigenetics, epigenomics and crop improvement. In: *Advances in Botanical Research*. 2018, vol. 86, pp. 287-324. ISSN 0065-2296.
 83. KAUSHAL, L., BALACHANDRAN, S.M., ULAGANATHAN, K., SHENOY, V.V. Assessment of first generation androgenic rice lines for true doubled haploids. In: *Intern. Jour. of Agricultural Science and Research*. 2015, vol. 5, nr. 2, pp. 41-54. ISSN 2250-0057.
 84. KAWANABE, T., ISHIKURA, S. et al. Role of DNA methylation in hybrid vigor in *Arabidopsis thaliana*. In: *PNAS*. 2016, vol. 113, nr. 43: E6704-E6711 [citat 23.05.2019].

ISSN 1091-6490. Disponibil: <https://www.pnas.org/content/113/43/E6704>

85. KHAKWANI, K., AHSAN, M., SADAQAT, H., AHMAD, R. Development and genetics of maize doubled haploid lines. *Maydica*, [S.l.]. 2019, vol. 63, nr. 3, p.15 [citat 05.02.2020]. ISSN 2279-8013. Disponibil: <https://journals-crea.4science.it/index.php/maydica/article/view/1835>
86. KIEŁKOWSKA, A., ADAMUS, A., BARANSKI, R. An improved protocol for carrot haploid and doubled haploid plant production using induced parthenogenesis and ovule excision *in vitro*. In: *In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant*. 2014, **50**, pp. 376–383 [citat 01.09.2020]. ISSN 1475-2689. Disponibil: <https://doi.org/10.1007/s11627-014-9597-1>
87. KRIEGER, U., LIPPMAN, Z.B., ZAMIR, D. The flowering gene single flower truss drives heterosis for yield in tomato. In: *Nature Genetics*. 2010, vol. 42, nr. 5, pp. 459-463. ISSN 1061-4036.
88. KUSTERER, B., MUMINOVIC, J. et al. Analysis of a triple testcross design with recombinant inbred lines reveals a significant role of epistasis in heterosis for biomass-related traits in arabidopsis. In: *Genetics*. 2007, vol. 175, nr. 4, pp. 2009-2017. ISSN 0016-6731.
89. KUSTERER, B., PIEPHO, H.-P. et al. Heterosis for biomass-related traits in arabidopsis investigated by quantitative trait loci analysis of the triple testcross design with recombinant inbred lines. In: *Genetics*, 2007, vol. 177, nr. 3, pp. 1839-1850. ISSN 0016-6731.
90. LAMBING, C., FRANKLIN, C.F., WANG, C.-J.R. Understanding and manipulating meiotic recombination in plants. In: *Plant Physiology*, 2017, vol. 173, nr. 3, pp. 1530-1542. ISSN 1332-2548.
91. LANDE, R. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. In: *Genetics*, 1981, vol. 99, nr. 3-4, pp. 541-553. ISSN 0016-6731.
92. LARIÈPE, A., MANGIN, B. et al. The genetic basis of heterosis: multiparental quantitative trait loci mapping reveals contrasted levels of apparent overdominance among traits of agronomical interest in maize (*Zea mays* L.). In: *Genetics*, 2012, vol. 190, nr. 2, pp. 795-811. ISSN 0016-6731.
93. LEE, E.A., TRACY, W.F. Modern maize breeding. In: *Handbook of maize genetics and genomics*. Springer science and business media, 2009, pp.141-163. ISBN 978-0-387-77862-4.
94. LEHERMEIER, C., KRÄMER, N. et al. Usefulness of multiparental populations of maize (*Zea mays* L.) for genome-based prediction. In: *Genetics*. 2014, vol. 198, nr. 1, pp. 3-16. ISSN 0016-6731.
95. LI, X., MENG, D., CHEN, S. et al. Single nucleus sequencing reveals spermatid

- chromosome fragmentation as a possible cause of maize haploid induction. In: *Nature Communications*, 2017, vol. 8, article 991 [citat 30.08.2020]. ISSN 2041-1723. Disponibil: <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00969-8>
96. LI, Z., PINSON, S.R.M. et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). In: *Genetics*. 1997, vol. 145, nr. 2, pp. 453-465. ISSN 0016-6731.
 97. LI, Z., LUO, L. et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. In: *Genetics*. 2001, vol. 158, nr. 4, pp. 1737-1753. ISSN 0016-6731.
 98. LI, L., LU, K. et al. Domimance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. In: *Genetics*. 2008, vol. 180, nr. 3, pp. 1725-1742. ISSN 0016-6731.
 99. LI, L., XU, X., JIN, W., CHEN, S. Morphological and molecular evidences for DNA introgression in haploid induction via a high oil inducer CAUHOI in maize. In: *Planta*. 2009, vol. 230, nr. 2, pp. 367-376. ISSN 0032-0935.
 100. LI, Y., LI, C. et al. Identification of genetic variants associated with maize flowering time using an extremely large multi-genetic background population. In: *The Plant Journal*. 2016, vol. 86, nr. 5, pp. 391-402. ISSN 0960-7412.
 101. LI, Z., COFFEY, L. et al. Genotype-by-environment interactions affecting heterosis in maize. In: *PLOS ONE*. 2018, vol. 13, nr. 4, e0191321 [citat 23.05.2019]. ISSN 1932-6203. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191321>
 102. LIN, F., FAN, J., RHEE, S.Y. QTG-finder: a machine-learning based algorithm to prioritize causal genes of quantitative trait loci in arabidopsis and rice. In: *G3: genes, genomes, genetics (Bethesda)*, 2019, vol. 9, nr. 10, pp. 3129-3138 [citat 17.05.2020]. ISSN 2160-1836. Disponibil: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6778793/pdf/3129.pdf>
 103. LIU, L., DU, Y. et al. Genetic architecture of maize kernel row number and whole genome prediction. In: *Theor. Appl. Genet.* 2015, vol. 128, nr. 11, pp. 2243-2254. ISSN 0040-5752.
 104. LIU, L., DU, Y. et al. *KRN4* controls quantitative variation in maize kernel row number. In: *PLoS Genet.* 2015, vol. 11, nr. 11, e1005670 [citat 23.05.2019]. ISSN 1553-7404. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005670>
 105. LIU, J., FERNIE, A.R., YAN, J-B. The past, present, and future of maize improvement: domestication, genomics, and functional genomic routes toward crop enhancement. In: *Plant Communications*. 2020, vol. 1, 19 p. [citat 3.09.2020]. ISSN 2590-3462. Disponibil: [https://www.cell.com/plant-communications/issue?pii=S2590-3462\(19\)X0002-4](https://www.cell.com/plant-communications/issue?pii=S2590-3462(19)X0002-4)
 106. LIU, T.J., SUN, L.F. et al. Analysis of DNA methylation patterns and levels in maize

- hybrids and their parents. In: *Genetics and Molecular Research*, 2014, vol. 13, nr. 4, pp. 8458-8468 [citat 16.05.2020]. ISSN 1676-5680. Disponibil <https://www.geneticsmr.com/sites/default/files/articles/year2014/vol13-4/pdf/gmr4037.pdf>
107. LLACA, V., CAMPBELL, M.A., DESCHAMPS, S. Genome diversity in maize. In: *Journal of Botany*. 2011, V.2011, article ID 104172, 10 p. [citat 23.05.2019]. ISSN 2090-0139. Disponibil: <https://www.hindawi.com/journals/jb/2011/104172/>
 108. LONNQUIST, J.H. Heterosis: additivity vs. dominance - a corn man's viewpoint. In: *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires*. 1980, vol. 32, pp. 195-202. ISSN 2310-2799.
 109. LU, H., ROMERO-SEVERSON, J., BERNARDO, R. Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. In: *Theor. Appl. Genet.* 2003, vol. 107, nr. 3, pp. 494-502. ISSN 0040-5752.
 110. LÜBBERSTEDT, T. and FREI, U.K. Application of doubled haploids for target gene fixation in backcross programs. In: *Plant Breeding*. 2012, vol. 131, nr. 3, pp. 449-452. ISSN 1439-0523.
 111. LUNA ALVES LIMA, M., SOUZA, Jr.C.L. et al. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. In: *Mol. Breeding*. 2006. vol. 17, nr. 3, pp. 227-239. ISSN 1380-3743.
 112. LUO, L., LI, Z. et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components. In: *Genetics*. 2001, vol. 158, nr. 4, pp. 1755-1771. ISSN 0016-6731.
 113. MA, X., TANG, J. et al. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. In: *Mol. Breeding*. 2007, vol. 20, nr. 1. pp. 41-51. ISSN 1380-3743.
 114. MAHABAL, R. *Plant breeding methods*. Delhi: PHI Learning Pvt. Ltd, 2014, 724 p. ISBN 978-81-203-4850-9.
 115. *Maize genetics and genomics database*. Maize genetics executive committee [citat 23.05.2019]. Disponibil: <http://www.maizegdb.org/>
 116. MANGELSDORF, P.C. Gene interaction in heterosis. In: *Heterosis*. Ames, Iowa: Iowa State College Press, 1952, pp. 321-329.
 117. MARTIN, J.M. and HALLAUER, A.R. Relation between heterozygosity and yield for four types of maize inbred lines. In: *Egyptian Journal of Genetics and Cytology*. 1976, vol. 5, pp. 119-135. ISSN 0046-161X.

118. MAYOR, P.J. and BERNARDO, R. Genomewide selection and marker-assisted recurrent selection in doubled haploid versus F₂ populations. In: *Crop Sci.* 2009, vol. 49, nr. 5, pp. 1719-1725. ISSN 0011-183X.
119. McMULLEN, M.D., KRESOVICH, S. et al. Genetic properties of the maize nested association mapping population. In: *Science.* 2009, vol. 325, nr. 5941, pp. 737-740. ISSN 1095-9203.
120. MELCHINGER, A.E., SCHIPPARCK, W. et al. Rapid and accurate identification of in-vivo induced haploid seeds based on oil content in maize. In: *Scientific Reports.* 2013, vol. 3, article 2129, 5 p. [citată 23.05.2019]. ISSN 2045-2322. Disponibil: <https://www.nature.com/articles/srep02129>
121. MENDES-MOREIRA, P., ALVES, M.L. et al. Genetic architecture of ear fasciation in maize (*Zea mays*) under QTL scrutiny. In: *PLOS ONE.* 2015, vol. 10, nr. 4, e0124543 [citată 23.05.2019]. ISSN 1932-6203. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124543>
122. MENG, L., GUO, L. et al. Characterization of three rice multiparent advanced generation intercross (MAGIC) populations for quantitative trait loci identification. In: *Plant Genome.* 2016, vol. 9, nr. 2, 14 p. [citată 23.05.2019]. ISSN 1940-3372. Disponibil: https://pdfs.semanticscholar.org/db84/e42c83d242d8dd05a28c5c7e929689dc0ac8.pdf?_ga=2.51503530.246338011.1558710340-294973338.1558710340
123. MIEDANER, T., HÜBNER, M. et al. Genetic architecture of complex agronomic traits examined in two testcross populations of rye (*Secale cereale* L.). In: *BMC Genomics.* 2012, vol. 13, nr. 706, doi:10.1186/1471-2164-13-706 [citată 23.05.2019]. ISSN 1471-2164. Disponibil: <https://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2164-13-706>
124. MIHALACHI, A. Particularitățile manifestării efectului heterozis vegetativ și reproductiv la hibridi omologați de porumb. În: *Știința agricolă.* 2013, nr. 1, pp.7-11. ISSN 1857-0003.
125. MIKHAILOV, M.E. Spontaneous chromosome doubling in maize haploids: the cases of high frequency. In: *Maize Genet. Coop. Newsltr.* [online]. 2017, vol. 91, article 4 [citată 04.07.2019].ISSN 1090-4573.Disponibil:<https://mnl.maizegdb.org/91/pdf/04Mikhailov.pdf>
126. MITHILA, J. and HALL, J.C. Production of an auxinic herbicide-resistant microspore-derived doubled haploid wild mustard (*Sinapis arvensis* L.) plant. In: *Crop Protection.* 2007, vol. 26, nr. 3, pp. 357-362. ISSN 0261-2194.
127. MÎRZA, V., POJOGA, V., ȘTIRBU, V. Clasificarea anilor după nivelul de favorabilitate pentru porumb și stabilirea direcțiilor prioritare de ameliorare a hibridurilor. În: *Genetica și fiziologia rezistenței plantelor: tezele conf. șt.* Chișinău, Moldova, 2011, p. 102. ISBN

978-9975-78-994-3.

128. MOLL, R.H., LINDSEY, M.F., ROBINSON, H.F. Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. In: *Genetics*. 1964, vol. 49, nr. 3, pp. 411-423. ISSN 0016-6731.
129. MUHAMMAD, M.Y., MARI, T.S. et al. Estimation of heterosis and heterobeltiosis in F₁ hybrids of upland cotton. In: *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*. 2014, vol. 4, nr. 11, pp. 62-72. ISSN 2224-3208.
130. MUROVEC, J. and BOHANEK, B. Haploids and doubled haploids in plant breeding. In: *Plant breeding*. Rijeka, Croatia: InTech, 2012, pp. 87-106. ISBN 978-953-307-932-5.
131. MYŚKÓW, B., HANEK, M. et al. The application of high-density genetic maps of rye for the detection of QTL controlling morphological traits. In: *Jour. Applied Genetics*. 2014, vol. 55, nr.1, pp. 15-26. ISSN 2190-3883.
132. OTTO, S.P. and JONES, C.D. Detecting the undetected: estimating the total number of loci underlying a quantitative trait. In: *Genetics*. 2000, vol. 156, nr. 4, pp. 2093-2107. ISSN 0016-6731.
133. OWART, B.R., CORBI, J., BURKE, J.M., DECHAINED, J.M. Selection on crop-derived traits and QTL in sunflower (*Helianthus annuus*) crop-wild hybrids under water stress. In: *PLOS ONE*. 2014, vol.9, nr. 7: e102717 [citată 23.05.2019]. ISSN 1932-6203. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102717>
134. PALII, A., COMAROV G. ș.a. Particularitățile manifestării heterozisului la diferite niveluri de organizație biologică a genomului hibridilor simpli de porumb. În: *Agronomie*. 2011, vol. 29, pp. 60-66. ISBN 978-9975-64-219-4.
135. PASCHOLD, A., JIA, J. et al. Complementation contributes to transcriptome complexity in maize (*Zea mays* L.) hybrids relative to their inbred parents. In: *Genome Research*. 2012, vol. 22, nr. 12, pp. 2445-2454. ISSN 1088-9051.
136. PASCUAL, L., DESPLAT, N. et al. Potential of a tomato MAGIC population to decipher the genetic control of quantitative traits and detect causal variants in the resequencing era. In: *Plant Biotech. Jour.* 2015, vol. 13, nr. 4, pp. 565-577. ISSN 1467-7652.
137. PEIFFER, J.A., ROMAY, M.C. et al. The genetic architecture of maize height. In: *Genetics*. 2014, vol. 196, nr. 4, pp. 1337-1356. ISSN 0016-6731.
138. PENG, Z., LI, M., LIU, X., LI, J. Comparisons of three recurrent selection methods in the improvement of maize populations. In: *Agricultural Sciences in China*. 2007, vol. 6, nr. 6, pp. 657-664. ISSN 1671-2927.
139. PRASANNA, B.M., CHAIKAM, V., MAHUKU, G. *Doubled haploid technology in maize breeding: theory and practice*. Mexico: CIMMYT, 2012, 50 p. ISBN 978-607-8263-00-4.

140. PREMNATH, A., NARAYANA, M. et al. Mapping quantitative trait loci controlling oil content, oleic acid and linoleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: *Mol. Breeding*, 2016, vol. 36, nr. 7, article 106, 7 p. [citat 16.5.2020]. ISSN 1572-9788. Disponibil: <https://www.researchgate.net/publication/305344087>
141. PRIGGE, V., SCHIPPRACK, W. et al. Development of in vivo haploid inducers for tropical maize breeding programs. In: *Euphytica*. 2012, vol. 185, nr. 3, pp. 481-490. ISSN 0014-2336.
142. PRIGGE, V., XU, X. et al. New insight into the genetics of *in vivo* induction of maternal haploids, the backbone of doubled haploid technology in maize. In: *Genetics*. 2012, vol. 190, nr. 2, pp. 781-793. ISSN 0016-6731.
143. QIU, F., LIANG, Y. et al. Morphological, cellular and molecular evidences of chromosome random elimination *in vivo* upon haploid induction in maize. In: *Current Plant Biology*. 2014, vol. 1, pp. 83-90. ISSN 2214-6628.
144. REN, J., WU, P. et al. Novel technologies in doubled haploid line development. In: *Plant Biotech. Jour.* 2017, vol. 15, nr. 11, pp. 1361-1370. ISSN 1467-7652.
145. ROBINSON, H.F., COMSTOCK, R.E., HARVEY, P.H. Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. In: *Agron. Jour.* 1949, vol. 41, nr. 8, pp. 353-359. ISSN 1435-0645.
146. ROTARENCO, V., DICU, G., STATE, D., FUIA, S. New inducers of maternal haploids in maize. In: *Maize Genet. Coop. Newsltr.* 2010, vol. 84, pp. 21-22. ISSN 1090-4573.
147. ROTARENCO, V. and DICU, G. Pseudo doubled haploid lines in maize. In: *XXII Eucarpia maize and sorghum conference "Resources in maize and sorghum breeding"*. Opatija, Croatia, 2011, p. 143. ISBN 978-953-97114-8-9.
148. rp5.md. ООО "Расписание погоды", © 2004 [citat 28.06.2019]. Disponibil: rp5.md/Архив_погоды_в_Кишиневе,_Кишинэу
149. SADEGHI, M.B., SARHADI, W.A. et al. QTL analysis for malt quality in DH lines of barley (Stephoe x Morex) grown in Iran. In: *Turkish Journal of Agriculture: Food Science and Technology*. 2013, vol. 1, nr. 2, pp. 56-61. ISSN 2148-127X.
150. SARMANIUC, M., MIHAILOV, M., RUSU G. Eficiența noilor inductori în obținerea haploizilor materni la porumb (*Zea mays* L.). În: *Buletinul AȘM, Științele vieții*. 2013, nr. 2(320), pp. 205-110. ISSN 1857-064X.
151. SCHÖN, C.C., DHILLON, B.S., UTZ, H.F., MELCHINGER, A.E. High congruency of QTL position of grain yield in three crosses of maize. In: *Theor. Appl. Genet.* 2010, vol. 120, nr. 2, pp. 321-332. ISSN 0040-5752.

152. SEMEL, Y., NISSENBAUM, J. et al. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. In: *PNAS*. 2006, vol. 103, nr. 35, pp. 12981-12986. ISSN 0027-8424.
153. SHAMSHAD, M. and SHARMA, A. The usage of genomic selection strategy in plant breeding. In: *Next Generation Plant Breeding*. IntechOpen, 2018. [citată 5.09.2020]. ISBN: 978-1-83881-542-4. Disponibil: <https://intechopen.com/books/next-generation-plant-breeding/the-usage-of-genomic-selection-strategy-in-plant-breeding>
154. SHEN, H., HE, H. et al. Genome-wide analysis of DNA methylation and gene expression changes in two arabidopsis ecotypes and their reciprocal hybrids. In: *The Plant Cell*. 2012, vol. 24, nr. 3, pp. 875-892. ISSN 1040-4651.
155. SCHRECK, N., PIEPHO, H.-P., SCHLATHER, M. Best prediction of the additive genomic variance in random-effects models. In: *Genetics*, 2019, vol. 213, nr. 2, pp. 379-394. ISSN 0016-6731.
156. SHULL, G.H. The composition of a field of maize. In: *Journal of Heredity*. 1908, vol. os-4, nr. 1, pp. 296-301. ISSN 0022-1503.
157. SIDHU, G.K., FANG, C. et al. Recombination patterns in maize reveal limits to crossover homeostasis. In: *PNAS*. 2015, vol. 112, nr. 52, pp. 15982-15987. ISSN 0027-8424.
158. SLEPER, J.A. and BERNARDO, R. Recombination and genetic variance among maize doubled haploids induced from F₁ and F₂ plants. In: *Theor. Appl. Genet.* 2016, vol. 129, nr. 12, pp. 2429-2436. ISSN 0040-5752.
159. SPRINGER, N.M. and STUPAR, R.M. Allelic variation and heterosis in maize: how do two halves make more than a whole? In: *Genome Research*. 2007, vol. 17, nr. 3, pp. 264-275. ISSN 1088-9051.
160. STUBER, C.W., LINCOLN, S.E. et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. In: *Genetics*. 1992, vol. 132, nr. 3, pp. 823-839. ISSN 0016-6731.
161. SU, C., WANG, W. et al. High density linkage map construction and mapping of yield trait QTLs in maize (*Zea mays*) using the genotyping-by-sequencing (GBS) technology. In: *Front. Plant Sci.* 2017, 8:706 [citată 20.04.2020]. ISSN 1664-462X. Disponibil: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.00706/full>
162. TRENTIN, U.H., FREI, U.K., LÜBBERSTEDT, T. Breeding maize maternal haploid inducers. In: *Plants*. 2020, 9(5):614 [citată 01.09.2020]. ISSN 2223-7747. Disponibil: <https://www.mdpi.com/2223-7747/9/5/614#cite>
163. TSAFTARIS, A.S., KAFKA, M., POLIDOROS, A.N., TANI, E. Epigenetic changes in maize DNA and heterosis. In: *The genetics and exploitation of heterosis in crops*. Madison,

- WI: Amer. Soc. of Agron., Crop Sci. Soc. Wis., 1999, pp. 195-203. ISBN 978-0-89118-255-9.
164. ȚÎGANAȘ, V., ȚÎGANAȘ, D. Ameliorarea calității porumbului prin acțiunea mutațiilor *wx1* și *y1*. În: "Aspecte ameliorative în ameliorarea plantelor" (Conf. Intern.). Pașcani, Moldova, 2018, p.197-206. ISBN 978-9975-3272-5-1.
 165. UPADYAYULA, N., DA SILVA, H.S., BOHN, M.O., ROCHEFORD, T.R. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. In: *Theor. Appl. Genet.* 2006, vol. 112, nr. 4, pp. 592-606. ISSN 0040-5752.
 166. VALIZADEH, N., ARSLAN, N., KHAWAR, K.M. Heterosis and heterobeltiosis studies on yield and yield components of some Turkish poppy hybrids (*Papaver somniferum* L.). In: *Jour. of Appl. Res. on Medicinal and Aromatic Plants.* 2017, vol. 6, pp. 41-51. ISSN 2214-7861.
 167. VEITIA, R.A. and VAIMAN, D. Exploring the mechanistic bases of heterosis from the perspective of macromolecular complexes. In: *The FASEB Journal.* 2011, vol. 25, nr. 2, pp. 476-482. ISSN 0892-6638.
 168. VELAZCO, J.G., RODRÍGUEZ-ÁLVAREZ, M.X. et al. Modelling spatial trends in sorghum breeding field trials using a two-dimensional P-spline mixed model. *Theor. Appl. Genet.* 2017, Vol. 130, nr. 7, pp. 1375–1392. ISSN 0040-5752.
 169. WALLACE, J.G., BRADBURY, P.J. et al. Association mapping across numerous traits reveals patterns of functional variation in maize. In: *PLOS Genet.* 2014, vol. 10, nr. 12, e1004845 [citat 23.05.2019]. ISSN 1553-7404. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004845>
 170. WALLACE, J.G., LARSSON, S.J., BUCKLER, E.S. Entering the second century of maize quantitative genetics. In: *Heredity.* 2014, vol. 112, nr. 1, pp. 30-38. ISSN 0018-067X.
 171. WANG, S., CHEN, C. et al. Characterization of a major quantitative trait locus on chromosome five for hundred-kernel weight of maize (*Zea mays* L). In: *Maydica [S.I.].* 2016, vol. 61, nr. 1, 10 p. [citat 23.05.2019]. ISSN 1471-2229. Disponibil: <https://journals-crea.4science.it/index.php/maydica/article/view/1523/1035>.
 172. WANG, B., LIU, H. et al. Identification of minor effect QTLs for plant architecture related traits using super high density genotyping and large recombinant inbred population in maize (*Zea mays*). In: *BMC Plant Biol.* 2018, vol. 18, article 17. [citat 17.05.2020]. ISSN 2279-8013. Disponibil: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12870-018-1233-5>
 173. WANG H., ZHANG X. et al. Identification of heterotic loci associated with grain yield and its components using two CSSL test populations in maize. In: *Scientific Reports.* 2016, vol.

- 6, article 38205 [citat 20.04.2020]. ISSN 2045-2322. Disponibil: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5395643/>
174. WIJNKER, E., VAN DUN, K. et al. Reverse breeding in *Arabidopsis thaliana* generates homozygous parental lines from a heterozygous plant. In: *Nature Genetics*. 2012, vol. 44, nr. 4, pp. 467-470. ISSN 1061-4036.
 175. WILDE, K., BURGER, H. et al. Testcross performance of doubled-haploid lines developed from European flint maize landraces. In: *Plant Breeding*. 2010, vol. 129, nr. 2, pp. 181-185. ISSN 1439-0523.
 176. XIAO, J., LI, J., YUAN, L., TANKSLEY, S.D. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. In: *Genetics*. 1995, vol. 140, nr. 2, pp. 745-754. ISSN 0016-6731.
 177. XIAO, Y., LIU, H. et al. Genome-wide association studies in maize: praise and stargaze. In: *Molecular plant*. 2017, vol. 10, nr. 3, pp. 359-374. ISSN 1674-2052.
 178. XU, J., CHEN, G. et al. Population-level analysis reveals the widespread occurrence and phenotypic consequence of DNA methylation variation not tagged by genetic variation in maize. In: *Genome Biol*, 2019, vol. 20, article 243 [citat 16.05.2020]. ISSN 1465-6906. Disponibil: <https://genomebiology.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13059-019-1859-0#citeas>
 179. XUE, W., XING, Y. et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. In: *Nature Genetics*. 2008, vol. 40, nr. 6, pp. 761-767. ISSN 1061-4036.
 180. YANG, R. Epistasis of quantitative trait loci under different gene action models. In: *Genetics*. 2004, vol. 167, nr. 3, pp. 1493-1505. ISSN 0016-6731.
 181. YI, Q., LIU, Y. et al. Genetic dissection of yield-related traits and mid-parent heterosis for those traits in maize (*Zea mays L.*). In: *BMC Plant Biol*. 2019;19(1):392 [citat 20.04.2020]. ISSN 1471-2229. Disponibil: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6734583/>
 182. YU, S., LI, J. et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. In: *PNAS*. 1997, vol. 24, nr. 17, pp. 9226-9231. ISSN 0027-8424.
 183. ZENG, Z. Correcting the bias of Wright's estimates of the number of genes affecting a quantitative character: a further improved method. In: *Genetics*. 1992, vol. 131, nr. 4, pp. 987-1001. ISSN 0016-6731.
 184. ZHANG, X., SUN, C., ZHANG, Z. Genetic dissection of main and epistatic effects of QTL based on augmented triple test cross design. In: *PLOS ONE*. 2017, vol. 12, nr. 12, e0189054 [citat 23.05.2019]. ISSN 1932-6203. Disponibil:

<https://doi.org/10.1371/Journal.pone.0189054>

185. ZHANG, H., LIU, S. et al. Genetic dissection of QTLs and differentiation analysis of alleles for heading date genes in rice. In: *PLOS ONE*. 2018, vol. 13, nr. 1, e0190491 [citat 23.05.2019]. ISSN 1932-6203. Disponibil: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190491>
186. ZHAO, X., XU, X. et al. Fertilization and uniparental chromosome elimination during crosses with maize haploid inducers. In: *Plant Physiol.* 2013, vol. 163, nr. 2, pp. 721-731. ISSN 1332-2548.
187. ZHAO, Y., SU, CH. Mapping quantitative trait loci for yield-related traits and predicting candidate genes for grain weight in maize. In: *Scientific Reports*, 2019, 9:16112, [citat 20.04.2020]. ISSN 2045-2322. Disponibil: <https://www.nature.com/articles/s41598-019-52222-5>
188. ZHOU, G., CHEN, Y. et al. Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. In: *PNAS*. 2012, vol. 109, nr. 39, pp. 15847-15852. ISSN 0027-8424.
189. ZHOU, B., ZHOU, Z. et al. Combining three mapping strategies to reveal quantitative trait loci and candidate genes for maize ear length. In: *Plant Genome*. 2018, vol. 11, nr. 3, e170107 [citat 23.05.2019]. ISSN 1940-3372. Disponibil: <https://dl.sciencesocieties.org/publications/tpg/pdfs/11/3/170107>
190. ZHU H., LIU Z. et al. Detection and characterization of epistasis between QTLs on plant height in rice using single segment substitution line. In: *Breeding Science*. 2015, vol. 65, nr. 3, pp. 192-200. ISSN 1344-7610.
191. ZIOLKOWSKI, P.A., BERCHOWITZ, L.E. et al. Juxtaposition of heterozygous and homozygous regions causes reciprocal crossover remodelling via interference during *Arabidopsis* meiosis. In: *eLife*. 2015, vol. 4, e03708 [citat 23.05.2019]. ISSN 2050-084X. Disponibil: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4407271/>
192. АРЕФЬЕВ, В.А., ЛИСОВЕНКО, Л.А. *Англо-русский толковый словарь генетических терминов*. М.: ВНИРО, 1995, 407 с. ISBN 5-85382-132-6.
193. АШАПКИН, В.В., КУТУЕВА, Л.И., ВАНЮШИН, Б.Ф. Эпигенетическая изменчивость у растений: наследуемость, адаптивность, эволюционное значение. В: *Физиология растений*. 2016, т. 63, № 2, с. 191-204. ISSN 0015-3303.
194. БРУМА, С.Г., МУСТЯЦА, С.И. Комбинационная способность раннеспелых линий кукурузы в различных генерациях инбридинга. В: "*Ameliorarea porumbului și utilizarea androsterilității citoplasmatică în producerea de semințe*" (Conf. intern.). Pașcani, Moldova, 2011, p. 166-183. ISBN 978-9975-56-001-6.
195. ВАНЬКОВИЧ, Н.Г., БОРОВСКИЙ, М.И. Улучшение синтетиков кукурузы методом реципрокного рекуррентного отбора. В: *Создание гибридов кукурузы и сорго и*

технология их возделывания. Кишинев: Штиинца, 1992. с. 72-79.

196. ГОНЧАРОВ, Н.П., ШУМНЫЙ, В.К. Методы генетики в селекции растений: к 80-летию сибирского НИИ растениеводства и селекции. В: *Вестник ВОГиС*, 2006, т. 10, № 2, с. 395-403. ISSN 1814-5558.
197. ГОНЧАРОВА, Ю.К. Метод закрепления гетерозисного эффекта – реализация на растениях (к столетию со дня рождения В.А. Струнникова). В: *Онтогенез*. 2014, т. 45, № 6, с. 442-443. ISSN 0475-1450.
198. ГУТОРОВА, О.В., АПАНАСОВА, Н.В., ЮДАКОВА, О.И. Создание генетически маркированных линий кукурузы с наследуемым и индуцированным типами партеногенеза. В: *Изв. Самарского научного центра РАН*, 2016, т. 18, №2(2), с. 341-344. ISSN 1990-5378.
199. ДРАГАВЦЕВ, В.А. Уроки эволюции генетики растений. В: *Биосфера*, 2012, т. 4, № 3, с. 251-262. ISSN 2077-1460.
200. ДБЯЧУК, Т.И., АКИНИНА, В.Н., ХОМЯКОВА, О.В., КАЛАШНИКОВА, Э.В. Отдаленная гибридизация как метод получения гаплоидных растений у злаков. В: *Биотехнология и селекция растений*. 2019, т. 2, № 2, с. 44-52. ISSN 2658-6266.
201. ЖУЧЕНКО, А.А., КОРОЛЬ, А.Б. *Рекомбинация в эволюции и селекции*. М.: Наука, 1985, 400 с.
202. КАМИНСКАЯ, Л.Н. *Рекуррентная селекция*. Минск: Наука и техника, 1985, 160 с.
203. КРАВЕЦ А.П., СОКОЛОВА Д.А. Оценка факторов, определяющих эпигенетический полиморфизм популяции проростков кукурузы. В: *Цитология и генетика*. 2018, т. 52, № 3, с. 9-14. ISSN 0564-3783.
204. КОМАРОВА, Г.Е., РОТАРЬ, А.И., РОТАРЬ, Е.А. Изучение возможностей оценки генетического сходства и генетических различий у родственных линий кукурузы по белковому полиморфизму. В: *"Ameliorarea porumbului și utilizarea androsterilității citoplasmaticе în producerea de semințe" (Conf. intern.)*. Pașcani, Moldova, 2011, p. 228-242. ISBN 978-9975-56-001-6.
205. МАЗЕР, К., ДЖИНКС, Дж. *Биометрическая генетика*. М.: Мир, 1985, 464 с.
206. **МИХАЙЛОВ, М.Э.** Статистическая величина «существенность гетерозиса» и ее генетический смысл. В: *Генетика*. 2005, т. 41, № 6, с. 855-862. ISSN 0016-6758.
207. **МИХАЙЛОВ, М.Э.** О новой возможности использования дигаплоидных линий: схема обогатительно-восстановительной селекции. В: *Генетика*. 2010, т.46, № 6, с. 853-860. ISSN 1022-7954.
208. **МИХАЙЛОВ, М.Э.** Учет среднеожидаемого сцепления в биометрическом анализе

- количественных признаков. В: *Генетика*. 2015, т. 51, № 8, с. 953-962. ISSN 0016-6758.
209. **МИХАЙЛОВ М.Э.** Оценка сцепления между факторами продуктивности кукурузы. В: „*Genetica, Fiziologia și Ameliorarea Plantelor*” (*Conf. șt. intern., Ed. VI-a*). Chișinău, 2017, p. 144-147. ISBN 978-9975-56-463-2.
210. **МИХАЙЛОВ, М.Э.** *Применение дигамлоидных линий в генетическом анализе и в селекции кукурузы*. Кишинев: Print-Caro, 2018, 232 с. ISBN 978-9975-56-605-6.
211. **МИХАЙЛОВ, М.Э., НИКОЛАЕВА, М.Г., ХОРОШИЛОВ, В.В., ЧЕРНОВ, А.А.** Корреляция частоты хиазм и рекомбинации с количественными признаками кукурузы. В: *Изв. АН Респ. Молдова. Сер. биол. и хим. наук*. 1994, № 6(273), с. 19-22. ISSN 0568-5192.
212. **МИХАЙЛОВ, М.Э., ЧЕРНОВ, А.А.** Влияние гетерозиготности по маркерным локусам на частоту рекомбинации в соседних участках хромосом у кукурузы. В: *Генетика*. 2004, т. 40, № 7, с. 925-929. ISSN 0016-6758.
213. **МУСТЯЦА, С.И., МИСТРЕЦ С.И., БРУМА, С.Г.** Сравнительный анализ критериев определения отличимости у родственных линий кукурузы. В: *Кукуруза и сорго*. 2009, № 6, сс. 18-24. ISSN 0233-7770.
214. **ПАЛИЙ, А.Ф.** *Генетические аспекты улучшения качества зерна кукурузы*. Кишинев: Штиинца, 1989. 176 с.
215. **ПОДОЛЬСКАЯ, А.П.** Список генов. В: *Генетика культурных растений: кукуруза, рис, просо, овес*. Л.: Агропромиздат, 1988, с. 41-67.
216. **РОКИЦКИЙ, П.Ф.** *Биологическая статистика*. Минск: Высшая школа, 1973, 320 с.
217. **РОТАРЬ, А.И, КОМАРОВА, Г.Е., МИКУ, В.Е.** *Качество силосной кукурузы*. Кишинев: Штиинца, 1987, 245 с.
218. **РОТАРЬ, А., ПАЛИЙ, А., КОМАРОВА, Г., ЧОКИНЭ, В.** Проявление эффекта гетерозиса по биохимическому составу зерна районированных гибридов кукурузы. В: *Probleme actuale ale geneticii, fiziologiei și ameliorării plantelor (conf. naț. cu part. intern.)*. Chișinău, 2008, pp. 174-178. ISBN 978-9975-78-667-6.
219. **САЛИНА, Е.А.** Технологии геномного моделирования и редактирования для решения задач селекции растений. В: *Достижения науки и техники АПК*. 2016, Т.30, № 9, с.9-14. ISSN 0235-2451.
220. **СОКОЛОВ, В.А., ХАТЫПОВА, И.С.** Будет ли следующая «зеленая революция»? В: *Информационный вестник ВОГиС*. 2002, № 19, с. 5-12. ISSN 1814-5558.
221. **Справочно-информационный портал "Погода и климат".** Константин Казаков, ©

- 2004 [citat 28.06.2019]. Disponibil: <http://www.pogodaiklimat.ru>
222. СТРУННИКОВ, В.А. Возникновение компенсационного комплекса генов – одна из причин гетерозиса. В: *Журн. общ. биологии*. 1974, т. 35, № 5, с. 666-676. ISSN 0044-4596.
223. СТРУННИКОВ, В.А., СТРУННИКОВА, Л.В. Природа гетерозиса, методы его повышения и закрепления в последующих поколениях без гибридизации. В: *Изв. РАН, сер. биол.* 2000, т. 27, № 6, с. 679-687. ISSN 0002-3329.
224. ТИМИНА О.О. Признак "переключение фаз репродукции" и особенности методологии его изучения у *Capsicum annuum var. Annuum L.* В: *Вестник приднестровского университета. Серия: медико-биологические и химические науки*. 2011, Т.38, № 2, с. 97-107. ISSN: 1857-1166.
225. ТИТОК, В.В. Биоэнергетическая концепция гетерозиса. В: *Молекулярная и прикладная генетика*. Минск: Право и экономика, 2008, с. 81-93. ISBN 978-985-442-581-8.
226. ТУРБИН, Н.В. Гетерозис и генетический баланс. В: *Гетерозис. Теория и методы практического использования*. Минск: Изд-во АН БССР, 1961, с. 3-34.
227. ТУРБИН, Н.В. Генетические основы гетерозиса. В: *Гетерозис: теория и практика*. Л: Колос, 1968, с. 46-86.
228. УРАЗАЛИЕВ, К.Р. Гаплоидные технологии в селекции растений. В: *Биотехнология. Теория и практика*. 2015, №. 3, с. 33-43 [citat 31.08.2020]. ISSN 2617-1147. Disponibil: https://www.biotechlink.org/images/journal/3_2015/pdf/4_3_2015.pdf
229. ХОТЫЛЕВА, Л.В., КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., ШАПТУРЕНКО, М.Н. Теоретические аспекты гетерозиса. В: *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016, т. 20, № 4, с. 482-492. ISSN 2500-0462.
230. ЧАЛЫК, С.Т. Изучение наследования компонентов урожайности кукурузы. В: *Изв. АН Респ. Молдова. Сер. биол. и хим. наук*. 1984, № 6, с. 34-38. ISSN 0568-5192.
231. ЧАЛЫК, С.Т. *Методы гаплоидии в генетике и селекции кукурузы*. Кишинев: Изд. Центр ГАУМ, 2003, 179 с. ISBN 9975-946-58-5.
232. ЧЕСНОКОВ Ю.В. *Молекулярно-генетические маркеры и их использование в предселекционных исследованиях*. СПб: АФИ, 2013. 116 с. ISBN 978-5-905200-16-8.
233. ШАЦКАЯ, О.А. Создание гаплоиндукторов кукурузы: три цикла отбора на высокую частоту индукции матроклиных гаплоидов. В: *Сельскохозяйственная биология*. 2010, № 5, с. 79-86. ISSN 0131-6397.

Приложение 1. Данные полевых испытаний

Таблица А1. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия rk-0, тесткроссы (2009 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-2	67,2±1,1	65,4±0,3	72,3±2,2	68,3±0,4	5,2±1,2	2,9±0,3	43,0±1,3	45,3±1,0
rk-3	64,8±0,6	65,1±0,5	72,9±1,6	70,9±1,1	8,2±1,2	5,8±0,9	41,2±1,1	42,2±1,0
rk-5	66,4±0,6	66,5±0,4	70,3±0,9	69,1±0,8	3,9±0,5	2,6±0,5	43,6±1,0	46,8±1,4
rk-6	63,9±0,3	67,9±0,5	67,3±0,5	69,9±0,7	3,4±0,3	2,0±0,4	44,9±0,8	40,1±1,0
rk-8	66,9±0,5	66,6±0,4	70,6±0,9	71,5±0,7	3,8±0,5	4,9±0,4	43,9±1,2	44,6±1,6
rk-9	65,2±0,4	65,5±0,5	69,0±0,7	67,8±0,7	3,8±0,4	2,3±0,3	45,9±1,0	40,6±1,3
rk-10	67,9±0,4	69,6±0,4	73,6±0,8	72,9±0,7	5,6±0,4	3,3±0,4	41,2±1,2	44,8±1,4
rk-13	64,9±0,2	66,7±0,4	69,3±0,4	71,0±1,0	4,4±0,3	4,3±0,7	41,5±1,4	40,4±1,2
rk-14	65,1±0,3	67,3±0,4	69,3±0,7	70,6±1,0	4,2±0,6	3,3±0,6	44,1±1,0	40,9±1,5
Среднее	65,8±0,4	66,7±0,5	70,5±0,7	70,2±0,5	4,7±0,5	3,5±0,4	43,3±0,6	42,9±0,8
Контрольные формы								
F ₁	64,2±0,3		67,3±0,4		3,1±0,3		48,5±0,9	
F ₂	65,5±0,4		68,8±0,5		3,3±0,3		44,4±1,3	
B ₁	66,2±0,5		71,8±0,7		5,6±0,4		39,4±1,5	
B ₂	66,2±0,5		69,9±0,8		3,8±0,5		47,6±1,4	
Rf7	67,3±0,5		72,9±1,0		5,6±0,6		37,2±1,6	
Ky123	69,7±0,3		72,9±0,4		3,2±0,3		36,3±1,4	
Контрольные формы								
ДН- линия	День созревания (от сева)		Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-2	115,3±1,8	113,5±1,2	185,2±2,7	182,2±2,9	147,8±2,3	152,5±2,9	37,3±0,6	29,7±0,3
rk-3	114,1±2,0	112,8±1,5	161,8±3,8	168,9±2,1	130,9±3,2	139,9±1,9	30,8±0,8	29,0±0,6
rk-5	114,2±1,5	115,9±1,4	186,8±3,2	189,1±3,3	153,8±2,6	160,4±2,4	33,0±0,7	28,7±1,1
rk-6	112,2±0,8	110,0±1,3	198,6±1,9	168,9±2,6	162,0±1,9	142,6±2,2	36,6±0,6	26,4±0,9
rk-8	114,5±1,5	116,1±1,9	188,0±3,2	188,2±1,7	152,9±2,9	155,9±1,6	35,1±1,3	32,3±0,6
rk-9	114,9±0,8	108,9±1,4	175,1±1,9	171,0±1,6	140,1±1,6	140,4±1,5	35,0±0,7	30,6±0,5
rk-10	114,8±1,7	117,9±1,8	190,4±2,2	184,9±2,0	157,8±2,1	154,5±1,9	32,6±1,7	30,4±0,7
rk-13	111,5±1,4	111,4±1,6	194,1±1,6	167,7±3,3	160,6±1,4	140,4±2,9	33,6±0,5	27,3±1,0
rk-14	113,4±1,0	111,4±1,6	190,1±2,6	174,9±5,2	154,1±2,3	143,3±5,0	35,9±0,8	31,6±1,9
Среднее	113,9±0,4	113,1±1,0	185,5±3,7	177,3±2,9	151,1±3,4	147,8±2,7	34,4±0,7	29,5±0,6
Контрольные формы								
F ₁	116,1±0,7		203,9±1,3		167,5±1,5		36,4±0,7	
F ₂	113,7±1,5		185,9±2,6		154,4±2,3		31,6±0,7	
B ₁	111,1±1,5		183,7±3,7		150,4±3,2		33,3±0,8	
B ₂	117,5±1,8		186,1±4,0		155,8±3,4		30,3±0,9	
Rf7	110,3±1,7		172,2±2,0		140,6±1,5		31,6±0,9	
Ky123	109,4±1,7		160,2±2,2		134,8±3,5		25,3±1,9	

Таблица А1 (окончание)

ДН- линия	Диаметр нижнего междоузлия, мм		Число узлов		Озерненность, %		Длина початка, мм	
	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123
rk-2	21,2±0,9	20,1±0,4	12,0±0,3	12,9±0,2	91,2±2,6	100±0	165,2±7,5	157,3±3,7
rk-3	17,1±0,5	17,4±0,2	10,6±0,2	11,7±0,1	92,7±2,9	98,7±0,8	123,7±8,2	137,2±3,7
rk-5	18,1±0,6	17,5±0,4	10,8±0,1	12,0±0	99,9±0,1	99,1±0,5	142,0±6,6	141,8±6,6
rk-6	20,1±0,3	17,2±0,4	11,9±0,1	12,3±0,1	99,7±0,2	100±0	178,9±3,9	130,7±4,8
rk-8	20,6±0,4	18,4±0,4	11,3±0,3	12,0±0,1	94,9±2,2	99,6±0,2	144,9±4,1	140,6±4,4
rk-9	19,8±0,2	18,6±0,4	10,7±0,2	12,1±0,1	98,7±0,8	100±0	152,1±3,1	151,0±4,3
rk-10	20,1±0,5	20,1±0,4	11,9±0,1	13,0±0,2	98,1±0,7	99,4±0,4	156,1±6,7	147,2±4,8
rk-13	19,4±0,3	17,2±0,6	11,9±0,1	12,2±0,1	98,6±1,4	95,1±4,1	148,4±5,3	122,9±4,6
rk-14	18,9±0,3	18,0±0,6	11,5±0,2	12,8±0,2	97,4±1,3	94,4±3,6	167,7±5,1	142,1±5,6
Среднее	19,5±0,4	18,3±0,4	11,4±0,2	12,3±0,2	96,8±1,0	98,5±0,7	153,2±5,4	141,2±3,4
Контрольные формы								
F ₁	20,6±0,3		12,1±0,1		99,3±0,3		190,6±5,3	
F ₂	20,0±0,4		12,2±0,1		99,2±0,2		157,8±5,4	
B ₁	19,8±0,4		11,9±0,2		97,2±0,8		150,0±4,9	
B ₂	17,9±0,4		12,5±0,2		98,8±0,3		149,2±5,4	
Rf7	19,6±0,6		10,9±0,1		95,0±1,2		125,4±7,1	
Ку123	16,6±0,3		11,9±0,1		98,8±0,3		131,4±2,4	
ДН- линия	Диаметр початка, мм		Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г	
	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123
rk-2	42,2±1,1	41,9±0,4	20,7±0,4	14,2±0,3	27,0±2,0	24,9±0,7	96,3±17,8	104,9±3,0
rk-3	39,3±0,8	40,0±0,6	17,5±0,4	14,0±0,2	17,0±1,5	15,8±0,8	70,9±8,8	88,5±6,5
rk-5	43,1±0,6	41,6±0,7	18,7±0,4	14,0±0,4	17,2±1,1	18,1±1,0	115,4±8,2	104,9±8,3
rk-6	44,8±0,5	40,6±0,5	18,3±0,4	14,3±0,4	28,1±1,4	16,4±1,3	150,2±5,9	81,6±4,6
rk-8	43,0±0,5	41,1±0,6	18,3±0,3	15,2±0,3	18,8±0,8	18,6±1,1	97,8±9,4	92,6±4,9
rk-9	41,7±0,7	42,3±0,5	18,1±0,3	14,9±0,3	16,2±0,6	16,1±0,7	108,5±6,9	103,3±6,4
rk-10	45,0±0,5	43,2±0,6	18,6±0,4	15,1±0,3	26,8±1,4	23,7±1,0	109,9±6,3	105,3±7,0
rk-13	45,1±0,5	41,1±0,6	20,0±0,5	14,0±0,4	28,1±1,6	15,6±1,3	109,6±6,6	65,9±6,5
rk-14	41,9±0,7	38,4±1,0	16,9±0,3	14,0±0,3	26,8±1,5	17,8±1,4	117,7±8,1	77,1±8,5
Среднее	42,9±0,6	41,1±0,5	18,5±0,4	14,4±0,2	22,9±1,8	18,6±1,1	108,5±7,0	91,6±4,8
Контрольные формы								
F ₁	46,5±0,4		16,5±0,3		35,9±0,9		156±5,4	
F ₂	43,6±1,0		16,4±0,4		25,8±1,6		110,0±5,0	
B ₁	41,8±0,7		19,0±0,5		22,5±1,4		89,8±7,7	
B ₂	41,9±0,5		14,5±0,3		21,9±1,2		99,7±5,4	
Rf7	39,6±0,7		18,5±0,5		15,8±1,2		64,6±6,4	
Ку123	36,6±0,4		12,8±0,3		14,2±0,5		50,7±3,3	

Таблица А2. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия гк-0, тесткроссы (2010 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
гк-1	71,5±0,5	72,8±0,4	75,0±0,5	76,0±0,2	3,5±0,5	3,2±0,2	33,0±0,6	33,3±1,3
гк-2	71,2±0,2	70,9±0,3	75,2±0,2	73,5±0	4,0±0	2,7±0,2	31,5±0,8	34,3±0,1
гк-3	68,8±0	70,6±0,8	73,0±0,2	73,9±0,1	4,3±0,3	3,3±0,7	34,0±1,3	34,9±0,3
гк-6	69,0±0,2	73,1±0,1	72,3±0,5	74,9±0,3	3,2±0,2	1,8±0,2	34,3±0,3	36,4±0,5
гк-7	71,1±0,6	70,0±0,7	75,4±1,1	73,2±0,4	4,3±0,5	3,2±0,3	31,8±0,3	35,9±0,1
гк-8	72,2±0,5	72,0±0,5	76,7±0,9	74,3±0,2	4,3±0,6	2,3±0,7	33,0±1,0	39,8±0,5
гк-11	71,3±0,7	71,6±0,5	75,7±0,7	75,4±0,6	4,5±0,7	3,7±0,5	35,2±2,2	36,4±0,7
гк-15	70,1±0,1	71,7±0,6	74,9±0	75,0±0,3	4,7±0,1	3,3±0,3	29,5±0,6	31,1±0,6
гк-16	69,8±0,2	69,5±0,3	73,7±0,5	73,1±0,5	3,9±0,7	3,6±0,7	32,4±0,2	35,2±0,4
гк-20	73,5±0,4	71,2±0,1	77,2±0,4	75,1±0,5	3,7±0,4	3,9±0,5	33,0±0,4	33,5±0
Среднее	70,9±0,5	71,4±0,4	74,9±0,5	74,4±0,3	4,0±0,1	3,1±0,2	32,8±0,5	35,1±0,7
Контрольные формы								
F ₁	69,5±0,2		73,8±0,3		4,3±0,4		35,8±0,4	
F ₂	70,7±0,5		74,6±0,7		4,0±0,4		34,4±0,4	
B ₁	70,8±0,5		75,2±0,4		4,5±0,2		33,3±0,6	
B ₂	70,2±0,3		73,4±0,1		3,2±0,2		36,1±0,7	
Rf7	72,8±0,4		77,4±0,3		4,5±0,2		31,8±1,0	
Ky123	73,0±0,4		75,5±0,2		2,5±0,4		34,3±0,3	
ДН- линия	День созревания (от сева)		Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
гк-1	108,0±0,6	109,3±1,1	218,8±4,2	213,8±2,2	184,4±4,0	181,6±2,2	34,5±0,7	32,2±0
гк-2	106,7±0,7	107,9±0,1	208,2±0,3	220,2±5,1	173,6±1,3	189,4±5,6	34,6±1,6	30,8±0,5
гк-3	107,1±1,1	108,9±0,4	187,9±6,6	193,6±0,3	156,9±3,9	163,5±0,9	31,0±2,7	30,1±1,2
гк-6	106,5±0,7	111,3±0,8	224,1±1,1	197,9±0	188,6±0,4	168,6±0,6	35,5±0,7	29,3±0,6
гк-7	107,1±0,9	109,4±0,2	209,0±10,5	225,0±1,6	171,4±10,9	190,5±1,0	37,6±0,4	34,5±0,7
гк-8	109,8±0,4	114,2±0,7	209,3±5,5	217,7±1,3	176,1±4,0	185,6±0,8	33,2±1,8	32,1±0,5
гк-11	110,9±3,2	111,9±1,1	221,0±3,0	221,7±4,7	187,1±3,2	193,3±4,6	33,8±1,7	28,3±0,7
гк-15	104,4±0,6	106,1±0,9	211,8±3,2	197,7±0	179,7±3,4	169,0±0	32,1±0,2	28,7±0
гк-16	106,2±0,6	108,3±0,6	204,2±1,4	194,6±5,7	170,6±2,4	166,2±5,4	33,6±0,9	28,4±0,6
гк-20	110,3±0,8	108,6±0,6	228,9±2,0	214,3±0,6	193,1±2,1	185,1±0,1	35,8±0,8	29,2±0,7
Среднее	107,7±0,7	109,6±0,7	209,6±3,9	209,6±3,9	178,1±3,4	179,3±3,6	34,2±0,6	30,4±0,6
Контрольные формы								
F ₁	109,6±0,3		236,4±1,1		201,7±1,7		34,7±0,5	
F ₂	109,0±0,7		212,1±5,4		180,0±5,5		32,1±0,3	
B ₁	108,6±0,4		218,6±1,6		184,6±1,6		34,0±1,1	
B ₂	109,5±0,8		213,5±2,2		182,7±2,0		30,8±0,5	
Rf7	109,1±1,3		190,3±2,4		157,8±2,2		32,8±0,6	
Ky123	109,8±0,4		193,0±3,1		166,4±3,0		26,5±0,3	

Таблица А2 (окончание)

ДН- линия	Диаметр нижнего междоузлия, мм		Озерненность, %		Длина початка, мм		Диаметр початка, мм	
	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123
rk-1	20,1±0,5	18,6±0	99,6±0,3	100±0	166,3±3,0	146,4±0,8	42,9±0,5	39,8±0
rk-2	20,3±0,8	18,6±0,4	98,9±0,1	100±0	162,9±0,3	155,6±2,7	41,4±0,1	40,7±0,3
rk-3	19,2±0,2	17,7±0,3	99,2±0	99,4±0,3	156,8±0	157,0±5,9	40,1±0,4	39,7±0,3
rk-6	20,0±0,2	16,8±0,1	100±0	99,7±0,3	163,2±2,8	141,5±0,8	45,0±0,2	41,1±0,2
rk-7	19,6±0,6	19,2±0,3	99,0±0,7	99,8±0	139,3±12,8	164,9±11,9	42,5±0,5	41,2±0,2
rk-8	20,7±0,8	19,5±0,8	99,2±1,0	99,7±0	144,8±11,6	160,7±8,2	40,1±0,8	43,0±0,3
rk-11	20,2±0,2	17,5±0,4	99,6±0,3	99,6±0,8	174,7±6,0	147,9±6,4	43,3±1,0	42,9±0,4
rk-15	18,1±0	15,9±0,1	99,0±0,6	99,8±0,1	125,5±9,4	128,7±3,4	41,9±0,6	39,6±0
rk-16	19,4±0,2	17,4±0,4	99,5±0,3	99,2±1,4	146,6±7,4	136,6±7,2	41,2±0,4	41,2±0,5
rk-20	21,4±0,3	17,6±0,3	99,8±0,3	98,9±0,9	162,8±5,1	154,3±4,8	41,9±0,3	39,6±0,8
Среднее	19,9±0,3	17,9±0,3	99,4±0,1	99,6±0,1	70,9±0,5	149,4±3,6	42,0±0,5	40,9±0,4
Контрольные формы								
F ₁	20,2±0,2		99,5±0,3		177,1±5,5		45,2±0,4	
F ₂	19,3±0,2		97,9±0,5		148,8±3,7		42,5±0,7	
B ₁	20,7±0,2		97,8±0,6		161,5±3,9		43,1±0,5	
B ₂	19,2±0,1		98,6±0,6		156,8±4,4		42,5±0,4	
Rf7	21,0±0,4		96,5±0,9		140,0±3,6		39,7±0,4	
Ky123	16,2±0,1		96,6±2,1		131,8±1,4		37,0±0,5	
ДН- линия	Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г			
	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123		
rk-1	19,1±0,4	15,1±0,3	20,9±0,8	17,4±0,4	121,8±6,9	100,1±2,5		
rk-2	19,2±0,2	14,1±0,4	23,5±0,8	20,8±0,8	100,4±0,1	95,8±1,8		
rk-3	17,5±0,5	13,9±0,1	20,4±0,1	18,1±1,0	103,8±2,5	97,9±7,1		
rk-6	19,2±0	13,3±0,1	23,0±1,0	18,6±0,5	131,6±5,0	96,2±1,4		
rk-7	19,7±0,7	14,8±0,8	21,8±0,8	23,3±0,7	98,0±3,2	112,6±8,2		
rk-8	18,1±0,8	14,5±0	14,1±1,8	23,2±2,2	88,2±11,4	123,9±8,8		
rk-11	16,9±1,3	12,9±0,4	23,7±1,3	22,9±0,7	125,6±17,4	101,8±9,2		
rk-15	19,6±0,4	14,2±0,2	20,9±0,6	19,0±0,3	79,6±0,4	73,3±1,8		
rk-16	18,7±0,2	14,9±0,5	16,3±1,7	15,5±1,0	98,7±9,1	93,2±8,0		
rk-20	18,0±0,4	13,8±0,8	21,3±0,9	16,4±0,7	116,4±4,0	88,1±9,6		
Среднее	18,6±0,3	14,2±0,2	20,6±1,0	19,5±0,9	106,4±5,3	98,3±4,3		
Контрольные формы								
F ₁	17,1±0,3		28,2±1,1		147,0±7,8			
F ₂	16,1±0,7		21,8±0,7		103,4±4,0			
B ₁	18,6±0,2		23,8±1,1		110,9±6,2			
B ₂	15,0±0,1		22,9±0,7		106,4±3,3			
Rf7	20,3±0,6		15,5±1,1		72,7±2,0			
Ky123	12,2±0,3		14,8±0,4		61,6±4,1			

Таблица А3. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия гк-0, тесткроссы (2011 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123
rk-1	68,1±0,1	67,7±0,2	69,8±0,4	68,2±0,2	1,7±0,4	0,5±0,1	38,0±1,9	43,1±3,4	107,8±1,5	111,2±3,2
rk-2	66,3±0,5	66,3±0,3	68,1±0,5	66,9±0,2	1,9±0,1	0,6±0,3	36,3±1,2	38,2±0,9	104,4±1,7	105,1±1,0
rk-3	64,2±0,2	66,2±0,1	66,4±0,5	67,4±0,4	2,2±0,3	1,3±0,3	35,6±0,7	41,2±0,4	102,0±0,6	108,7±0,2
rk-6	65,9±0,5	67,7±0,4	66,6±0,5	67,5±0,9	0,7±0,4	-0,2±0,5	41,4±1,0	39,6±0,3	108,0±0,8	107,1±0,7
rk-7	68,0±0,5	66,6±0,2	69,9±0,9	67,4±0,1	1,9±0,7	0,8±0,1	36,0±1,2	40,9±0,5	105,5±1,1	108,3±0,6
rk-8	68,1±0,3	67,0±0,6	69,0±0,4	68,0±0,5	1,0±0,1	1,0±0,1	39,9±1,3	44,7±1,7	108,9±0,9	112,7±1,9
rk-9	67,0±0,7	67,0±0,1	67,9±0,5	67,5±0,2	0,9±0,2	0,5±0	39,6±1,0	39,1±1,4	107,5±1,4	106,6±1,4
rk-10	67,8±0,2	68,3±0,6	69,6±0,4	69,6±0,8	1,8±0,2	1,2±0,2	39,4±0,5	39,8±1,6	109,0±0,2	109,4±2,4
rk-11	67,9±0,1	66,3±0,3	69,4±0,3	68,6±1,2	1,5±0,2	2,2±0,9	42,2±0,6	42,5±1,3	111,5±0,5	111,1±2,3
rk-13	65,0±0,3	65,7±0,5	66,0±0,2	66,7±0,3	1,0±0,2	0,9±0,2	39,6±0,4	39,8±0,5	105,6±0,4	106,4±0,7
rk-14	65,8±0,3	66,3±0,3	67,6±0,3	66,7±0,2	1,9±0,1	0,5±0,2	40,2±0,8	39,2±1,2	107,8±1,0	105,9±1,1
rk-15	66,6±0,8	65,8±0,3	68,1±0,7	67,7±0,5	1,5±0,2	1,9±0,2	37,8±0,9	43,8±2,1	105,9±1,6	111,5±2,0
rk-16	66,4±0,3	65,2±0,6	67,2±0,3	65,8±0,6	0,8±0	0,6±0,3	38,4±0,2	39,8±1,6	105,6±0,1	105,6±1,1
rk-20	68,9±0,5	67,1±0,3	71,2±0,6	67,9±0,2	2,4±0,3	0,8±0,2	39,4±0,7	40,8±0,8	110,6±0,9	108,7±0,9
rk-21	67,4±0,2	67,1±0,1	68,8±0,2	68,1±0,3	1,4±0,1	1,1±0,2	39,8±0,8	42,4±1,0	108,6±0,6	110,6±1,3
rk-22	67,8±0,6	67,3±0,5	68,2±0,7	68,2±0,5	0,3±0,4	0,9±0	40,7±0,5	46,2±1,1	108,9±0,5	114,4±1,1
rk-25	65,9±0,3	65,6±0,4	67,2±0,3	66,8±0,8	1,3±0,2	1,3±0,4	37,3±0,5	38,5±0,6	104,4±0,6	105,4±0,4
rk-26	66,9±0	65,1±0,6	69,1±0,6	65,9±0,7	2,2±0,6	0,8±0,2	38,3±1,0	39,5±0,3	107,5±0,4	105,4±0,5
rk-27	66,9±0,6	66,5±0,2	67,2±0,4	66,4±0	0,2±0,2	-0,1±0,2	34,0±0,4	38,7±0,5	101,1±0,2	105,0±0,5
rk-29	65,6±0,5	67,5±0,4	66,9±0,7	68,6±0,2	1,3±0,3	1,1±0,4	45,1±0,6	40,2±2,0	112,0±0,9	108,7±2,2
rk-30	67,4±0,1	65,1±0,3	69,1±0,6	66,4±0,3	1,7±0,5	1,3±0,3	35,0±1,0	41,0±0,8	104,1±0,5	107,3±0,5
rk-32	69,2±0,2	67,2±0,1	70,4±0,4	67,8±0,3	1,1±0,2	0,6±0,2	40,7±0,3	39,4±0,5	111,0±0,4	107,1±0,3
rk-33	68,2±0,1	68,7±1,2	70,0±0,5	66,8±0,7	1,8±0,5	0,6±0,3	39,4±0,6	40,7±0,3	109,4±0,6	107,5±0,8
Среднее	67,0±0,3	66,7±0,1	68,4±0,3	67,4±0,2	1,4±0,1	0,9±0,1	38,9±0,5	40,8±0,4	107,3±0,6	108,2±0,5
Контрольные формы										
F ₁	65,3±0,3		66,4±0,3		1,2±0,2		44,1±1,2		110,6±0,9	
F ₂	66,9±0,2		68,3±0,4		1,5±0,3		41,5±0,9		109,8±1,0	
B ₁	67,7±0,2		69,1±0,4		1,4±0,2		37,3±1,2		106,4±0,9	
B ₂	65,8±0,4		66,4±0,6		0,6±0,4		40,8±1,5		107,2±1,7	
Rf7	69,1±0,3		70,8±0,3		1,6±0,1		33,1±0,5		103,9±0,4	
Ky123	67,6±0,3		68,5±0,5		0,8±0,3		38,7±0,8		107,2±0,8	

Таблица А3 (продолжение)

ДН- линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм		Озерненность, %	
	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123
rk-1	238,9±4,3	235,3±1,3	206,4±4,4	203,9±1,1	32,4±0,1	31,4±0,4	23,3±0,4	21,7±0,4	99,8±0,2	100±0
rk-2	219,1±3,9	220,5±0,4	184,9±3,6	189,8±0,8	34,1±0,3	30,7±0,4	25,3±0,3	22,1±0,2	99,2±0,2	100±0
rk-3	211,1±1,6	209,8±2,6	176,6±1,5	179,9±2,8	34,5±0,2	29,8±0,2	23,4±0,2	20,9±0,2	99,7±0,2	99,5±0,5
rk-6	233,0±4,5	211,4±3,9	196,4±4,6	182,5±3,9	36,6±0,5	28,9±0,2	24,1±0,5	20,9±0,3	100±0	99,8±0,2
rk-7	224,1±2,9	230,2±3,3	187,3±2,8	196,7±3,6	36,6±0,6	33,5±0,3	24,5±0,3	21,9±0,2	99,3±0,4	99,9±0,1
rk-8	230,1±1,2	238,7±5,2	196,5±1,1	206,9±4,4	33,7±0,3	31,7±0,9	26,7±0,5	24,0±0,3	100±0	100±0
rk-9	215,3±5,8	198,1±3,4	180,6±5,6	167,1±3,3	34,8±0,2	31,0±0,9	25,2±0,3	21,6±0,1	99,8±0,1	100±0
rk-10	224,5±1,3	221,8±3,9	191,0±0,3	192,0±3,1	33,5±1,2	29,9±0,7	25,1±0,4	22,6±0,2	99,6±0,1	100±0
rk-11	242,4±5,0	235,5±1,4	208,8±5,1	205,7±1,5	33,6±0,2	29,8±0,3	24,3±0,2	21,5±0,1	99,5±0,1	99,2±0,8
rk-13	237,3±2,4	212,4±3,5	204,0±2,5	181,9±3,7	33,4±0,1	30,5±0,5	24,6±0,1	20,7±0,3	100±0	99,9±0,1
rk-14	246,3±2,0	220,0±2,3	210,7±2,0	188,2±1,7	35,6±0,5	31,7±1,0	23,7±0,1	22,7±0,8	98,8±0,3	99,7±0
rk-15	222,2±2,6	219,5±1,8	188,7±2,9	189,3±1,8	33,5±0,6	30,2±0,2	22,7±0,2	20,1±0,1	99,8±0	100±0
rk-16	219,5±2,3	205,6±2,6	184,7±2,5	175,6±2,6	34,8±0,4	29,9±0,3	23,9±0,3	21,0±0,6	98,9±0,6	100±0
rk-20	250,3±1,7	218,2±1,4	214,7±1,6	187,1±1,9	35,7±0,5	31,1±0,9	24,8±0	21,8±0,4	97,8±1,1	99,9±0,1
rk-21	243,7±1,5	242,4±4,9	210,0±1,8	211,7±4,8	33,7±0,4	30,7±0,4	25,9±0,3	24,0±0,4	99,6±0,2	99,8±0,1
rk-22	244,1±1,1	230,1±1,5	209,5±1,1	200,2±1,1	34,6±0	30,0±0,4	24,0±0,3	22,2±0,6	100±0	100±0
rk-25	220,6±1,2	229,5±3,6	189,0±1,2	200,1±3,8	31,6±0	29,4±0,4	24,3±0,4	20,9±0,2	99,6±0,1	99,4±0,6
rk-26	230,9±0,6	211,1±3,3	193,9±1,1	177,5±3,2	37,0±0,6	33,6±0,3	24,8±0,2	23,2±0,1	98,6±0,6	100±0
rk-27	231,4±0,2	239,4±2,0	196,7±0,6	206,4±1,5	34,7±0,5	33,1±0,5	23,5±0,5	21,5±0,3	99,7±0,1	100±0
rk-29	251,1±1,6	200,4±6,3	215,2±1,2	173,7±6,6	35,9±0,4	26,7±0,8	23,9±0,2	19,4±0,3	100±0	98,3±0,9
rk-30	228,5±2,6	239,1±3,0	195,8±2,8	206,0±2,8	32,6±0,4	33,1±0,2	25,6±0,7	23,2±0,3	98,8±0,3	99,6±0,2
rk-32	248,3±1,9	235,5±0,6	215,6±2,7	205,8±0,8	32,7±0,8	29,8±0,5	24,4±0,3	22,9±0,3	99,5±0,3	100±0
rk-33	258,1±2,1	236,7±2,0	224,1±2,1	206,0±1,7	34,0±0,3	30,7±0,3	24,1±0,3	21,8±0,4	98,3±0,9	99,9±0,1
Среднее	233,5±2,7	223,5±2,8	199,2±2,7	192,8±2,7	34,3±0,3	30,7±0,3	24,4±0,2	21,9±0,2	99,4±0,1	99,8±0,1
Контрольные формы										
F ₁	250,5±2,2		213,7±2,1		36,8±0,3		24,4±0,3		100±0	
F ₂	232,7±2,5		200,0±2,7		32,7±0,3		23,4±0,3		99,0±0,7	
B ₁	234,2±2,0		200,9±2,5		33,3±0,9		24,9±1,0		99,5±0,1	
B ₂	224,1±3,7		192,7±3,8		31,4±0,2		23,8±0,5		99,2±0,5	
Rf7	205,7±0,4		174,4±0,4		31,3±0,3		24,7±0,3		98,4±0,2	
Ky123	192,8±2,0		167,3±1,8		25,5±0,3		20,0±0,4		99,2±0,3	

Таблица А3 (окончание)

ДН- линия	Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г	
	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123
rk-1	165,4±0,7	153,8±1,2	44,2±0,4	41,9±0,4	19,5±0,1	14,5±0,1	22,2±0,7	21,3±0,8	131,6±6,2	117,0±4,2
rk-2	176,2±4,3	158,2±3,9	44,3±0,6	43,1±0,3	19,7±0,4	14,0±0	28,0±1,5	23,9±0,7	131,9±6,8	114,9±4,6
rk-3	169,0±2,4	165,2±2,2	42,9±0,4	42,5±0,6	18,5±0,4	13,9±0,3	23,9±0,1	22,1±0,6	119,3±6,8	120,6±4,7
rk-6	188,6±2,1	149,7±3,6	47,9±0,6	42,8±0,1	17,7±0,5	13,7±0,1	30,6±0,6	22,8±0,7	188,9±6,5	108,7±4,3
rk-7	181,9±6,5	173,4±1,4	46,6±0,9	42,7±0,3	21,7±0,5	14,3±0,3	32,4±1,9	26,1±0,1	158,4±10,8	129,3±4,4
rk-8	166,7±5,1	166,0±1,3	45,3±0,6	45,0±0,3	20,0±0,2	15,0±0,2	20,1±0,5	26,0±0,6	140,5±6,4	137,1±4,6
rk-9	169,5±1,9	157,2±2,8	44,4±0,3	43,2±0,3	18,4±0,4	13,8±0,2	18,5±0,3	17,9±0,7	140,5±7,0	121,6±4,4
rk-10	166,8±1,7	156,8±1,8	46,9±0,8	42,4±0,8	17,9±0,3	13,3±0,2	28,5±1,2	25,1±1,0	157,0±6,4	114,6±4,3
rk-11	176,4±4,0	148,3±3,3	47,5±0,4	43,5±0,2	18,7±0,4	13,3±0	28,8±1,2	24,0±0,9	158,4±6,4	111,0±4,4
rk-13	170,2±4,4	147,0±2,1	48,4±0,2	46,4±0	19,3±0,7	15,0±0,2	32,0±0,6	25,5±0,2	159,6±6,2	127,5±4,7
rk-14	178,7±3,4	153,1±4,4	45,7±0,1	42,5±1,0	17,4±0,3	13,8±0,5	31,0±0,6	21,8±1,0	154,0±6,2	113,4±4,6
rk-15	175,3±1,2	158,2±1,6	45,1±0	43,0±0,3	19,3±0,1	14,8±0,2	31,6±0,6	28,2±0,6	135,9±6,5	114,3±4,4
rk-16	166,4±6,8	151,9±1,9	44,3±0,5	43,8±0,2	17,7±0,2	14,7±0,4	20,5±1,0	21,6±0,8	132,4±6,6	122,1±4,2
rk-20	175,0±3,6	164,9±3,6	44,3±0,3	42,5±0,1	18,5±0	13,6±0,2	24,9±0,6	22,6±0,8	134,5±6,5	123,5±4,5
rk-21	173,3±0,6	162,2±2,9	49,5±0,1	47,0±0,1	21,1±0,3	14,5±0,5	29,6±0,4	29,0±0,4	164,2±6,5	140,4±4,3
rk-22	183,3±3,0	149,3±2,3	49,4±0,4	47,4±0,1	20,2±0,3	14,8±0,1	39,5±1,8	30,0±0,6	184,0±6,5	125,7±4,2
rk-25	157,7±1,5	147,0±1,1	47,6±0,4	44,1±0,7	21,4±0,4	15,0±0,5	26,0±0,5	24,6±0,8	144,0±6,2	115,2±4,4
rk-26	164,7±5,0	155,7±2,4	49,1±1,3	46,9±0,6	19,7±0,1	14,3±0,2	30,0±2,7	27,7±0,8	153,8±6,4	135,6±4,9
rk-27	167,2±0,9	164,6±1,7	44,9±0,4	44,4±0,2	20,1±0,1	14,8±0,2	28,4±1,0	28,0±0,2	129,1±6,2	126,9±4,2
rk-29	184,3±1,0	129,1±1,8	48,1±0,1	39,2±0,2	16,6±0,2	12,6±0,1	33,9±0,1	16,8±0,7	182,6±6,4	72,8±4,4
rk-30	156,2±4,4	176,3±3,0	46,9±0,6	50,0±0,4	20,2±0,5	15,0±0,2	29,4±0,9	40,5±1,3	120,7±6,4	166,0±4,7
rk-32	176,0±2,6	157,8±1,8	44,0±0,4	42,8±0,4	18,0±0,4	14,2±0,4	28,0±0,2	26,1±0,9	140,9±6,2	113,7±4,3
rk-33	176,6±2,5	162,4±2,8	46,4±0,6	44,1±0,4	19,1±0,1	13,6±0,3	34,0±1,2	28,1±0,6	152,3±6,2	125,9±4,3
Среднее	172,4±1,7	156,9±2,1	46,3±0,4	44,0±0,5	19,2±0,3	14,2±0,1	28,3±1,0	25,2±1,0	148,5±4,0	121,6±3,4
Контрольные формы										
F ₁	191,6±3,7		48,3±0,4		16,7±0,2		36,2±1,1		192,8±6,1	
F ₂	171,5±2,2		45,1±0,6		16,4±0,4		28,2±0,8		135,9±4,2	
B ₁	175,5±4,5		46,1±0,7		20,0±0,3		27,2±1,1		144,9±10,9	
B ₂	165,5±3,9		44,9±0,7		14,8±0,2		27,7±1,2		127,7±5,9	
Rf7	160,1±2,6		42,2±0,5		20,3±0,3		20,3±0,9		105,6±4,2	
Ky123	139,9±3,0		39,6±0,4		12,4±0,2		18,7±0,6		76,7±3,9	

Таблица А4. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия гк-0, тесткроссы (2014 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Высота растения, см		Длина стебля, см	
	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123
rk-5	73,2±1,1	74,0±0,1	75,5±1,2	75,4±0,1	2,3±0,1	1,4±0,2	205,2±0,2	200,6±3,4	171,8±0,8	170,3±3,8
rk-6	71,8±0,8	76,0±1,0	73,2±1,1	76,7±1,1	1,4±0,4	0,6±0,2	208,2±1,3	187,4±4,0	174,6±1,1	159,4±3,2
rk-31	74,0±1,0	73,4±0,7	78,1±1,6	76,0±1,7	4,2±0,6	2,6±0,9	208,9±0,5	202,8±8,7	174,3±0	171,6±8,2
rk-36	75,7±1,3	74,7±0,2	80,4±1,8	77,1±0	4,7±0,9	2,4±0,1	195,1±6,5	191,5±1,2	166,4±6,1	164,5±0,7
rk-37	72,6±0,4	74,4±0,3	75,4±0,1	77,4±0,4	2,8±0,5	3,0±0,1	213,6±3,5	192,3±2,3	181,0±3,6	164,2±3,5
rk-38	72,2±0	72,9±0,8	73,2±0,6	74,7±1,1	1,0±0,5	1,7±0,3	214,5±5,3	179,5±2,4	179,7±3,7	152,5±3,2
rk-39	73,1±0,8	74,9±0,9	76,3±0,7	76,9±1,2	3,2±0,1	2,0±0,6	204,0±2,4	201,4±4,2	171,4±1,6	173,4±3,9
rk-40	70,8±0,3	71,1±0,6	72,7±0,4	72,5±0,9	1,9±0,1	1,4±0,3	193,0±1,3	197,0±2,7	159,0±0,7	165,4±1,2
rk-41	73,6±0,6	73,3±0	76,5±1,8	74,8±0	2,9±1,1	1,5±0	205,0±3,3	210,4±6,6	170,3±1,3	181,7±5,9
rk-44	73,9±1,4	73,7±0,1	76,1±1,7	75,1±0,8	2,2±0,4	1,4±0,8	207,3±4	199,1±1,3	173,5±2,9	170,8±1,2
rk-45	72,4±0,9	72,1±0,8	76,0±0,7	73,9±1,4	3,6±0,3	1,8±0,6	197,0±3,3	174,1±8,9	164,4±3,5	147,4±8,5
rk-48	74,4±0,5	73,2±0,3	77,8±1,6	74,5±0,6	3,4±1,1	1,3±0,2	196,0±1,8	190,1±2,1	164,6±0,4	162,8±1,2
rk-49	71,8±0,3	73,6±0,1	74,6±0,5	75,7±0,5	2,8±0,2	2,2±0,4	200,9±0,2	199,2±5,7	167,3±0,5	170,4±5,0
rk-50	71,6±0,2	72,4±0,7	75,0±0,8	74,3±1,1	3,4±0,6	1,9±0,3	207,9±2,7	171,6±4,8	175,8±1,9	144,1±5,0
rk-51	72,2±0,1	70,9±1,3	73,8±0,5	72,0±1,4	1,6±0,4	1,1±0,1	195,2±2,3	196,2±3,5	163,2±1,8	166,3±2,5
rk-52	79,3±0,1	73,4±0,7	76,7±0,4	75,0±0,2	2,8±0,3	1,5±0,5	198,4±0,4	188,4±5,8	163,5±2,0	157,7±5,7
rk-53	71,8±0,3	70,9±1,1	75,2±0,6	72,3±1,9	3,4±0,3	1,4±0,8	196,0±1,1	192,9±4,8	164,1±1,2	162,8±4,7
rk-54	73,7±0,5	73,2±0,4	75,7±0,2	74,0±0,7	2,0±0,3	0,8±0,3	201,1±1,1	203,8±0,7	170,1±1,6	175,0±0,3
rk-56		74,5±0,5		77,1±0,8		2,6±0,3		191,0±7,1		164,6±5,3
rk-57	72,7±0,4	74,6±0,5	74,3±0,3	76,7±0,7	1,6±0,1	2,0±0,2	197,2±4,3	200,0±3,4	162,9±4,4	170,3±2,1
rk-59	72,7±1,5	73,5±1,3	74,5±2,1	74,9±1,4	1,7±1,0	1,5±0,1	209,0±7,5	185,1±4,0	175,0±7,1	157,8±3,3
Среднее	72,9±0,3	73,4±0,3	75,5±0,4	75,1±0,3	2,6±0,2	1,7±0,1	202,7±1,5	193,1±2,1	169,6±1,4	164,4±2,0
Контрольные формы										
F ₁	72,2±0,7		73,9±0,8		1,7±0,3		216,7±1,2		182,2±1,0	
F ₂	74,2±0,8		77,0±1,2		2,9±0,4		197,3±3,4		166,2±2,6	
B ₁	73,2±0,6		75,7±0,9		2,5±0,4		195,9±3,1		161,7±2,9	
B ₂	74,3±0,4		77,0±0,9		2,6±0,6		188,7±4,9		159,3±4,8	
Rf7	75,4±0,4		79,0±0,5		3,5±0,2		188,0±1,3		157,2±1,1	
Ky123	74,1±0,2		76,2±0,6		2,1±0,4		163,3±2,2		139,5±2,2	

Таблица А4 (продолжение)

ДН- линия	Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм		Озерненность, %		Длина початка, мм		Диаметр початка, мм	
	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123
rk-5	33,4±0,6	30,3±0,4	20,1±0,7	18,6±0,4	99,4±0,6	99,5±0,5	158,2±0,1	148,1±4,2	42,6±0,7	40,3±0,2
rk-6	33,7±0,4	28,0±0,9	21,4±0,4	17,9±0,4	99,8±0,2	100±0	172,9±2,8	137,0±4,6	44,6±0,5	39,4±0,2
rk-31	34,6±0,5	31,2±0,5	21,2±0,8	20,1±0,2	98,6±0,4	99,6±0,4	164,8±2,1	164,7±3,9	44,2±0	42,4±0,3
rk-36	28,7±1,6	27,0±0,5	22,3±1,4	19,6±0,4	99,0±1,6	97,8±1,0	135,5±11,8	144,6±7,6	40,4±1,3	39,5±1,0
rk-37	32,6±0,1	28,1±1,3	21,2±0,3	19,2±0,9	99,9±0,1	95,0±2,5	164,9±1,9	154,9±1,7	44,0±0	41,3±0,2
rk-38	34,8±1,6	26,9±0,8	21,8±0,8	16,6±0,7	100±0	99,9±0,1	164,9±6,1	126,6±7,0	46,0±0,7	38,9±0,7
rk-39	32,6±0,8	28,0±1,0	21,5±0,5	18,7±0,9	99,9±0,1	99,2±1,0	148,1±3,2	148,6±7,3	42,9±0,1	41,2±0,7
rk-40	34,0±0,6	31,6±1,6	21,0±0,6	19,4±0	99,9±0,1	99,9±0	149,9±11,1	159,9±2,0	46,2±0,5	43,8±0,8
rk-41	34,5±1,1	28,7±0,7	22,6±0,9	19,6±0,5	98,1±1,1	99,4±0,4	148,8±7,9	163,7±3,6	44,0±0,8	41,7±0,1
rk-44	33,8±1,0	28,4±0,2	21,3±0,7	19,6±1,2	99,6±0,4	100±0	150,6±8,1	152,4±3,4	42,3±0,4	39,1±0,8
rk-45	32,6±0,2	26,7±0,4	19,4±1,5	16,9±0,1	100±0	99,7±0,3	165,2±3,9	127,7±2,5	43,5±0,1	40,1±0,1
rk-48	31,5±1,3	27,3±0,9	19,6±1,6	18,1±0,2	93,5±1,9	100±0	152,0±2,1	150,9±6,0	40,7±1,3	41,0±0,5
rk-49	33,6±0,3	28,8±0,7	22,5±0,2	19,1±0,9	99,3±0,7	98,1±1,9	124,6±5,5	136,7±4,8	47,7±0	41,3±1,4
rk-50	32,2±0,8	27,5±0,2	19,9±0,5	18,0±0,5	99,8±0,2	99,7±0,3	150,5±2,7	131,5±6,5	45,2±0,4	40,8±0,6
rk-51	32,0±0,5	29,9±0,9	19,9±0,1	17,7±0	99,9±0,1	100±0	150,3±2,9	156,7±1,9	43,6±0,9	43,5±0,2
rk-52	34,9±1,6	30,7±0,1	20,2±0,1	20,4±0,1	98,9±0,1	100±0	171,2±9,6	165,1±0,8	45,3±0,3	43,0±0,2
rk-53	31,9±0,1	30,1±0,1	20,8±0,8	20,4±0,6	98,9±0,6	100±0	130,9±2,3	150,6±2,7	43,1±0,5	43,9±0,6
rk-54	31,0±0,5	28,8±0,4	20,6±0,5	20,4±0	99,9±0,1	100±0	149,2±0,9	160,9±2,7	45,6±0,3	44,2±0,7
rk-56		26,4±1,9		16,8±0,9		98,0±1,4		141,3±5,1		38,4±0,8
rk-57	34,3±0,1	29,7±1,3	21,8±1,2	18,9±0,7	100±0	99,3±0,3	161,3±3,4	157,4±7,2	44,0±0,9	38,7±0,9
rk-59	34,0±1,9	27,5±0,8	23,5±1,7	17,6±0,2	100±0	99,9±0,1	135,9±14,0	138,0±3,7	44,0±1,5	39,5±0,8
Среднее	33,0±0,3	28,6±0,3	21,1±0,2	18,7±0,3	99,2±0,3	99,3±0,3	152,5±3,0	148,4±2,6	44,0±0,4	41,1±0,4
Контрольные формы										
F ₁	34,5±0,4		21,8±0,3		100±0		178,1±3,9		45,7±0,2	
F ₂	31,2±0,7		20,3±1,0		99,7±0,2		150,4±3,8		44,1±0,5	
B ₁	34,1±0,7		22,0±0,7		99,7±0,8		162,8±5,5		44,3±0,6	
B ₂	30,0±0,7		19,0±0,7		98,2±1,1		150,0±5,6		42,4±0,8	
Rf7	30,8±0,3		20,5±0,3		97,2±0,9		132,1±4,5		40,4±0,4	
Ky123	24,0±0,5		16,2±0,4		98,8±0,3		114,2±3,7		35,4±0,3	

Таблица А4 (окончание)

ДН- линия	Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г		Вес зерна с про- чих початков, г		Общая продуктивность, г	
	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123
rk-5	18,2±0,9	13,9±0,1	19,0±0,7	18,6±0,2	118,4±6,0	96,7±6,8	3,3±3,3	2,8±2,8	121,6±6,8	99,4±9,7
rk-6	17,9±0,1	13,9±0,7	29,7±1,4	19,5±3,1	127,0±4,7	73,9±6,6	3,3±2,0	0±0	130,3±4,8	73,9±6,6
rk-31	19,1±0,2	14,4±0,4	26,6±0,2	26,5±1,4	108,5±5,8	105,3±6,6	0±0	3,4±0,6	108,5±5,8	108,7±6,9
rk-36	19,3±0,9	13,6±0,1	18,2±3,8	22,6±2,6	65,2±13,4	74,1±7,5	0±0	9,6±2,6	65,2±13,4	83,7±8,9
rk-37	17,9±0,8	13,0±0,3	27,3±0,3	24,0±1,0	120,0±6,0	89,1±6,8	8,0±1,9	0,9±0,3	128,0±6,1	90,0±6,8
rk-38	19,5±0,5	14,3±0,3	28,0±2,4	14,5±1,5	130,0±6,0	58,8±5,6	2,3±0,1	0±0	132,3±6,3	58,8±5,6
rk-39	19,4±0,6	14,2±0,6	24,2±1,2	24,3±2,3	91,9±8,2	92,0±7,9	6,2±6,2	0±0	98,1±8,6	92,6±7,9
rk-40	21,9±0,1	16,1±0,1	28,3±2,2	30,3±1,7	110,2±6,4	119,9±6,1	1,3±1,3	12,9±0,2	111,5±6,4	132,8±6,4
rk-41	16,9±0,6	14,0±0	26,4±2,5	25,0±1,2	107,2±8,8	103,0±7,1	50,0±6,4	24,8±2,0	155,8±12,4	127,8±5,0
rk-44	17,9±0,3	13,7±0,3	17,7±0,2	17,7±1,4	109,2±6,7	92,1±7,1	20,6±18,4	1,5±1,5	129,8±8,5	93,6±7,3
rk-45	19,0±0,5	14,7±0,2	25,1±0,6	16,0±0,4	123,7±6,0	69,9±6,1	10,6±3,3	6,5±4,4	134,2±7,0	76,4±5,5
rk-48	18,4±1,2	14,0±0,3	24,8±3,3	24,3±1,9	89,6±6,2	102,5±6,8	4,2±4,2	0±0	93,8±6,6	102,5±6,8
rk-49	20,1±0,5	15,4±0,1	26,9±1,0	21,0±0,3	101,3±6,2	84,3±6,8	0±0	0±0	101,3±6,2	84,3±6,8
rk-50	19,4±0,1	13,7±0,1	20,6±2,4	16,9±2,9	109,1±5,5	78,6±5,6	3,6±3,6	0±0	112,7±6,1	78,6±5,6
rk-51	18,5±1,0	13,9±0,1	21,5±0,5	25,6±1,3	114,6±6,0	119,2±6,3	4,6±4,6	0,4±0,4	119,3±6,4	119,6±6,3
rk-52	20,0±0,5	15,3±0,1	30,0±3,7	24,1±0,4	119,0±7,0	106,3±6,8	4,9±4,9	14,6±6,0	123,9±7,6	120,9±8,0
rk-53	18,5±0,2	14,0±0,8	20,8±0,7	25,7±1,5	89,6±6,7	112,0±5,9	0±0	5,9±4,8	89,6±6,7	117,9±6,9
rk-54	18,7±0,3	13,1±0,9	26,7±0,1	32,6±2,9	116,6±6,7	118,6±5,9	0±0	1,7±0,9	116,6±6,7	120,2±5,9
rk-56		13,1±0,4		16,3±1,1		72,8±5,9		1,8±1,8		74,5±5,7
rk-57	17,5±0,2	13,4±0,6	28,8±1,3	27,3±2,7	119,7±6,7	82,2±6,8	7,3±7,3	4,2±4,2	126,9±6,7	86,4±7,2
rk-59	18,0±1,1	13,1±0,7	26,6±4,5	18,5±1,2	90,9±16,4	79,4±6,1	50,5±10,5	0,9±0,9	141,4±19,0	80,3±6,1
Среднее	18,8±0,2	14,0±0,2	24,9±0,9	22,5±1,1	108,1±3,6	91,9±3,9	9,0±3,3	4,4±1,4	117,0±4,6	96,3±4,5
Контрольные формы										
F ₁	16,8±0,2		34,3±1,0		144,3±4,1		6,9±3,1		151,0±3,9	
F ₂	17,7±0,4		24,6±1,4		109,5±5,1		1,8±1,1		111,4±5,3	
B ₁	18,3±0,4		27,8±1,8		108,8±6,5		1,6±4,6		110,8±6,7	
B ₂	15,1±0,3		23,6±2,3		94,3±9,0		7,2±5,0		101,5±11,1	
Rf7	19,4±0,4		16,5±0,8		72,6±3,4		0,1±0,1		72,8±3,4	
Ky123	12,1±0,1		11,9±0,9		45,2±2,8		0,7±0,7		45,9±2,9	

Таблица А5. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, серия гк-0, тесткроссы (2016 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123
rk-1	75,1±0,3	76,6±0,1	77,0±0,2	78,5±0	1,9±0,1	1,9±0,1	37,2±1,8	40,6±0,1	114,2±1,6	119,1±0,1
rk-2	73,2±0	76,0±1,4	75,3±0,3	77,4±0,9	2,1±0,3	1,4±0,4	36,7±0,1	39,8±2,2	112,0±0,1	117,3±3,4
rk-3	71,5±0,1	73,3±0,3	73,4±0	75,8±0,2	1,9±0,1	2,5±0,3	38,0±1,0	40,4±0,2	111,4±1,0	116,2±0
rk-5	73,5±0,6	74,7±1,3	75,6±0,4	76,1±1,1	2,1±0,3	1,4±0,5	37,5±0,4	42,7±1,7	113,1±0,6	118,8±2,2
rk-6	71,0±0,8	76,4±1,3	72,4±0,9	76,9±1,3	1,4±0,5	0,5±0,7	38,6±1,8	42,7±2,6	111,0±2,1	119,6±3,1
rk-7	72,8±1,0	74,3±1,0	74,9±1,1	76,2±1,1	2,1±0,5	1,9±0,5	35,6±2,1	37,7±2,1	110,5±2,5	113,9±2,5
rk-9	74,0±0,7	75,5±0,7	75,3±0,3	77,4±1,1	1,3±0,5	1,9±0,4	38,1±0,3	33,8±1,0	113,4±0,8	111,3±0,1
rk-11	78,9±1,0	77,9±0,9	82,9±1,1	82,5±0,9	3,9±0,5	4,6±0,5	45,2±2,1	46,6±1,9	128,1±2,5	129,1±2,2
rk-13	74,1±0,7	74,1±0,7	76,3±0,8	78,6±0,3	2,3±0,3	4,5±0,3	37,6±1,1	36,2±1,0	113,9±2,5	114,8±1,3
rk-15	73,6±1,1	75,1±0,9	74,9±1,1	78,1±1,0	1,2±0,5	3,0±0,4	40,2±2,2	42,4±1,9	115,1±2,6	120,4±2,3
rk-16	75,5±2,2	75,3±1,1	78,2±2,2	77,6±0,8	2,7±0	2,3±0,3	38,8±2,4	38,5±2,4	117,0±2,8	116,1±2,8
rk-22	77,4±0,8	75,0±1,0	79,0±0,9	77,4±1,1	1,6±0,5	2,4±0,5	42,8±1,8	45,2±2,1	121,9±2,1	122,6±2,5
rk-25	73,3±0,7	76,0±0	75,7±1,1	79,2±0,9	2,4±0,6	3,2±0,5	35,1±2,3	39,6±1,9	110,8±2,7	118,8±2,2
rk-26	73,8±1,1		76,2±1,2		2,3±0,6		37,0±2,4		113,2±2,8	
rk-27	74,7±0	74,9±1,9	75,7±0,7	75,9±2,3	1,0±0,7	1,0±0,3	34,4±0,9	38,9±0,6	110,1±1,6	114,8±2,8
rk-29	72,7±0,7	76,3±0,8	74,9±1,3	79,6±0,9	2,1±0,7	3,4±0,4	47,0±2,0	33,6±2,9	121,9±1,6	113,3±3,5
rk-30	72,5±1,2	72,7±0,7	74,7±1,3	74,9±0,8	2,2±0,6	2,2±0,4	37,3±2,6	41,6±1,6	112,0±3,0	116,5±1,8
rk-31	74,6±0,1	73,8±1,4	78,0±0,6	77,7±0,7	3,4±0,4	3,9±0,7	35,1±0,4	34,8±2,4	113,1±0,3	112,5±3,1
rk-32	75,1±0,8		77,0±0,9		1,9±0,4		43,0±1,7		120,0±2,0	
rk-33	75,5±0,5	74,0±0,7	77,0±0,2	76,4±0,1	1,5±0,3	2,4±0,6	47,5±2,2	41,7±2,4	124,5±2,6	118,1±2,9
rk-36	76,3±1,7	77,4±0,8	80,3±0,7	79,2±0,4	4,0±1,0	1,8±0,5	40,2±2,2	40,1±3,8	120,5±2,8	119,3±4,2
rk-38	74,1±0,9	74,3±0,3	75,1±0,3	75,3±0,4	1,0±0,6	1,0±0,2	38,5±1,7	33,8±1,4	113,6±2,0	109,2±1,9
rk-40	72,6±0,4	71,3±0,1	75,4±0,5	73,6±0,3	2,8±0,3	2,3±0,3	39,2±5,0	41,6±3,6	114,6±5,2	115,2±3,3
rk-41	74,5±0,1	76,6±0,9	79,2±0,6	80,4±1,1	4,8±0,4	3,8±0,4	41,7±0,1	38,2±0,3	121,0±0,6	118,6±0,8
rk-44	76,3±0,5	77,8±0,1	77,7±0	79,8±0,3	1,4±0,4	2,1±0,7	40,5±2,8	41,7±1,5	118,2±2,8	121,6±1,2
rk-45	74,9±1,7	74,6±0,2	78,8±1,7	77,9±0,3	3,9±0,1	3,4±0,2	37,5±1,1	39,4±0,1	116,3±4,0	117,3±0,5
rk-48	72,9±1,1	74,1±0,8	75,8±1,3	76,7±0,8	2,8±0,6	2,5±0,4	37,3±2,6	38,3±1,6	113,0±3,0	115,0±1,8
rk-49	73,5±0,8	76,4±0,4	76,1±0,4	80,4±0,9	2,6±0,4	4,0±0,5	36,2±0,7	41,3±0,9	112,3±0,3	121,7±0
rk-51	74,0±0,5	74,1±0,4	76,0±0,3	76,1±0,8	2,0±0,8	2,0±1,3	37,4±0,8	41,8±3,0	113,4±0,4	117,9±2,2
rk-53	72,5±0,5	71,6±1,0	75,6±0,4	74,3±1,3	3,1±0,1	2,7±0,3	38,7±1,3	38,8±0,6	114,3±0,9	113,1±1,8
rk-54	73,6±0,9	74,9±0,5	75,6±1,2	78,4±0,2	2,1±0,3	3,6±0,2	39,8±0,2	43,4±0,1	115,5±1,1	121,8±0,4
rk-56	75,6±0,9	77,3±0,8	77,8±0,2	80,6±0,4	2,3±0,8	3,4±0,4	37,3±0,3	37,0±0,6,0	115,2±0,5	117,7±0
rk-57	74,2±0,6	75,9±1,1	75,7±0,3	78,9±0,5	1,5±0,3	3,0±0,6	39,9±2,5	44,3±0,1	115,6±2,8	123,2±1,1
rk-58		74,7±0,7		77,8±1,0		3,2±0,4		36,3±1,3		114,2±2,4
Среднее	74,2±0,3	75,1±0,3	76,5±0,4	77,7±0,4	2,3±0,2	2,6±0,2	39,0±0,6	39,8±0,6	115,5±0,8	117,5±0,7
Контрольные формы										
F ₁	72,2±0,5		74,1±0,7		1,9±0,3		41,8±1,3		115,9±0,8	
Rf7	75,0±0,4		77,6±0,4		2,6±0,5		32,3±1,4		110,0±1,2	
Ку123	76,6±0,5		78,9±0,6		2,4±0,3		34,7±1,3		113,5±2,1	

Таблица А5 (продолжение)

ДН- линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм	
	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123
rk-1	202,2±1,6	195,4±1,6	165,7±1,5	160,8±0,5	36,5±0,1	34,6±1,1	22,4±0,2	21,6±0,4
rk-2	193,0±1,6	185,9±3,3	154,9±1,3	151,8±2,2	38,1±0,3	34,1±1,1	22,3±0,1	20,7±0,7
rk-3	196,4±3,8	180,3±0,9	161,6±2,6	150,1±0,3	34,8±1,2	30,3±0,1	22,3±2,5	18,7±0,7
rk-5	205,6±0,3	199,7±2,7	169,3±0,4	169,2±2,2	36,3±0,1	30,5±0,6	20,8±0,4	19,1±0,6
rk-6	210,7±4,0	187,9±6,0	174,5±4,0	154,4±6,0	36,1±0,7	33,5±1,0	21,1±0,8	21,2±1,2
rk-7	203,6±4,9	191,3±4,9	163,1±4,9	154,6±4,9	40,4±0,8	36,7±0,8	23,7±1,0	19,6±1,0
rk-9	197,5±2,5	181,2±2,5	159,6±2,4	148,7±2,9	37,9±0,1	32,5±0,3	23,1±1,6	17,4±0,6
rk-11	201,6±5,1	194,1±4,5	162,6±5,1	163,7±4,5	39,0±0,8	30,4±0,7	22,6±1,0	18,7±0,8
rk-13	211,5±3,7	181,2±6,1	175,4±3,7	151,5±6,1	36,1±0,1	29,8±1,4	22,5±0,8	18,7±1,1
rk-15	191,7±14,5	187,1±6,7	155,6±15,9	155,4±6,4	36,1±0,9	31,7±0,3	21,5±0,9	19,9±0,1
rk-16	189,3±4,6	181,7±4,7	152,9±5,3	149,6±4,9	36,3±0,7	32,1±0,3	21,5±0,8	20,4±0,6
rk-22	208,4±4,1	203,8±4,9	170,1±3,9	170,9±4,1	38,3±0,3	32,9±1,1	21,1±0,1	19,2±0,4
rk-25	191,6±5,4	181,8±4,2	157,7±5,4	151,4±4,2	33,9±1,3	30,4±0,6	22,3±0,7	18,8±0,2
rk-26	195,0±6,2		153,8±6,2		41,2±0,9		22,5±1,2	
rk-27	195,0±0,7	197,9±0,4	157,1±0,4	162,3±0,4	37,9±1,1	35,7±0	22,8±0,5	20,0±0,3
rk-29	224,9±4,0	171,9±1,8	184,7±3,6	143,0±2,0	40,1±0,7	28,9±0,6	24,1±0,8	18,5±0,8
rk-30	193,0±5,7	203,8±3,8	155,2±5,7	167,8±3,8	37,8±0,9	36,0±0,6	23,8±1,1	22,8±0,8
rk-31	204,1±2,8	203,0±3,4	164,9±2,2	166,1±4,1	39,2±0,4	36,9±0,7	24,0±1,0	23,1±0,5
rk-32	204,8±4,4		166,6±4,4		38,3±0,6		23,5±0,9	
rk-33	211,3±0,5	201,0±0,3	172,0±0,5	167,8±0,3	39,3±0	33,2±0,5	23,8±0,4	20,1±2,4
rk-36	182,9±2,7	183,4±0,6	146,8±2,5	151,0±0,7	36,1±0,3	32,5±0,1	23,5±0,5	20,8±0,2
rk-38	208,9±6,6	184,6±6,3	167,3±6,1	151,3±5,6	41,7±0,5	33,3±0,3	22,7±0,3	18,7±0,7
rk-40	193,6±6,2	199,3±4,8	156,0±5,2	165,6±4,5	37,6±0,9	33,7±0,5	21,1±0,1	19,3±0,1
rk-41	199,6±4,1	200,7±4,0	161,0±3,4	168,8±4,1	38,5±0,7	31,9±0,3	23,2±0,8	21,7±0,1
rk-44	202,4±2,5	190,4±3,2	165,8±5,0	160,4±3,6	36,6±2,2	30,1±0,4	22,2±1,3	20,2±1,7
rk-45	190,2±8,7	180,8±2,7	149,2±8,1	148,3±1,3	40,9±0,7	32,6±1,4	22,0±1,2	19,2±0,4
rk-48	194,8±6,0	184,4±3,6	156,8±6,0	152,3±3,6	38,0±1,0	32,1±0,6	23,3±1,2	19,2±0,7
rk-49	201,9±1,3	188,1±0,4	162,7±1,5	154,6±0,4	39,2±0,2	33,5±0,8	21,3±0,3	19,3±1,8
rk-51	194,4±1,3	188,7±3,3	158,8±2,7	157,3±2,6	35,6±1,4	31,4±0,7	19,5±0	17,8±1,3
rk-53	205,5±7,3	191,4±8,4	168,4±7,6	157,7±8,3	37,1±0,3	33,7±0,1	23,2±0,6	19,7±0,2
rk-54	198,9±2,5	197,1±5,3	163,3±3,3	164,1±5,3	35,5±0,9	33,0±0	21,7±0,2	20,0±0,2
rk-56	196,2±2,2	192,7±2,9	161,1±1,5	161,5±2,0	35,0±0,6	31,2±1,0	21,2±1,5	18,8±0,2
rk-57	194,6±1,6	194,7±2,2	156,5±1,1	162,3±2,0	38,1±0,5	32,4±0,4	21,2±0,6	19,4±0,8
rk-58		182,2±3,0		153,5±3,3		28,7±0,3		17,8±0,6
Среднее	199,8±1,5	190,2±1,5	162,2±1,4	157,7±1,3	37,7±0,3	32,5±0,4	22,4±0,2	19,7±0,2
Контрольные формы								
F ₁	212,6±5,1		174,5±4,9		38,1±0,5		22,4±0,9	
Rf7	180,3±0,8		145,5±1,0		34,5±0,5		23,5±0,8	
Ky123	165,5±2,0		137,7±1,8		27,8±0,5		17,5±0,2	

Таблица А5 (продолжение)

ДН- линия	Озерненность, %		Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен	
	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123	ДН×Rf7	ДН× Ky123
rk-1	99,7±0,1	100±0	161,8±6,4	160,0±1,3	43,8±0,6	42,9±0,4	18,6±0,2	15,8±0,8
rk-2	98,8±0,8	99,8±0,2	163,3±6,9	163,0±1,0	43,9±0,3	43,1±0,9	18,0±0,8	14,5±1,1
rk-3	99,9±0,1	99,8±0,2	164,5±8,5	164,4±7,0	43,1±0,1	44,1±0,1	17,4±0,2	14,6±0,2
rk-5	99,9±0,1	100±0	159,1±3,6	152,1±1,3	45,6±0,2	43,2±0,7	19,3±0,2	13,8±0,2
rk-6	100±0	100±0	177,1±5,0	169,8±9,6	46,6±0,8	44,5±1,5	18,7±0,4	14,1±0,6
rk-7	100±0	99,8±0,2	163,4±6,9	161,9±6,9	44,3±1,0	42,0±1,0	18,5±0,5	15,5±0,5
rk-9	100±0	100±0	157,6±10,2	141,4±1,2	45,2±0,5	42,6±1,1	17,7±0,7	14,3±0,3
rk-11	99,0±1,0	98,0±2,0	164,3±7,9	144,0±5,9	46,7±1,3	42,2±0,9	16,8±0,5	12,6±0,4
rk-13	97,1±2,9	97,9±1,9	169,2±3,4	139,0±3,0	49,0±1,0	43,7±0,3	19,7±0,3	14,0±0,3
rk-15	99,7±0,3	99,3±0,7	155,3±4,8	159,1±4,5	46,7±1,1	43,9±0,9	18,6±0,1	15,1±0,3
rk-16	99,9±0,1	99,6±0,4	171,6±7,0	159,8±7,0	45,1±1,0	42,6±1,0	18,4±0,4	14,3±0,5
rk-22	100±0	99,9±0,1	157,1±0,1	157,8±7,2	47,8±2,6	47,6±0	17,9±0,4	14,3±0,3
rk-25	100±0	96,1±2,3	164,1±8,0	154,6±5,9	43,7±1,2	42,3±0,9	19,0±0,6	15,1±0,4
rk-26	100±0		172,0±8,3		50,3±1,1		17,7±0,5	
rk-27	99,7±0,3	100±0	164,0±1,3	169,3±6,1	45,0±0,3	43,7±0,7	19,8±0,2	16,3±0,3
rk-29	99,7±0,3	89,4±7,0	185,1±7,9	119,5±7,5	48,1±0,8	36,4±1,3	18,0±1,0	12,5±0,3
rk-30	97,8±1,6	99,4±0,3	167,7±8,5	170,0±5,1	47,5±1,3	48,1±0,8	18,5±0,6	14,9±0,3
rk-31	99,0±0,5	98,0±1,4	169,9±9,1	161,2±0,6	45,3±1,8	41,7±0,3	18,8±0,2	13,8±0,2
rk-32	100±0		170,8±6,2		47,1±0,8		19,0±0,3	
rk-33	94,5±4,9	100±0	146,3±7,2	158,8±7,9	46,9±1,1	42,1±1,2	18,9±0,5	13,9±0,6
rk-36	87,6±7,4	99,4±0,3	140,4±7,8	133,3±6,2	45,0±1,2	41,7±0,9	18,2±0,2	14,2±0,6
rk-38	100±0	96,9±3,1	153,8±8,9	152,1±1,1	46,6±1,1	40,5±0,3	19,7±0,3	14,4±0
rk-40	99,0±1,0	99,9±0,1	154,1±8,5	159,8±6,0	45,4±0,1	45,0±0,6	19,1±0,1	15,8±0,8
rk-41	91,3±1,1	96,2±0,5	160,9±0,9	162,1±2,4	44,3±0,3	43,8±0,2	17,7±0,3	14,7±0
rk-44	100±0	97,5±1,3	154,6±5,1	149,9±0,5	43,8±0,7	41,7±1,3	17,8±0,2	14,2±0,2
rk-45	100±0	99,4±0,6	166,1±1,6	149,8±5,5	46,0±1,0	41,6±0,8	19,8±0,2	15,0±0
rk-48	100±0	99,9±0,1	157,5±7,9	152,4±5,3	45,0±1,3	41,4±0,8	19,0±1,0	14,0±0
rk-49	98,1±1,9	98,0±1,6	163,8±1,0	148,3±5,8	48,2±1,8	44,3±0	19,8±0,2	15,2±0,5
rk-51	97,7±1,2	99,9±0,1	151,8±2,4	166,0±2,3	43,5±0,2	45,0±0,3	17,3±0,3	14,4±0,1
rk-53	98,1±0,5	99,9±0,1	161,2±0,2	149,1±5,9	45,0±1,8	45,0±0,6	18,5±0,5	14,2±0,5
rk-54	99,5±0,3	97,4±2,4	166,3±5,7	157,4±13,4	47,4±0,2	45,3±0,5	18,7±0,3	14,2±0,6
rk-56	98,3±0	99,0±1,0	156,2±1,8	154,5±8,2	42,0±0,2	42,3±1,3	18,0±0,4	14,6±0,6
rk-57	100±0	91,4±7,6	160,9±6,3	151,9±14,7	44,1±0,9	40,0±0,2	16,7±0,3	13,6±0,4
rk-58		96,5±1,2		145,0±0,6		42,0±0,8		14,0±0
Среднее	98,6±0,5	98,4±0,4	162,2±1,5	154,3±1,9	45,7±0,3	43,0±0,4	18,5±0,1	14,4±0,
Контрольные формы								
F ₁	99,7±0,2		181,3±2,2		48,0±0,6		16,9±0,4	
Rf7	99,6±0,4		144,7±2,4		43,4±0,3		20,4±0,4	
Ky123	97,2±1,2		116,3±0,8		37,5±1,3		12,9±0,3	

Таблица А5 (окончание)

ДН- линия	Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г		Вес зерна с прочих початков, г		Общая продуктивность, г	
	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123	ДН×Rf7	ДН× Ку123
rk-1	25,0±0,6	25,5±0,3	133,8±7,7	125,3±7,4	12,9±7,9	12,4±9,4	146,7±7,7	137,6±7,4
rk-2	28,5±0,9	28,4±1,8	133,8±8,1	124,1±6,7	27,8±0,6	28,9±7,9	161,6±5,8	153,0±8,2
rk-3	26,8±1,8	26,7±1,3	133,2±8,6	124,5±7,4	0±0	8,9±4,5	133,2±8,6	133,4±9,0
rk-5	22,5±0,2	22,7±0,9	147,7±5,6	121,2±5,0	2,6±1,9	3,4±2,4	150,3±5,6	124,6±5,4
rk-6	29,7±1,3	28,6±2,5	166,3±7,3	136,1±12,2	10,4±8,6	0±0	176,7±9,4	144,2±12,2
rk-7	32,0±1,7	27,9±1,7	150,2±9,1	112,6±8,0	20,3±8,8	21,2±8,8	170,4±12,4	133,8±12,4
rk-9	20,0±1,7	18,6±0,4	147,8±8,1	120,7±8,0	45,8±22,6	10,1±10,1	193,5±11,2	130,8±7,2
rk-11	32,3±1,9	28,0±1,4	148,1±12,1	87,2±8,0	0±0	7,8±2,5	148,1±12,1	95,0±8,7
rk-13	38,3±1,3	25,0±1,9	160,9±7,7	116,1±12,2	0,1±0,1	0±0	161,0±7,7	116,1±12,0
rk-15	36,9±0,1	32,9±1,5	133,4±9,9	116,1±7,4	15,5±9,2	10,8±8,0	148,9±11,0	126,8±8,3
rk-16	27,0±1,7	25,1±1,7	157,4±9,1	128,2±8,0	0±0	3,3±3,3	157,4±9,1	131,5±8,4
rk-22	37,0±1,5	34,7±0,1	149,4±8,6	140,9±8,0	0,4±0,4	37,0±10,2	149,8±8,6	177,9±12,3
rk-25	27,8±1,9	27,1±1,4	138,2±10,8	98,6±7,0	8,9±8,9	15,2±7,5	147,1±11,3	113,9±9,6
rk-26	34,8±1,8		169,7±9,9		0±0		169,7±9,9	
rk-27	31,7±0,7	31,6±1,4	143,3±8,1	133,9±7,4	11,3±11,3	18,0±18,0	154,6±9,3	151,9±11,5
rk-29	38,1±2,3	15,1±2,4	187,3±9,1	48,4±7,4	19,4±11,0	5,5±5,5	206,7±11,9	53,9±7,4
rk-30	37,7±2,1	38,8±1,3	149,0±12,1	145,4±6,4	0±0	23,0±10,0	149,0±12,1	168,4±9,3
rk-31	28,0±2,5	26,6±2,2	135,0±8,6	100,6±6,7	0±0	0,4±0,4	135,0±8,6	101,0±6,7
rk-32	35,4±1,4		168,2±8,1		0,1±0,1		168,4±8,1	
rk-33	35,3±1,8	27,7±2,0	132,1±9,9	113,8±9,4	0,3±0,3	22,6±11,0	132,4±9,9	136,4±10,5
rk-36	25,9±1,9	24,7±1,5	102,2±12,1	83,2±7,0	3,0±3,0	41,8±7,8	105,2±12,2	125,0±10,4
rk-38	30,6±0,4	21,1±0,6	149,0±7,3	84,13±7,4	9,6±9,6	5,5±5,5	158,6±6,2	89,6±7,1
rk-40	30,0±2,2	34,4±1,5	139,1±12,1	137,2±7,4	8,6±5,3	26,3±16,3	147,8±13,6	163,6±11,0
rk-41	29,6±0,4	28,1±0,1	123,0±7,7	111,3±8,6	2,9±0,1	48,2±2,2	125,9±7,8	159,5±6,5
rk-44	20,5±0,5	20,5±0,5	132,0±7,7	97,9±8,0	39,0±9,0	17,0±13,0	171,0±9,2	114,9±12,9
rk-45	32,0±1,4	23,9±2,9	148,2±9,1	107,3±7,0	20,2±8,8	23,8±7,8	168,4±12,5	131,1±11,0
rk-48	27,0±1,9	26,1±1,3	145,5±12,1	109,1±6,4	0±0	29,9±2,3	145,5±12,2	139,0±9,3
rk-49	38,2±1,8	29,0±1,6	151,1±8,6	112,3±6,7	0±0	8,6±8,6	151,1±8,6	120,9±6,9
rk-51	24,6±0,4	27,0±0,5	128,9±7,0	145,5±6,7	3,3±3,3	11,0±11,0	132,3±7,4	156,5±7,7
rk-53	30,1±0,9	29,5±1,7	136,1±8,1	119,9±6,4	0±0	11,6±6,8	136,1±8,1	131,5±7,7
rk-54	35,4±0,8	35,8±2,4	149,2±7,7	124,8±6,4	2,0±2,0	25,1±10,9	151,2±7,6	149,9±8,5
rk-56	23,7±1,3	25,0±0,7	106,5±7,7	101,3±8,6	16,8±16,8	36,8±19,5	123,3±9,0	138,2±11,8
rk-57	31,5±0,1	28,7±1,9	139,9±7,7	83,1±1,3	7,8±1,6	2,6±2,6	147,7±7,1	85,7±1,7
rk-58		21,0±1,2		85,6±7,0		6,2±6,2		91,8±8,4
Среднее	30,4±0,9	27,1±0,9	143,5±7,7	112,4±3,8	8,8±2,0	16,6±2,2	152,3±7,9	129,0±4,7
Контрольные формы								
F ₁	38,0±0,6		178,3±5,5		23,3±5,6		201,7±8,6	
Rf7	20,3±0,6		110,8±4,0		2,2±1,3		113,0±4,2	
Ку123	14,7±1,9		53,6±6,0		1,8±1,8		55,4±6,1	

Таблица А6. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия rk-100, тесткроссы (2013 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-101	68,2±0,2	63,9±1,6	70,0±0	65,5±1,7	1,8±0,2	1,6±0,1	39,4±0,6	45,3±0,4	109,4±0,6	110,8±2,1
rk-103	68,0±2,2	67,6±1,6	70,7±2,5	70,2±1,8	2,8±0,3	2,6±0,2	38,6±1,1	42,7±2,1	109,3±3,5	112,9±0,3
rk-104	66,5±1,5	66,6±0,2	70,0±2,2	69,5±0,7	3,5±0,7	2,9±0,5	39,7±0,3	42,8±0,8	109,6±1,9	112,3±1,5
rk-105	67,3±0,5	63,8±0,2	69,1±0,4	65,7±0	1,8±0,1	1,8±0,2	40,5±0,3	43,7±1	109,6±0,1	109,3±1,0
rk-106	66,2±0,7	64,5±1,2	67,9±0,9	67,0±1,5	1,8±0,3	2,5±0,5	41,8±0,1	42,0±1,4	109,7±0,8	109,0±2,0
rk-107	63,9±0,3	66,3±0,6	66,6±0,6	68,3±0,5	2,7±0,3	2,1±0,1	39,7±0,3	44,1±0,8	106,3±0,3	112,4±0,3
rk-108	67,0±0,6	64,0±0,3	69,5±0,3	65,9±0,1	2,6±0,2	1,9±0,3	38,3±1,1	43,4±0,9	107,8±0,8	109,3±1,0
rk-110	65,7±0,5	64,2±1,2	67,7±0,3	64,7±1,5	2,0±0,2	0,5±0,5	40,5±0,8	43,8±1,4	108,2±0,5	108,5±2,0
rk-111	68,7±1,0	66,8±1,2	71,4±1,3	70,3±1,5	2,7±0,4	3,5±0,5	40,4±1,2	44,3±1,6	111,8±1,7	115,0±2,2
rk-112	67,6±1,4	66,8±0,3	69,5±1,5	68,7±0,3	1,9±0,1	1,9±0,1	38,4±0,3	41,5±1,5	107,9±1,8	110,2±1,2
rk-114	67,5±0,3	65,7±0,2	71,0±0	68,1±0,1	3,5±0,3	2,4±0,3	38,9±0,1	43,3±0,8	109,9±0,1	111,4±0,9
rk-115	65,3±0,2	66,8±0,6	67,8±0,8	68,4±0,6	2,4±0,6	1,6±0	40,8±0,9	41,3±0,3	108,5±1,7	109,7±0,3
rk-116	64,4±0,4	62,8±1,4	66,0±1,0	63,6±1,4	1,6±0,6	0,8±0	40,1±0,5	43,5±0,7	106,1±1,5	107,1±0,7
rk-117	63,3±1,2	66,2±1,2	65,2±1,5	66,5±1,5	1,8±0,5	0,3±0,5	37,8±1,4	44,0±1,4	103,0±2,0	110,5±2,0
rk-118	65,8±0,4	63,7±1,0	68,6±0,6	65,7±1,7	2,8±0,2	2,0±0,7	38,8±1,0	42,9±0,4	107,4±1,6	108,5±1,3
rk-119	65,2±1,8	66,1±1,8	66,8±2,0	67,4±2,1	1,7±0,2	1,3±0,3	40,8±0,4	42,7±0,5	107,6±1,6	110,1±1,6
rk-121	65,4±1,1		67,2±1,3		1,8±0,3		40,3±0,3		107,5±1,0	
rk-122	67,1±0,3	65,1±0,4	69,2±0	66,5±0,3	2,1±0,3	1,4±0,1	39,8±0,6	41,8±1,8	109,2±0,8	108,3±1,5
rk-123	63,5±0,3		65,8±0,6		2,3±0,3		38,6±0,1		104,0±1,0	
rk-124	64,0±0,7	64,4±0,3	66,8±1,1	65,3±0,3	2,8±0,4	0,9±0,1	38,2±0,2	43,4±0,1	104,9±0,9	108,8±0,3
rk-125	64,8±0,8	64,7±1,7	65,8±0,8	65,4±1,9	1,0±0	0,7±0,2	39,1±0,3	43,4±0,2	104,9±1,1	108,7±1,7
rk-126	65,7±1,2	65,1±0,2	67,3±1,3	66,8±0,1	1,7±0,2	1,7±0,2	37,4±2,6	43,5±0,2	104,5±3,7	110,3±0,3
rk-127	70,2±0,2	66,3±0,5	71,8±0,3	68,7±0,5	1,7±0,2	2,3±0	43,4±0,6	48,7±0,3	114,5±0,2	117,1±0,1
rk-128	66,4±0,3	62,8±1,2	69,3±0,3	65,2±1,5	2,9±0,1	2,3±0,5	40,6±1,1	43,6±1,4	109,2±1,6	108,8±2,1
rk-129	64,7±0,3		66,8±0,8		2,2±0,5		41,3±0,7		108,2±0,2	
rk-130	65,2±1,0	63,8±0,1	66,8±1,0	64,8±0	1,7±0	1,1±0,1	39,0±1,2	42,3±0,4	105,8±2,2	107,1±0,4
rk-132	66,8±0,2	65,0±0,8	68,7±0,3	66,0±1,5	1,8±0,2	1,0±0,7	39,3±0,7	43,8±1,1	107,7±0,7	109,8±2,6
rk-133		63,4±1,3		64,4±1,6		1,0±0,5		42,2±1,4		106,6±2,1
rk-136	66,9±0,5	62,8±1,2	68,7±0,1	63,8±1,5	1,9±0,5	1,0±0,5	40,1±0,1	39,7±1,4	109,1±0,4	103,5±2,0
rk-138	67,4±0,4	65,2±1,2	69,7±0,7	66,8±1,5	2,3±0,3	1,7±0,5	39,0±0,4	43,8±1,4	108,9±0,9	110,7±2,0
rk-139	65,5±1,4	63,1±0,4	67,8±1,7	64,2±0,7	2,3±0,6	1,1±0,2	40,8±1,6	44,6±1,1	108,5±2,2	108,8±0,4
rk-140	65,5±0,3	65,6±1,0	68,4±0,4	67,2±2	2,9±0,1	1,6±1	39,8±0,8	42,0±0,4	108,2±1,2	109,4±1,8
rk-141	65,5±1,7	63,9±0,1	67,3±1,8	65,5±0,7	1,8±0	1,6±0,6	42,5±0	43,9±0,4	109,5±1,5	109,4±0,3
rk-142	66,1±0,6	64,8±0,8	66,8±1,0	66,3±0,8	0,8±0,4	1,6±0,1	41,2±0,2	45,3±0,8	107,8±1,0	111,6±0,1
rk-143	67,8±0,2	65,9±0,1	70,1±0,3	67,9±0,8	2,3±0,1	2,0±0,7	39,8±1,6	39,8±1,1	109,9±1,4	107,7±1,8
rk-144	67,0±1,8	64,0±1,2	69,5±2,0	66,4±0,9	2,5±0,2	2,5±0,3	41,3±0,6	41,8±3,3	110,8±1,4	108,3±4,3
rk-145	68,4±0,4	66,7±1,2	70,3±0,1	68,2±1,5	1,8±0,3	1,5±0,5	43,0±1,0	44,7±1,4	113,3±1,1	112,8±2,0
rk-146	66,3±0,4	64,2±1,0	69,7±0,7	64,8±1,3	3,4±0,3	0,7±0,3	41,2±1,6	44,6±0,4	110,9±2,9	110,0±1,2
rk-147	68,2±1,0	65,8±0,6	70,1±1,4	68,1±0,4	1,9±0,4	2,3±0,1	40,5±2,2	41,4±0,8	110,5±0,8	109,6±0,2
rk-148	65,3±0,5	66,3±0,3	67,2±0,6	69,2±1	1,9±0,1	2,9±0,8	43,2±0,2	44,3±0	110,4±0,8	113,5±1,0
rk-149	64,9±0,1	65,5±1,2	66,7±0,3	67,0±1,5	1,8±0,2	1,5±0,5	36,7±1,5	45,2±1,4	103,4±1,2	112,2±2,0
rk-150	65,9±0,3	64,6±0,7	68,0±0,6	66,3±1,3	2,2±0,4	1,7±0,5	38,8±0,6	43,8±0,4	106,9±0,1	110,0±1,7
rk-151	65,6±0,4	66,8±1,2	66,5±0,3	67,7±1,5	0,9±0,1	0,8±0,5	40,7±0,7	43,8±1,4	107,2±1,0	111,5±2,0
rk-152	65,8±0,2	65,1±0,5	68,6±0,1	66,9±0,6	2,8±0,3	1,7±0,1	40,8±0,6	44,8±1,8	109,3±0,5	111,7±1,2
rk-153	65,7±0,3		67,1±0,6		1,4±0,3		40,6±0,6		107,7±1,2	
rk-154	66,9±1,5	65,1±0,2	69,6±1,6	66,8±0,6	2,7±0,1	1,7±0,3	40,0±0	43,4±0,9	109,6±1,6	110,2±1,5
rk-155	65,8±1,7	66,7±1,3	68,6±1,4	69,6±1,9	2,8±0,3	2,9±0,6	42,1±1,8	43,6±0,1	110,7±3,2	112,8±1,5
rk-157	64,4±1,3		65,4±1,6		1±0,5		42,0±1,6		107,3±2,2	
rk-158	64,8±0,3	64,9±0,7	67,3±0,2	66,3±0,6	2,5±0,2	1,3±0,2	38,8±1,3	43,3±0,1	106,1±1,4	109,5±0,5
rk-160	66,5±1,0		67,6±0,8		1,2±0,2		40,0±0,8		107,6±0	
rk-161	65,8±0,4	64,9±0,7	67,6±0	66,6±0,8	1,8±0,4	1,7±0,1	39,6±0,6	44,5±0,5	107,2±0,7	110,7±0,7
Среднее	66,1±0,2	65,1±0,2	68,2±0,2	66,8±0,2	2,1±0,1	1,7±0,1	40,1±0,2	43,4±0,2	108,3±0,3	110,1±0,3
Контрольные формы										
F ₁	63,5±0,6		65,8±0,8		2,3±0,2		44,7±0,2		110,5±0,7	
F ₂	66,3±0,5		69,0±0,6		2,7±0,2		43,0±0,7		112,3±0,7	
B ₁	65,9±0,6		68,6±0,7		2,7±0,2		42,0±0,5		110,8±0,4	
B ₂	65,7±0,4		68,3±0,5		2,6±0,2		41,3±0,3		109,7±0,7	
Rf7	67,3±0,3		70,5±0,3		3,2±0,1		36,9±0,5		107,3±0,6	
rk-6	68,6±0,5		69,4±0,6		0,8±0,2		41,1±0,7		110,7±0,6	
F ₁ ×rk-6	64,6±0,3		65,4±0,5		0,8±0,2		43,8±0,5		109,3±0,7	

Таблица А6 (продолжение)

ДН- линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм		Озерненность, %	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-101	197,2±3,3	211,8±0,7	159,9±2,5	176,9±1,6	37,3±0,9	34,9±0,9	21,4±0,6	21,1±0,3	99,9±0,1	100±0
rk-103	220,6±4,4	215,8±1,2	181,0±3,8	180,4±2,2	39,6±0,6	35,4±1,0	25,9±0,9	22,1±0,7	99,8±0,2	99,7±0,1
rk-104	212,6±4,4	223,2±0,6	173,8±3,5	188,6±0,6	38,8±0,8	34,6±0	21,8±1,3	20,1±0,1	99,6±0,1	99,9±0,1
rk-105	198,5±3,5	205,3±0,6	161,2±3,8	172,5±1,7	37,3±0,3	32,8±1,1	22,3±0,9	19,9±0,1	99,9±0,1	100±0
rk-106	201,8±2,3	210,3±4,4	163,9±1,8	178,0±4,4	37,8±0,5	32,3±1,0	21,6±0,6	21,0±0,7	100±0	100±0,4
rk-107	195,1±6,1	193,7±0,5	156,8±5,8	159,5±1,0	38,3±0,3	34,2±0,5	23,6±0,9	20,8±0,2	99,8±0,2	99,9±0,1
rk-108	197,5±2,1	212,2±4,5	160,6±3,0	176,8±4,3	36,8±0,8	35,3±0,2	22,2±0,4	21,6±0,1	99,6±0	100±0
rk-110	199,0±4,6	217,5±4,4	161,7±5,1	183,8±4,4	37,3±0,5	33,7±1,0	22,6±0,8	21,8±0,7	99,8±0,2	100±0,4
rk-111	217,2±3,9	218,2±4,4	178,7±3,9	185,8±4,4	38,5±0,9	32,3±1,0	25,1±0,7	21,8±0,7	99,7±0,3	99,8±0,4
rk-112	211,2±3,5	224,3±1,2	171,8±3,7	187,4±1,9	39,3±0,2	36,9±0,7	24,2±0,2	23,6±0,3	99,9±0,1	100±0
rk-114	194,8±0,8	216,3±2,9	160,3±0,5	181,3±2,6	34,5±0,3	35,0±0,3	22,6±0,1	22,2±0,3	99,7±0,3	100±0
rk-115	220,1±1,3	203,2±1,2	181,4±2,3	168,7±0,3	38,7±1,0	34,5±0,9	22,5±0,7	20,6±0,2	99,8±0,3	100±0
rk-116	194,4±0,4	221,9±1,9	157,2±0,8	184,1±0,8	37,3±1,3	37,8±2,7	23,2±0,6	21,3±0	99,8±0,1	100±0
rk-117	191,5±4,4	202,2±4,4	153,2±4,4	166,8±4,4	38,3±1,0	35,3±1,0	22,5±0,7	21,3±0,7	100±0	100±0
rk-118	214,8±5,8	218,8±1,4	174,8±5,7	184,1±2,3	39,9±0,1	34,7±0,8	22,1±0,1	21,8±0,8	99,8±0	100±0
rk-119	212,9±8,8	198,4±2,9	176,7±7,8	166,5±2,5	36,3±0,9	31,9±0,4	21,8±0,1	20,0±0,2	100±0	100±0
rk-121	200,0±0,3		160,6±1,9		39,4±1,6		21,7±0,2		100±0	
rk-122	216,3±0,5	217,8±1,8	179,3±0,3	183,5±2,3	37,1±0,8	34,3±0,6	21,6±0,3	20,4±0,3	99,9±0,1	100±0
rk-123	184,6±2,2		147,4±2,4		37,2±0,2		24,6±0,8		100±0	
rk-124	201,3±2,6	181,3±1,2	161,7±2,2	146,2±1,2	39,6±0,4	35,2±0	22,3±1	20,8±0,2	99,8±0,2	100±0
rk-125	202,5±0,3	190,0±3,8	164,9±0,1	155,3±2,3	37,6±0,3	34,7±1,5	22,6±1,3	21,5±0,7	99,9±0,1	100±0
rk-126	186,0±3,0	215,0±0,8	150,6±3,8	181,0±0,2	35,4±0,8	34,0±1,0	22,8±0,5	21,6±0,3	99,9±0,1	100±0
rk-127	206,5±0,8	214,7±3,8	166,8±0,3	179,4±4,1	39,8±0,6	35,3±0,3	22,5±0,5	22,0±0,3	99,6±0,2	99,9±0,1
rk-128	206,0±3,0	217,5±4,4	164,6±3,9	185,0±4,4	41,4±0,9	32,5±1,0	24,7±0,7	21,5±0,7	99,4±0,1	100±0
rk-129	217,2±1,3		177,7±1,3		39,5±0		21,9±0,2		99,9±0,1	
rk-130	195,3±0,3	196,5±1,8	157,0±1,3	162,7±2,2	38,3±1,7	33,8±0,3	21,7±0,8	20,5±0,2	99,8±0,2	100±0
rk-132	191,5±0,8	193,8±2,3	155,1±0,6	158,4±2,8	36,4±1,4	35,4±0,4	22,8±0,1	19,9±0,4	100±0	100±0
rk-133		209,4±4,7		176,0±4,7		33,4±1,1		21,6±0,8		100±0
rk-136	205,7±1,2	199,5±4,4	169,0±0,4	166,7±4,4	36,6±0,8	34,5±1,0	21,0±0,4	21,3±0,7	99,6±0,4	100±0
rk-138	197,9±2,9	221,2±4,4	158,7±2,9	185,2±4,4	39,2±0	36,0±1,0	23,2±1,6	23,5±0,7	100±0	100±0
rk-139	213,3±5,2	208,4±2,4	175,0±5,2	174,2±2,8	38,3±1,2	34,3±0,4	24,3±0,9	21,8±0,7	100±0	100±0
rk-140	206,1±1,5	215,0±4,8	167,9±1,4	180,0±4,0	38,2±0,2	35,0±0,8	22,9±0,1	21,8±0,2	99,8±0,2	99,9±0,1
rk-141	191,4±3,6	203,8±3,8	155,2±3,6	169,8±4,3	36,2±0	34,0±0,5	23,2±0,4	21,3±0	100±0	100±0
rk-142	200,5±4,7	210,4±0,3	160,9±4,4	176,4±0,3	39,6±0,3	34,0±0	23,8±0,1	21,1±0,4	100±0	100±0
rk-143	208,3±3,8	207,7±0,2	170,8±3,8	172,4±0,3	37,5±0	35,3±0,4	22,8±0,5	22,2±0,3	99,2±0,8	99,8±0,3
rk-144	219,5±1,0	213,7±2,5	183,0±0	180,9±2,6	36,5±1,0	32,8±0,2	22,6±0,6	21,6±0,1	100±0	100±0
rk-145	207,3±0,4	222,7±4,4	169,9±0,9	188,0±4,4	37,3±0,5	34,7±1,0	23,6±0,4	21,2±0,7	99,6±0,2	100±0
rk-146	197,9±3,3	197,3±0,8	160,5±3,3	163,6±0,4	37,4±0,1	33,8±0,4	22,3±0,5	19,3±0,3	99,9±0,1	100±0
rk-147	225,0±0,7	228,3±4,1	185,2±0,7	193,5±3,9	39,8±0	34,8±0,2	25,3±0,5	23,7±0,2	98,2±0,7	100±0
rk-148	206,1±1,5	208,8±0,5	166,5±1,7	172,8±0,2	39,6±0,2	36,0±0,3	23,4±0,8	21,3±0,6	100±0	99,7±0,3
rk-149	201,7±1,0	200,7±4,4	164,5±0,7	167,8±4,4	37,2±0,3	32,8±1,0	22,2±0	22,0±0,7	100±0	100±0
rk-150	220,1±1,5	205,4±1,1	181,5±2,1	170,8±2,0	38,6±0,6	34,6±0,9	23,6±0	21,4±0,1	99,9±0,1	100±0
rk-151	200,1±0,9	205,2±4,4	161,6±1,3	170,8±4,4	38,5±0,3	34,3±1,0	23,1±0,1	21,0±0,7	100±0	100±0
rk-152	217,0±4,8	213,9±1,5	177,0±4,3	178,1±1,1	40,0±0,5	35,8±0,4	22,8±0	22,0±0	99,3±0,6	100±0
rk-153	209,4±5,4		170,8±5,2		38,6±0,3		23,4±0,1		100±0	
rk-154	205,6±1,8	215,6±1,2	167,3±2,8	182,8±1,8	38,3±1,0	32,8±0,5	22,6±1,0	21,8±0,5	99,7±0,3	100±0
rk-155	212,7±1,5	197,3±1,3	173,8±1,3	164,3±1,4	38,8±0,2	33,1±0,1	21,8±0,1	20,7±0	100±0	99,8±0,3
rk-157	199,7±4,4		160,2±4,4		39,5±1,0		24,2±0,7		99,8±0,4	
rk-158	198,7±3,0	205,4±2,6	158,8±3,9	171,7±2,5	39,9±0,9	33,8±0,1	21,2±1,0	20,8±0,2	100±0	100±0
rk-160	225,6±0,6		185,3±0,8		40,4±0,1		22,8±0,8		100±0	
rk-161	205,3±0,3	200,6±0,9	167,3±0,3	166,1±1,1	38,0±0,5	34,5±0,2	23,3±0,3	22,2±0,5	100±0	99,8±0,2
Среднее	205,2±1,4	209,1±1,5	167,0±1,3	174,8±1,5	38,2±0,2	34,4±0,2	22,9±0,2	21,4±0,1	99,8±0	100±0
Контрольные формы										
F ₁	228,0±1,3		189,3±1,1		38,7±0,3		23,1±0,3		99,8±0,2	
F ₂	207,0±1,8		171,9±1,9		35,2±0,4		21,7±0,3		99,7±0,1	
B ₁	213,4±2,6		174,8±2,4		38,7±0,6		23,3±0,2		99,7±0,1	
B ₂	201,8±2,0		169,4±2,0		32,4±0,3		20,8±0,2		99,7±0,1	
Rf7	185,4±1,7		148,5±2,0		36,9±0,5		23,3±0,2		99,3±0,3	
rk-6	181,5±1,6		149,0±1,6		32,5±0,2		18,3±0,3		99,4±0,2	
F ₁ ×rk-6	206,1±2,8		171,5±2,8		34,5±0,4		21,5±0,2		99,9±0	

Таблица А6 (окончание)

ДН- линия	Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-101	161,5±3,9	201,8±0,2	45,9±0,1	49,5±0,5	21,6±0	16,3±0,3	21,7±0,9	35,3±0,7	135,2±7,7	209,6±6,7
rk-103	189,8±0,5	188,3±3,9	50,4±0,9	48,8±0,3	20,5±0,5	14,9±0,5	35,4±2,4	38,4±1,0	175,3±8,1	188,3±7,3
rk-104	206,2±6,5	193,0±2,0	51,0±1,5	49,1±0,1	21,6±0,1	15,5±0,1	40,1±3,1	39,0±0,4	200,3±8,1	183,0±7,0
rk-105	183,5±6,0	193,0±2,8	47,9±0,3	48,9±0,3	24,0±0,4	18,0±0,3	24,1±1,1	28,6±0,3	164,5±7,7	184,8±6,7
rk-106	195,8±8,2	195,0±4,8	49,0±1,7	47,3±0,8	23,0±0,3	15,7±0,6	30,8±2,5	35,0±1,8	174,2±7,4	171,2±9,5
rk-107	179,7±2,1	178,3±2,1	47,6±0,2	46,7±0,8	20,8±0	15,0±0,7	28,2±1,0	28,8±0,7	167,3±8,1	158,9±6,7
rk-108	178,8±5,0	190,4±0,3	46,0±0	47,8±0,4	19,9±0,7	14,8±0,5	28,2±0,4	35,1±1,3	152,0±8,1	172,0±6,7
rk-110	187,4±4,1	194,3±4,8	47,2±0,5	45,2±0,8	19,9±0,6	14,3±0,6	31,0±1,3	32,2±1,8	158,5±8,1	166,0±9,5
rk-111	178,9±4,4	179,0±4,8	46,5±0,7	45,0±1,0	20,3±0,6	15,0±0,6	26,3±1,5	30,5±1,8	159,1±9,6	151,2±11,6
rk-112	200,8±0,4	203,0±1,8	50,7±0,8	49,3±0,4	22,0±0,3	16,3±0	37,2±0,3	42,7±0,3	197,8±7,4	205,9±6,7
rk-114	175,1±1,7	189,7±0,8	48,5±0,3	49,1±0,3	21,2±0,8	15,8±0,2	27,9±1,1	34,0±0,2	158,4±8,5	190,2±6,7
rk-115	195,8±4,3	175,1±3,9	47,8±0,6	45,4±0	19,0±0,7	14,6±0,2	30,1±1,3	27,5±0,5	182,2±7,4	148,6±7,0
rk-116	185,0±1,4	195,7±3,7	47,3±0,3	49,9±0,7	20,2±0,2	16,5±0,1	29,8±0,8	36,2±2,2	157,1±7,7	189,0±7,0
rk-117	191,7±4,8	185,2±5,2	49,2±0,8	48,7±0,8	21,7±0,6	16,0±0,6	34,5±1,8	36,0±1,9	173,2±10,4	185,8±10,4
rk-118	199,9±1,5	198,9±0,4	48,7±0,7	46,5±0,3	20,7±0,7	15,7±0	36,0±1,0	37,7±0,7	183,8±8,1	173,4±7,3
rk-119	193,3±0	179,6±4,8	49,3±0,1	46,8±0,2	20,7±0,7	15,5±0,2	36,1±0,3	33,3±0,9	194,7±7,4	158,3±6,7
rk-121	196,1±5,9		49,2±0,7		21,8±0,5		33,6±0,4		178,2±7,4	
rk-122	180,6±0,9	183,8±0,8	47,1±0,5	47,1±1,1	18,5±0,5	15,2±0,2	31,8±1,0	33,8±0,3	164,5±7,7	161,8±7,3
rk-123	195,9±1,5		49,6±2,0		19,9±0,9		33,8±1,6		178,9±8,5	
rk-124	203,9±2,3	204,9±4,1	49,1±0,6	49,3±0	20,5±0,2	15,8±0,5	31,4±0,1	34,8±0,8	191,9±7,7	200,2±6,7
rk-125	189,2±4,0	188,9±4,7	48,3±0,3	48,1±0,1	21,0±0	16,2±0,2	32,4±1,1	34,5±1,0	180,1±7,4	178,3±7,7
rk-126	168,5±0,5	185,3±1,5	46,6±1,1	49,0±0,5	20,7±0,3	15,8±0,2	26,4±0,6	34,6±0,4	133,5±7,7	175,2±6,7
rk-127	176,0±1,2	195,2±2,7	47,2±0,8	49,1±0,3	17,7±0	15,2±0,5	23,7±1,0	34,3±1,1	162,8±8,1	207,6±7,0
rk-128	184,8±0,6	203,3±4,8	48,2±0,7	48,0±0,9	21,8±0,5	14,7±0,6	30,2±2,2	34,0±1,8	170,1±9,0	190,0±10,4
rk-129	204,0±4,2		48,0±0,2		19,8±0,5		33,3±0,3		190,4±7,4	
rk-130	189,3±1,3	190,2±2,3	49,4±0,1	48,7±0	21,6±0	16,3±0	27,4±1,2	29,3±1,3	173,0±8,5	167,9±6,7
rk-132	175,9±1,1	177,0±0,7	47,9±0,3	46,8±1,7	20,2±0,5	15,2±0,8	26,4±0,6	27,0±2,2	151,8±7,7	140,9±6,7
rk-133		198,0±5,2		50,2±0,9		16,4±0,7		35,2±1,9		186,4±10,4
rk-136	176,8±4,2	186,5±4,8	48,3±0	44,5±0,8	20,7±0,2	13,7±0,6	28,7±0,7	28,5±1,8	170,9±9,6	135,3±9,5
rk-138	191,8±5,8	212,0±4,8	49,2±0,2	50,2±0,8	20,9±0,3	16,3±0,6	29,9±3,1	38,7±1,8	168,4±9,6	218,2±9,5
rk-139	180,0±5,8	197,5±3,2	49,5±1,0	46,7±0,2	20,0±0,7	15,0±0	34,8±2,0	36,0±1,5	185,0±12,7	184,4±6,7
rk-140	190,1±1,5	183,2±1,8	47,4±0,8	47,2±0,4	20,8±0,8	15,7±0	29,2±0,4	31,2±0,4	167,7±7,7	166,2±7,3
rk-141	185,6±6,4	182,9±7,6	48,5±0,5	48,3±0,3	22,2±0,2	16,7±0	28,2±2,0	31,2±0,6	168,4±9,0	157,3±7,0
rk-142	182,5±2,7	178,1±3,4	51,5±0,3	50,9±0,1	20,3±1,0	16,5±0,2	27,4±0,6	30,1±0,3	198,7±7,7	182,3±6,7
rk-143	195,3±2,3	189,7±1,8	46,1±0,5	46,2±0,2	20,3±0,3	16,0±0,3	30,4±0,8	31,3±0,8	166,5±7,7	164,8±6,7
rk-144	189,9±7,4	186,7±0,3	49,3±0,2	49,4±1,4	21,0±0,7	16,5±0,5	37,5±0,2	39,0±1,0	179,7±7,4	174,8±7,3
rk-145	182,7±2,7	193,8±4,8	48,8±0,6	49,8±0,8	19,8±0,2	16,7±0,6	28,2±0,7	36,5±1,8	168,2±8,5	194,5±9,5
rk-146	178,2±2,5	183,1±0,1	48,2±0,2	46,8±0,3	18,8±0,2	14,3±0	26,6±0,3	30,3±1,2	174,1±8,1	164,8±7,3
rk-147	193,4±1,0	192,4±0	48,4±0,8	48,8±0	19,3±1,0	15,1±0,1	36,2±0,2	38,0±0	177,8±9,0	181,0±7,3
rk-148	189,3±2,3	188,4±3,2	51,1±0,6	49,6±0,4	21,3±0,1	15,5±0,2	32,5±0,7	38,5±0,1	207,1±7,7	187,4±7,0
rk-149	188,4±3,8	184,8±4,8	49,3±0,1	46,8±0,9	20,7±0	16,0±0,6	38,9±0,3	35,8±1,8	167,2±8,1	160,6±10,4
rk-150	190,1±2,1	189,4±4,3	50,0±0,2	49,5±0,5	21,3±0,3	15,8±0,2	28,2±0	29,9±0,8	191,3±8,5	187,5±6,7
rk-151	192,8±2,4	188,7±4,8	47,8±0,4	47,8±0,8	17,3±0	14,0±0,6	30,9±0,5	32,2±1,8	182,8±8,1	167,2±9,5
rk-152	187,8±5,4	179,0±1,6	48,4±0,1	46,5±0,5	18,8±0,5	14,1±1,1	36,0±2,2	33,7±0,7	182,7±7,7	167,2±7,0
rk-153	182,0±1,7		50,9±0,8		22,5±0,5		32,4±1,6		191,0±7,4	
rk-154	194,6±1,8	202,1±0,9	49,7±1,1	49,9±0,1	22±0,7	16,3±0,3	33,7±2,3	36,3±0,3	192,8±7,7	196,7±6,7
rk-155	186,3±2,2	163,3±4,0	48,5±0,5	47,0±0,8	19,8±0,2	16,2±0,2	29,3±0,9	26,8±0,3	184,8±7,4	140,1±7,3
rk-157	197,2±5,2		48,5±1,0		21±0,6		37,6±1,9		189,5±12,7	
rk-158	192,7±0,2	184,0±0	47,5±0,3	45,3±0,3	21,3±0,3	16,3±0,3	25,4±0,6	25,8±0,3	181,0±7,4	154,3±6,7
rk-160	197,2±1,6		48,4±0,8		19,8±0,2		29,1±0,3		187,1±7,7	
rk-161	194,9±2,9	176,6±0,1	49,6±0,8	47,6±0,6	20,4±0,4	15,8±0,2	32,0±0	27,8±0,7	187,4±7,7	160,9±7,3
Среднее	188,1±1,3	189,1±1,4	48,6±0,2	48,0±0,2	20,6±0,2	15,6±0,1	31,0±0,6	33,4±0,6	175,6±2,2	175,3±2,8
Контрольные формы										
F ₁	209,4±2,2		49,6±0,3		16,8±0,3		38,5±0,3		208,3±2,4	
F ₂	182,8±2,1		47,6±0,3		16,5±0,2		30,8±1,0		159,7±2,6	
B ₁	194,0±2,3		48,2±0,2		18,5±0,1		32,7±1,3		175,6±3,9	
B ₂	179,5±1,4		46,5±0,3		15,1±0,2		30,3±0,5		146,7±2,8	
Rf7	173,1±1,5		45,0±0,5		20,6±0,3		23,4±0,5		130,8±3,2	
rk-6	147,1±2,3		45,1±0,1		15,9±0,2		22,9±0,5		119,7±3,0	
F ₁ ×rk-6	188,0±1,4		47,5±0,2		16,0±0,3		31,7±0,6		174,1±2,6	

Таблица А7. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия rk-200, тесткроссы (2015 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	64,2±0,3	64,0±0,8	67,5±0,3	67,5±0,8	3,2±0,1	3,5±0,2	36,9±0,7	36,8±1,1	104,3±0,6	104,3±1,3
rk-204	65,2±0,6	65,3±0,8	68,0±0,4	68,4±0,6	2,8±0,3	3,1±0,4	37,1±0,6	37,3±1,3	105,1±0,5	105,7±1,2
rk-205	64,6±0,5	68,3±1,0	67,9±0,4	71,5±1,1	3,3±0,4	3,2±0,3	36,9±0,8	35,3±1,5	104,7±0,4	106,8±2,3
rk-206	64,8±1,0	62,1±0,3	67,5±1,3	65,3±0,4	2,7±0,5	3,2±0,3	35,6±1,5	40,7±1,0	103,1±1,7	106,0±0,8
rk-208	64,0±1,2	60,6±0,6	67,3±1,4	64,9±1,2	3,3±0,3	4,3±0,7	35,7±2,2	41,2±0,3	102,9±2,7	106,2±1,0
rk-209	62,3±0,4	63,0±0,3	66,6±0,3	68,1±0,5	4,3±0,1	5,1±0,2	39,1±0,4	40,3±1,4	105,7±0,6	108,4±1,5
rk-210	63,4±0,3	65,0±0,9	65,7±0,3	67,3±1,2	2,3±0,2	2,3±1,0	40,4±1,0	40,0±1,2	106,1±1,1	107,3±1,9
rk-212	65,1±0,3	64,0±0,8	68,3±0,6	66,7±0,8	3,2±0,3	2,7±0,1	36,0±0,8	40,0±1,6	104,3±0,5	106,7±1,4
rk-214	64,1±0,3	64,7±0,5	66,5±0,6	67,3±0,3	2,4±0,4	2,6±0,2	37,2±1,9	38,4±2,0	103,7±2,3	105,7±2,3
rk-215	61,7±0,9	62,3±0,6	65,2±0,6	66,1±0,5	3,5±0,4	3,7±0,3	32,3±1,0	37,8±1,9	97,5±1,0	103,9±2,1
rk-216	61,4±0,5	63,3±0,6	66,8±1,0	67,8±0,5	5,4±0,4	4,5±0,6	38,1±0,7	38,2±0,4	105,0±0,5	105,9±0,3
rk-217	64,1±0,6	62,3±1,0	67,3±0,4	64,3±0,9	3,1±0,3	2,0±0,1	35,9±1,4	37,3±2,3	103,1±1,4	101,6±1,9
rk-221	66,2±0,3	63,4±0,8	69,8±0,5	66,0±0,7	3,6±0,2	2,7±0,7	35,7±0,5	40,1±1,0	105,6±0,2	106,1±1,0
rk-222	63,4±0,3	63,7±0,4	66,5±0,5	66,0±0,4	3,0±0,5	2,3±0,1	34,6±0,7	36,4±0,3	101,1±1,2	102,4±0,6
rk-223	61,8±0,2	64,9±0,4	65,3±0,8	66,6±0,2	3,5±0,6	1,7±0,1	37,2±1,9	38,5±1,6	102,5±1,3	105,1±1,3
rk-224	61,6±0,6	64,1±0,8	65,6±0,5	68,8±0,4	4,0±0,5	4,7±0,5	38,8±1,6	41,9±0,9	104,4±1,0	110,7±1,2
rk-225	62,2±0,7	63,8±0,9	67,8±0,9	68,2±0,9	5,6±0,3	4,4±0,2	36,0±1,4	39,8±0,7	103,8±1,6	108,0±1,1
rk-227	65,4±0,5	63,7±0,4	70,3±0,5	67,8±0,4	4,9±0,1	4,1±0,3	39,5±1,1	42,1±0,5	109,8±0,7	109,9±0,3
rk-228	66,6±1,5	66,4±0,1	69,2±1,3	68,8±0,3	2,6±0,3	2,5±0,3	37,2±0,3	40,8±1,5	106,4±1,6	109,6±1,2
rk-230	64,4±0,8	64,9±1,4	68,8±0,7	67,5±0,6	4,4±0,2	2,6±0,8	35,4±1,0	35,3±0,9	104,2±1,5	102,8±1,3
rk-231	66,0±1,5	65,9±0,7	69,2±1,6	68,7±1,3	3,3±0,1	2,9±0,5	35,8±1,1	40,9±0,9	105,0±2,8	110,0±1,4
rk-234	64,7±0,7	63,0±0,4	69,7±0,4	67,6±0,2	5,0±0,3	4,6±0,6	38,5±0,5	40,5±1,7	108,2±0,8	108,2±1,7
rk-235	65,5±0,6	66,1±1,0	69,3±1,0	69,1±0,4	3,8±0,4	3,0±0,6	37,5±0,9	41,7±0,3	106,9±0,7	110,8±0,3
rk-237	63,6±0,1	67,2±0,6	66,6±0,6	70,5±0,5	3,0±0,6	3,3±0,2	38,9±0,2	41,5±2,5	105,5±0,6	112,0±2,3
rk-240	60,2±0,2	60,1±0,3	62,8±0,2	62,6±0,6	2,6±0,3	2,5±0,6	31,7±1,3	38,6±0,8	94,5±1,5	101,3±1,4
rk-241	61,2±0,8	63,0±0,4	64,7±0,8	65,2±0,4	3,6±0,4	2,2±0,3	35,5±1,4	38,0±0,2	100,3±1,5	103,1±0,5
rk-242	63,7±0,4	63,5±0,5	66,3±0,2	65,9±0,2	2,6±0,4	2,4±0,3	32,2±1,2	38,6±0,4	98,6±1,1	104,6±0,6
rk-244	62,8±0,9	62,0±0,5	66,4±1,2	65,1±0,4	3,6±0,7	3,1±0,8	36,6±2,2	39,5±1,2	103,0±2,1	104,6±0,9
rk-246	60,9±0,1	61,3±0,5	63,9±0,6	65,2±0,2	3,0±0,6	3,9±0,4	39,3±1,0	37,1±0,4	103,2±0,4	102,3±0,2
Среднее	63,6±0,3	63,9±0,3	67,1±0,3	67,1±0,4	3,5±0,2	3,2±0,2	36,6±0,4	39,1±0,4	103,8±0,6	106,2±0,5
Контрольные формы										
F ₁	62,1±0,5		66,3±0,5		4,2±0,2		41,7±0,9		162,0±1,1	
Rf7	66,3±0,4		70,9±0,5		4,6±0,2		33,2±0,7		104,0±1,0	
Ky123	66,8±0,5		69,1±0,6		2,3±0,2		35,5±0,9		104,6±1,2	
rk-5	66,2±0,6		68,8±0,8		2,6±0,3		38,9±1,0		107,7±1,3	
rk-5×Rf7	63,6±0,6		66,6±0,4		3,1±0,3		37,0±0,7		103,6±0,7	
rk-5×Ky123	65,2±1,2		67,5±1,1		2,3±0,3		40,3±1,4		107,8±1,4	

Таблица А7 (продолжение)

ДН-линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междузлия, мм	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	199,1±2,4	180,8±0,9	164,2±2,7	152,0±1,1	35,0±0,6	28,8±0,4	22,6±0,2	20,4±0,3
rk-204	192,4±2,7	184,0±3,0	156,8±2,7	151,6±2,4	35,7±0,2	32,4±0,8	23,1±0,5	21,8±0,6
rk-205	208,0±0,7	196,4±1,5	171,7±0,5	164,8±1,5	36,2±1,1	31,6±0,3	22,7±0,1	19,6±0,9
rk-206	189,0±0,8	187,7±1,3	154,4±1,1	157,4±2,3	34,6±0,3	30,3±1,3	21,9±0,4	21,0±0,1
rk-208	195,3±2,1	189,6±2,4	160,8±2,3	159,7±2,1	34,5±0,3	29,8±1,1	21,8±0,6	20,9±0,8
rk-209	186,8±0,2	179,0±3,4	153,6±0,7	149,3±2,7	33,1±0,7	29,7±0,7	22,0±0,6	19,6±0,3
rk-210	193,0±3,8	184,8±5,0	157,9±3,8	154,3±3,9	35,1±0,2	30,5±1,2	26,2±0,4	22,8±0,1
rk-212	192,1±1,4	194,7±0,6	157,3±1,1	161,6±0,7	34,9±0,5	33,1±0,3	22,4±0,4	20,9±0,5
rk-214	189,1±0,6	182,9±1,0	155,8±0,9	152,1±0,4	33,3±0,5	30,8±0,6	22,8±0,6	20,0±0,3
rk-215	194,0±2,0	190,2±7,9	159,3±2,2	158,5±7,8	34,6±1,4	31,7±0,2	24,3±0,8	21,1±0,5
rk-216	185,4±1,8	180,3±1,6	150,7±1,9	151,7±0,9	34,7±0,2	28,6±1,4	22,2±0,7	19,8±0,3
rk-217	192,7±1,8	194,2±1,3	155,7±1,9	161,0±0,9	37,0±0,2	33,2±0,5	22,7±0,3	21,1±0,7
rk-221	184,3±5,5	192,6±0,4	150,4±4,5	160,2±0,8	33,9±1,1	32,4±0,7	22,3±0,8	21,4±0,6
rk-222	186,9±2,9	187,7±5,1	149,6±3,3	154,8±4,1	37,4±0,7	32,9±1,1	23,4±0,1	23,8±0,7
rk-223	189,0±0,8	169,8±1,8	152,5±1,0	139,1±1,9	36,5±0,6	30,8±0,7	22,8±0,2	19,6±0,3
rk-224	188,9±2,0	177,8±1,1	153,2±1,9	149,3±2,0	35,7±0,4	28,6±0,8	21,2±0,4	19,6±0,5
rk-225	192,1±1,7	190,1±2,3	157,9±1,2	158,8±2,9	34,2±0,6	31,3±0,7	22,0±0,8	20,3±0,6
rk-227	188,7±3,7	183,4±0,7	154,5±2,9	151,8±0,8	34,2±0,8	31,6±0,2	23,5±0,6	22,9±0,1
rk-228	200,1±0,6	191,0±3,0	163,2±0,9	157,7±2,6	36,9±0,3	33,3±1,0	23,6±0,8	22,3±0,6
rk-230	198,9±1,7	198,0±3,3	161,5±1,0	166,7±2,1	37,4±1,0	31,3±1,1	22,7±0,3	21,1±0,3
rk-231	192,3±1,2	189,7±4,0	156,9±1,2	155,9±5,3	35,4±0,5	33,7±1,4	22,6±0,8	21,1±1,0
rk-234	199,3±2,0	195,8±6,1	162,6±2,3	163,6±5,0	36,6±0,5	32,1±1,1	21,7±0,6	21,3±0,3
rk-235	183,1±3,2	179,9±3,8	147,3±4,0	149,9±3,8	35,8±0,9	30,1±0,8	24,1±0,8	20,5±0,2
rk-237	187,8±0,8	194,1±1,3	152,8±0,3	163,8±0,4	35,0±0,5	30,3±0,9	21,9±0,3	19,7±0,5
rk-240	173,6±3,9	169,9±2,1	135,3±3,5	137,1±1,4	38,3±0,8	32,8±1,1	22,9±0,3	20,6±0,3
rk-241	175,5±2,9	174,8±3,1	140,6±2,7	143,7±2,7	34,9±0,8	31,1±0,9	22,2±0,6	18,6±0,2
rk-242	177,4±0,6	188,0±1,8	141,2±0,3	154,7±1,9	36,2±0,3	33,3±0,2	20,3±0,1	19,3±0,1
rk-244	187,3±1,9	180,4±0,9	153,7±2,8	148,0±0,6	33,6±1,1	32,4±0,8	21,0±0,6	19,9±0,2
rk-246	186,9±3,5	174,3±1,3	152,6±3,3	144,7±1,7	34,3±0,3	29,6±0,4	22,9±0,2	20,9±0,3
Среднее	190,0±1,4	185,6±1,5	154,6±1,4	154,3±1,4	35,3±0,2	31,3±0,3	22,6±0,2	20,8±0,2
Контрольные формы								
F ₁	205,0±2,1		169,2±1,8		35,8±0,4		24,1±0,3	
Rf7	174,6±1,0		140,9±1,1		33,8±0,3		23,3±0,2	
Ky123	168,8±0,9		142,0±1,2		26,8±0,7		19,3±0,4	
rk-5	174,1±1,6		146,0±1,2		28,2±0,5		18,9±0,2	
rk-5×Rf7	192,9±0,3		157,4±0,5		35,6±0,4		22,1±0,4	
rk-5×Ky123	193,7±1,6		163,2±1,4		30,5±0,4		19,7±0,6	

Таблица А7 (продолжение)

ДН-линия	Озерненность, %		Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	96,3±0,4	98,7±0,5	157,1±2,9	162,6±3,9	45,3±0,6	43,6±0,2	19,4±0,4	14,9±0,2
rk-204	98,4±0,9	97,8±1,4	130,2±10,4	165,7±4,9	44,9±0,2	43,4±0,6	19,6±0,3	13,8±0,4
rk-205	100±0	91,5±3,8	175,1±6,0	151,6±1,2	44,1±0,3	40,3±0,5	19,2±0,1	13,3±0,2
rk-206	95,7±2,9	100±0	154,3±7,1	155,5±5,2	44,3±0,8	46,4±0,5	19,3±0,1	16,0±0,4
rk-208	97,9±2,0	100±0	160,8±8,5	143,5±4	44,6±0,3	44,2±0,8	17,6±0,3	13,6±0,6
rk-209	95,6±1,6	100±0	152,9±6,8	149,3±6,6	46,1±0,1	43,8±0,6	21,2±0,1	15,7±0,1
rk-210	100±0	100±0	172,9±4,3	164,8±1,6	46,4±0,2	43,8±0,5	20,3±0,3	14,7±0,2
rk-212	97,4±0,8	100±0	155,9±2,6	161,0±3,0	43,5±0,5	43,6±0,7	18,7±0,4	14,8±0,1
rk-214	100±0	98,1±1,9	160,7±4,8	166,3±4,7	42,8±0,3	41,8±0,3	16,8±0,2	13,7±0,3
rk-215	100±0	100±0	169,7±2,8	166,7±5,9	46,4±0,6	46,5±0,4	20,9±0,3	16,4±0
rk-216	100±0	100±0	161,8±3,8	152,5±5,8	43,7±0,9	43,8±0,3	18,8±0,8	14,5±0,3
rk-217	100±0	100±0	137,6±2,8	171,4±5,3	42,6±0,3	42,1±0,4	20,5±0,6	15,3±0,7
rk-221	90,7±4,2	98,9±0,7	124,5±3,8	170,3±4,8	43,7±0,8	47,4±0,7	21,0±0,6	16,6±0,1
rk-222	96,7±2,6	100±0	176,9±3,6	164,9±3,8	44,6±0,6	44,3±0,5	19,3±0,1	15,6±0,3
rk-223	100±0	100±0	166,1±5,8	155,5±1,2	43,2±0,3	39,8±0,4	17,7±0,1	13,3±0,3
rk-224	99,2±0,8	98,8±0,8	165,1±4,8	140,2±4,8	44,4±0,1	42,0±0,4	18,5±0,5	14,5±0,5
rk-225	96±2,7	99,0±1,0	147,5±6,3	151,9±2,4	46,8±0,8	46,0±0,9	22,7±0,5	16,5±0,7
rk-227	87,8±2,3	99,1±0,9	141,8±7,0	151,7±5,3	47,6±0,5	45,2±0,5	20,9±0,6	15,5±0,2
rk-228	100±0	100±0	158,8±5,1	164,9±4,6	46,6±0,7	43,2±0,4	20,1±0,2	12,9±0,2
rk-230	95,2±2,3	98,7±1,3	110,7±6,2	157,9±2,5	41,2±0,2	41,3±0,3	20,0±0,1	15,5±0,6
rk-231	72,4±7,6	96,7±1,7	158,9±4,0	170,9±1,8	39,2±0,6	42,3±1,1	20,8±0,6	14,5±0,6
rk-234	84,0±3,8	99,0±1,0	135,6±3,5	154,7±5,4	43,3±0,3	44,0±0,5	22,0±0,3	15,8±0,4
rk-235	93,9±1,3	98,2±1,0	146,9±4,3	155,1±6,7	43,2±0,8	41,5±0,6	20,3±0,3	14,7±0,1
rk-237	100±0	94,0±1,4	160,0±3,1	158,9±5,2	41,3±0,3	38,9±0,3	16,8±0,4	14,0±0,5
rk-240	99,4±0,6	100±0	149,2±4,8	158,3±4,2	43,1±0,5	44,7±0,8	20,2±0,1	16,3±0,4
rk-241	100±0	98,8±1,1	160,2±6,1	155,5±7,7	41,9±0,7	39,9±0,9	18,1±0,5	14,5±0,5
rk-242	99,2±0,8	100±0	140,8±5,5	155,9±0,9	40,6±1,0	41,0±0,4	17,7±0,2	15,2±0,3
rk-244	97,4±2,0	100±0	157,2±9,9	155,2±5,8	45,3±0,2	44,3±0,2	19,2±0,4	15,3±0,1
rk-246	100±0	99,4±0,6	153,7±5,5	155,5±4,1	45,7±0,6	42,5±0,8	17,7±0,2	14,1±0,3
Среднее	96,3±1,1	98,9±0,4	153,2±2,8	158,2±1,4	44,0±0,4	43,2±0,4	19,5±0,3	14,9±0,2
Контрольные формы								
F ₁	99,3±0,7		167,8±3,3		48,5±0,3		17,2±0,2	
Rf7	84,2±2,1		125,0±4,5		40,0±0,4		19,5±0,2	
Ky123	97,2±2,2		131,8±6,6		38,5±0,3		12,8±0,1	
rk-5	95,5±2,2		134,0±5,4		38,4±0,5		16,4±0,2	
rk-5×Rf7	98,2±1,3		170,9±4,6		44,2±0,4		18,6±0,2	
rk-5×Ky123	100±0		154,7±6,4		43,5±0,7		14,9±0,3	

Таблица А7 (окончание)

ДН-линия	Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г		Вес зерна с прочих початков, г		Общая продуктивность, г	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	23,9±1,3	26,1±0,9	128,0±7,7	120,9±6,5	7,6±5,2	0±0	135,5±6,4	120,9±6,5
rk-204	23,0±1,4	29,3±0,7	106,1±7,5	110,3±7,0	0±0	2,3±0,7	106,1±7,5	112,6±7,0
rk-205	30,4±1,6	25,5±0,4	151,6±8,0	86,2±7,0	0±0	9,8±1,9	151,6±8,0	96,0±7,0
rk-206	26,2±1,8	28,8±0,3	124,1±7,5	137,5±6,7	2,9±1,3	1,5±1,5	127,0±7,6	139,0±6,8
rk-208	26,2±1,2	22,4±1,1	124,7±7,5	119,7±7,0	3,8±1,6	5,1±2,4	128,5±7,6	124,8±7,1
rk-209	28,0±0,5	25,9±0,8	137,3±7,5	128,5±6,7	1,8±1,1	3,4±1,5	139,1±7,5	131,9±6,8
rk-210	23,2±0,3	26,7±2,3	171,2±7,7	134,3±7,3	0±0	5,0±0,7	171,2±7,7	139,3±7,5
rk-212	25,9±1,0	28,8±0,3	121,6±7,7	126,9±6,7	0±0	0±0	121,6±7,7	126,9±6,7
rk-214	27,2±0,8	27,0±0,2	130,1±7,7	121,2±6,7	0±0	0±0	130,1±7,7	121,2±6,7
rk-215	25,9±0,5	27,2±1,1	153,2±8,3	158,7±6,5	0±0	0±0	153,2±8,3	158,7±6,5
rk-216	23,7±1,4	25,2±0,8	134,7±7,5	123,7±7,0	2,0±1,2	0±0	136,7±7,6	123,7±7,0
rk-217	22,3±0,5	25,6±1,4	109,5±7,7	136,3±7,0	2,9±1,2	9,2±4,4	112,4±7,7	145,5±7,3
rk-221	21,3±1,8	32,6±1,2	84,8±7,7	164,1±7,0	0±0	2,3±0,4	84,8±7,7	166,4±7,0
rk-222	27,6±0,8	27,2±1,7	151,9±7,7	136,1±6,7	1,6±1,6	2,4±1,2	153,4±7,7	138,6±6,8
rk-223	27,0±1,3	22,6±0,7	138,0±8,0	108,9±6,5	0±0	3,2±1,4	138,0±8,0	112,1±6,8
rk-224	25,2±0,3	23,1±0,5	148,3±7,5	108,1±7,0	0±0	0±0	148,3±7,5	108,1±7,0
rk-225	28,4±1,5	32,8±0,8	122,0±8,7	134,2±6,5	0±0	0±0	122,0±8,7	134,2±6,5
rk-227	23,8±1,4	25,0±0,6	97,3±7,5	133,3±7,3	2,4±2,4	14,7±1,5	99,7±7,5	148,0±7,0
rk-228	26,7±1,3	26,3±0,9	141,2±8,7	126,2±6,5	0±0	1,4±1,4	141,2±8,7	127,6±6,5
rk-230	19,2±0,8	27,3±0,4	75,5±7,5	115,0±4,8	2,4±0,8	2,3±1,0	77,9±7,7	117,4±4,8
rk-231	27,9±1,5	33,9±1,1	103,4±7,5	124,9±15,8	0,6±0,6	0,8±0,6	104,0±7,5	125,7±15,8
rk-234	28,9±0,4	33,2±2,1	79,5±8,0	128,9±6,7	1,3±1,3	6,7±2,3	80,8±8,0	135,6±7,0
rk-235	25,1±1,7	25,2±0,8	102,0±8,3	106,6±6,5	0±0	1,9±1,3	102,0±8,3	108,5±6,5
rk-237	22,2±1,2	23,4±0,9	118,5±7,7	93,2±6,7	0±0	9,2±3,5	118,5±7,7	102,4±7,0
rk-240	22,9±0,9	25,5±1,2	118,9±8,0	144,1±6,5	2,0±0,3	2,2±1,3	120,8±8,0	146,3±6,8
rk-241	19,3±1,4	20,4±1,0	127,6±8,3	110,5±6,5	0±0	3,3±1,0	127,6±8,3	113,7±6,6
rk-242	20,3±0,7	23,8±0,7	100,3±7,5	116,2±6,5	0±0	9,5±3,7	100,3±7,5	125,7±4,0
rk-244	25,8±1,9	24,9±0,9	136,1±8,3	136,9±6,7	0±0	1,8±0,3	136,1±8,3	138,7±6,7
rk-246	25,7±1,1	22,4±1,0	138,5±7,5	118,9±7,0	0±0	0±0	138,5±7,5	118,9±7,0
Среднее	25,0±0,5	26,5±0,6	123,3±4,3	124,5±3,1	1,0±0,3	3,4±0,7	124,3±4,3	127,9±3,0
Контрольные формы								
F ₁	37,1±1,0		160,8±2,9		1,5±1,5		162,3±2,5	
Rf7	17,6±0,8		61,7±4,5		0±0		61,7±4,5	
Ky123	19,4±1,1		63,0±6,0		3,0±0,9		66,0±6,2	
rk-5	13,3±0,7		79,9±6,0		1,8±0,9		81,7±6,0	
rk-5×Rf7	23,3±1,0		137,8±6,2		0±0		137,8±6,2	
rk-5×Ky123	22,8±1,5		127,1±10,6		0±0		127,1±10,6	

Таблица А8. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия rk-200, тесткроссы (2016 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка – созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	74,2±0,2	74,9±0,3	75,6±0,1	77,0±0,4	1,4±0,1	2,0±0,2	37,6±0,3	40,7±1,1	113,2±0,3	117,7±1,5
rk-203	73,1±0,4	72,7±0,2	74,5±0,7	74,8±0,2	1,4±0,2	2,2±0,3	40,3±1,7	41,3±0,2	114,8±2,4	116,2±0,3
rk-204	75,0±0,7	74,3±0,8	75,5±1,0	76,4±1,4	0,5±0,3	2,2±0,7	40,0±2,8	43,3±1,5	115,5±1,8	119,7±0,1
rk-205	74,6±0,2	76,7±0,7	75,9±0,5	79,8±1,3	1,3±0,3	3,2±0,7	39,1±0,5	38,8±4,0	115,0±1,0	118,7±5,3
rk-206	74,6±2,1	71,9±0,8	75,2±2,7	73,2±0,2	0,6±0,6	1,3±0,6	43,3±1,4	41,8±1,2	118,4±4,1	115,0±1,0
rk-208	73,1±0,3	72,5±0,1	74,9±0,6	75,8±1,0	1,8±0,3	3,3±1,1	38,4±0,9	39,7±3,2	113,3±1,5	115,4±4,6
rk-209	73,1±0,1	73,5±0,5	74,6±0,2	76,1±0,1	1,5±0,1	2,6±0,4	42,4±3,4	42,5±1,2	117,0±3,6	118,6±1,3
rk-210	75,8±1,5		77,5±1,0		1,7±0,5		37,0±1,0		114,5±2,1	
rk-212	75,0±0,4	74,9±0,9	76,7±0,1	75,7±1,0	1,8±0,3	0,8±0	38,7±1,5	43,3±1,7	115,4±1,4	119,0±1,3
rk-214	73,1±0,1	75,1±0,9	74,3±0,3	77,0±0,4	1,3±0,3	1,9±0,5	42,7±2,7	38,1±1,3	117,0±2,2	115,1±0,9
rk-215	74,5±0,7	72,9±1,9	76,2±0,8	73,9±2,4	1,7±0,2	1,0±0,5	36,8±0,3	39,0±0,6	112,9±1,1	112,9±1,7
rk-216	71,4±0	73,8±1,2	74,0±0,2	76,7±1,0	2,6±0,2	2,9±0,1	39,3±0,1	44,9±3,6	113,3±0,3	121,6±4,6
rk-217	74,4±0,1	72,2±0,3	75,4±0,1	73,2±0,3	1,0±0,2	1,0±0	34,0±0,5	37,5±0,8	109,4±0,4	110,7±0,5
rk-220	71,1±0,4	72,5±0,5	71,3±0,3	72,9±0,6	0,2±0,2	0,4±0,4	44,2±1,3	46,5±4,7	115,4±1,6	119,4±4,1
rk-221	74,1±0,4	71,4±0,8	75,9±0,9	73,0±0	1,8±0,5	1,6±0,8	34,6±0,1	44,5±0,3	110,5±0,8	117,5±0,3
rk-222	72,8±0,2	73,4±1,8	74,4±0,4	75,2±3,0	1,5±0,2	1,8±1,3	35,5±1,3	37,1±0,4	109,8±1,7	112,2±2,6
rk-223	72,0±0,8	73,4±0,3	72,8±0	74,8±0,3	0,8±0,8	1,4±0,1	42,7±1,3	36,2±0,8	115,5±1,3	111,0±1,2
rk-224	71,1±0,1	72,6±0,6	73,3±0,3	74,5±1,0	2,2±0,2	1,9±0,4	40,3±0,3	39,2±3,7	113,6±0,1	113,7±4,7
rk-225	72,8±0,3	72,5±0,3	76,2±0,2	75,8±0,2	3,3±0,2	3,3±0,5	36,3±0,2	41,5±1,7	112,5±0	117,3±1,5
rk-226	74,2±1,0	74,9±0,7	75,8±0,8	78,0±0,2	1,7±0,2	3,1±0,6	38,3±1,0	40,7±5,7	114,2±1,8	118,7±5,9
rk-227	74,5±1,5	74,7±2,3	78,3±1,8	77,9±2,9	3,8±0,3	3,2±0,6	39,2±2,2	44,4±1,9	117,5±2,6	122,3±2,3
rk-228	74,3±0,5	74,1±0,4	75,1±0,6	75,4±0,2	0,8±0,2	1,3±0,3	41,4±2,3	42,1±2,1	116,6±2,7	117,4±2,5
rk-229	73,5±0,5	75,4±0,1	75,2±0,2	77,1±0,5	1,7±0,3	1,7±0,5	35,3±0,9	44,9±1,3	110,5±0,7	122,0±0,8
rk-230	73,2±0,6	73,2±0,8	76,2±0,6	74,9±0,9	3,0±1,2	1,7±0,1	36,1±0,7	40,5±0,5	112,3±0,1	115,4±1,4
rk-232	73,0±0	75,9±1,1	75,2±0,2	77,9±1,1	2,2±0,2	2,0±0	40,2±1,3	43,2±1,8	115,3±1,5	121,1±2,9
rk-234	72,9±0,1	74,0±0,2	75,3±0,3	77,6±0,8	2,4±0,4	3,6±0,6	38,8±0,8	44,6±1,8	114,1±0	122,2±1,0
rk-235	77,9±0,7	75,8±0,8	81,2±0,2	78,0±0,5	3,3±0,9	2,3±0,3	38,6±1,6	42,9±3,8	119,8±1,4	120,9±4,3
rk-237	75,3±0,9	76,9±1,1	76,5±1,0	80,9±0,9	1,3±0,1	4,0±0,2	40,6±2,4	48,8±3,2	117,1±3,4	129,7±4,1
rk-238	75,9±0,3	75,1±0,7	76,5±0,3	76,5±0,7	0,6±0,6	1,4±0,1	39,0±1,4	39,8±1,4	115,5±1,1	116,3±0,8
rk-239	72,1±0,4	73,7±0	73,9±0,1	75,3±0,3	1,9±0,4	1,6±0,3	37,9±0,5	37,2±0,7	111,8±0,6	112,4±0,9
rk-240	71,9±1,3	69,8±0	72,7±1,7	70,3±0,1	0,8±0,4	0,4±0,1	38,8±1,2	39,6±0,4	111,5±0,5	109,8±0,5
rk-241	71,4±0	71,9±0,8	72,5±0,1	72,1±1,3	1,2±0,2	0,2±0,5	38,5±0,1	40,9±2,6	111,1±0,3	113,0±1,3
rk-242	73,2±0,2	73,6±0,6	73,9±0,1	74,6±0,2	0,7±0	1,0±0,4	36,4±0,6	42,6±2,4	110,3±0,5	117,2±2,2
rk-243	74,6±0,4	74,9±0,1	75,5±0,5	76,3±0	0,9±0,1	1,4±0,1	39,3±0,3	41,4±2,3	114,8±0,8	117,8±2,3
rk-244	73,8±0	71,7±1,2	74,3±0,1	72,0±1,2	0,4±0,1	0,3±0	39,3±0,3	36,9±0,6	113,5±0,1	108,9±0,6
rk-245	72,0±0,4	72,3±0,7	73,8±0,2	74,1±0,5	1,8±0,2	1,8±0,2	36,7±1,3	35,3±2,8	110,5±1,5	109,4±3,2
rk-246	72,2±0,4	72,8±0,2	73,1±0,5	73,7±0,5	1,0±0,2	0,9±0,3	37,8±0,4	36,2±0,2	110,9±0,9	109,9±0,7
Среднее	73,5±0,5	73,7±0,7	75,1±0,6	75,5±1,1	1,6±0,2	1,8±0,2	38,8±1,9	41,1±5,3	113,9±2,7	116,6±6,9
Контрольные формы										
rk-5	76,7±0,4		78,2±0,5		1,4±0,3		42,5±0,4		120,7±0,4	
rk-5×Rf7	73,5±0,6		75,6±0,4		2,1±0,3		37,5±0,4		113,1±0,6	
rk-5×Ky123	74,7±1,3		76,1±1,1		1,4±0,5		42,7±1,7		118,8±2,2	

Таблица А8 (продолжение)

ДН-линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	210,8±4,4	200,8±5,0	173,3±4,4	170,7±5,0	37,6±0,6	30,1±0,7	21,6±0,1	20,0±0,2
rk-203	210,9±0,5	198,6±3,4	175,5±2,3	164,7±1,9	35,4±1,8	33,9±1,5	20,3±1,8	20,7±0,2
rk-204	201,1±3,9	190,6±3,2	166,0±2,5	157,2±2,8	35,1±1,4	33,4±0,4	21,8±0,8	21,3±0,5
rk-205	207,3±2,5	197,6±8,8	169,2±2,2	164,4±8,4	38,1±0,3	33,2±0,3	21,3±0,1	18,2±0,8
rk-206	202,8±4,7	195,5±5,3	165,7±5,0	161,5±4,7	37,2±0,3	34,0±0,7	20,8±2,2	19,3±1,4
rk-208	195,6±0,4	190,0±1,0	159,3±1,5	158,1±1,9	36,3±1,1	31,9±0,9	21,4±0,6	18,6±0,1
rk-209	198,5±7,1	187,2±6,7	163,0±7,0	156,5±6,0	35,5±0,1	30,7±0,7	21,7±0,7	19,8±0,8
rk-210	199,3±3,8		163,0±4,0		36,3±0,3		22,2±0,7	
rk-212	194,4±6,8	193,1±10,1	156,7±7,5	159,6±10,3	37,8±0,8	33,5±0,2	22,2±0,2	19,9±0,7
rk-214	194,1±6,4	182,2±0,2	157,6±6,6	149,6±0	36,5±0,2	32,6±0,2	20,7±0	18,5±1,3
rk-215	205,7±8,5	205,4±9,4	165,6±8,6	172,2±10,2	40,1±0,1	33,3±0,8	22,4±1,3	21,4±1,2
rk-216	197,0±0,4	183,3±9,0	160,0±0,2	152,3±9,0	37,0±0,2	31,0±0	19,3±0,3	18,3±0,3
rk-217	198,6±4,8	205,5±2,3	160,2±3,8	172,1±3,1	38,4±0,9	33,4±0,8	19,9±0,4	19,0±0,8
rk-220	216,0±2,5	196,3±0,9	178,7±3,5	165,7±0,7	37,3±1,0	30,6±0,2	22,3±1,0	19,5±2,7
rk-221	194,8±2,3	202,3±4,1	160,3±3,2	169,2±4,2	34,4±0,9	33,1±0,1	22,4±0,3	21,1±0,4
rk-222	202,6±0,4	188,1±2,3	162,5±1,0	154,6±1,2	40,1±0,6	33,6±1,1	22,2±0,5	20,5±0,5
rk-223	200,9±4,3	174,0±5,9	163,1±3,9	142,8±5,2	37,8±0,4	31,2±0,5	21,4±0,2	16,8±0,8
rk-224	200,2±1,4	186,3±0,3	164,3±1,3	156,4±0,8	36,0±0,2	29,8±1,0	19,9±0,5	18,1±0,7
rk-225	201,9±1,1	195,2±1,8	166,0±0,4	163,2±2,2	35,9±0,7	32,0±0,4	21,1±0,6	20,2±1,0
rk-226	209,8±3,7	202,3±7,6	171,1±4,1	167,1±7,8	38,8±0,4	35,2±0,2	22,1±0,1	20,8±0,6
rk-227	188,9±4,9	181,6±4,4	151,4±5,9	147,4±4,8	37,5±1,0	34,2±0,3	23,8±2,5	21,2±1,3
rk-228	204,1±3,4	199,5±6,3	164,7±2,8	164,2±5,6	39,4±0,6	35,3±0,7	24,2±1,2	23,0±0,6
rk-229	197,4±0,4	189,1±2,3	162,4±0,6	156,8±1,8	35,0±0,2	32,3±0,5	20,8±0,6	19,1±0,3
rk-230	208,5±4,1	202,8±0,4	170,6±4,0	169,3±0,3	37,9±0,1	33,5±0,7	21,5±0,1	20,4±0,6
rk-232	195,3±2,4	190,5±3,5	161,8±1,9	159,7±3,5	33,5±0,5	30,8±0	21,8±0,8	20,4±0,6
rk-234	208,5±2,0	200,8±1,2	169,3±1,4	166,3±1,5	39,2±0,7	34,5±0,3	21,5±1,2	20,5±0,5
rk-235	182,0±1,2	188,3±7,0	146,5±2,1	154,6±7,1	35,5±0,9	33,8±0,1	20,4±0,4	18,7±0,3
rk-237	200,1±2,1	200,3±4,3	162,3±3,2	169,6±4,2	37,8±1,1	30,7±0,1	21,1±0,4	19,1±0,1
rk-238	215,5±8,9	197,6±3,6	173,2±8,2	163,2±3,3	42,3±0,7	34,4±0,3	20,9±0,1	17,9±0,8
rk-239	203,5±1,3	189,3±7,5	167,3±1,7	156,9±6,9	36,2±0,4	32,4±0,6	22,8±1,4	18,8±0,8
rk-240	184,8±7,1	187,8±8,3	142,1±7,1	151,9±8,1	42,7±0	35,9±0,3	20,8±1,8	18,8±1,1
rk-241	190,3±1,1	183,2±1,7	154,1±0,5	150,7±2,8	36,2±0,6	32,5±1,2	20,1±0,6	18,0±0,2
rk-242	195,8±3,3	205,0±3,0	156,3±4,0	168,2±2,4	39,5±0,7	36,8±0,6	19,0±0,5	17,7±0,5
rk-243	202,1±4,3	200,8±3,3	168,2±3,3	168,5±3,2	33,9±0,9	32,3±0,3	21,8±0,2	19,8±0
rk-244	195,7±0,7	179,1±3,4	158,4±1,4	147,9±3,6	37,3±0,7	31,2±0,2	19,3±0,5	17,7±0,7
rk-245	194,6±3,2	179,0±0,4	156,6±3,2	146,5±0,5	38,0±0	32,5±0,1	21,3±0,1	17,5±0,5
rk-246	197,6±4,0	182,6±1,0	163,5±4,1	152,4±1,4	34,2±0,2	30,1±0,5	20,6±0,4	17,6±0,2
Среднее	200,2±1,3	192,5±1,4	163±1,2	159,8±1,3	37,2±0,3	32,8±0,3	21,3±0,2	19,4±0,2
Контрольные формы								
rk-5	185,5±2,3		156,0±2,3		29,5±0,2		17,9±0,4	
rk-5×Rf7	205,6±0,3		169,3±0,4		36,3±0,1		20,8±0,4	
rk-5×Ky123	199,7±2,7		169,2±2,2		30,5±0,6		19,1±0,6	

Таблица А8 (продолжение)

ДН-линия	Озерненность, %		Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен	
	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123	ДН×Rf7	ДН×Ку123
rk-202	99,6±0,4	100±0	171,8±5,9	156,8±7,0	47,0±0,7	44,6±1	19,8±0,2	15,0±0,6
rk-203	98,3±1,7	99,9±0,1	147,8±9,8	159,3±1,5	47,6±0,2	46,7±0,3	21,0±0,6	16,0±0
rk-204	100±0	99,9±0,1	156,6±14,6	160,6±3,0	46,0±1,5	44,5±0,3	17,8±0,8	14,4±0,4
rk-205	100±0	98,7±1,3	161,2±2,7	145,1±2,3	45,6±0,6	41,3±1,6	18,0±0	14,2±0,2
rk-206	99,9±0,1	100±0	161±11,6	153,1±2,9	47,6±0,8	44,8±0,7	19,3±0	15,2±0,2
rk-208	100±0	99,3±0,7	154,3±7,0	143,2±5,4	44,7±0,5	43,6±1,6	17,2±0,8	14,8±0,8
rk-209	99,7±0,3	100±0	170,0±5,6	156,7±5,2	48,7±1,1	46,3±0,3	21,3±0,8	16,2±0,2
rk-210	100±0		170,7±11,2		44,3±0,9		18,5±0,5	
rk-212	99,0±0,2	100±0	167,3±5,5	161,5±0,5	42,9±0,1	43,0±2,3	17,7±0,3	14,7±0,2
rk-214	100±0	99,9±0,1	161,7±0,3	153,9±8,3	42,7±1,2	40,0±0,4	15,6±0,1	12,8±0,4
rk-215	100±0	100±0	169,9±1,6	168,8±2,8	46,7±0,5	45,7±0,1	19,7±0,3	16,1±0,5
rk-216	99,9±0,1	99,7±0,3	158,9±0,3	161,1±3,4	45,4±1,2	44,6±0,6	19,4±0,2	14,3±0,3
rk-217	99,5±0,3	100±0	165,1±0,3	172,0±0,8	41,7±0,5	40,7±0,3	18,7±0,7	14,7±0
rk-220	99,9±0,1	95,9±4,1	177,1±1,6	160,6±1,6	45,5±0	42,1±0,4	16,9±0,4	12,9±0,1
rk-221	99,9±0,1	100±0	140,7±5,3	183,0±2,0	45,9±0,6	47,3±0,3	19,7±0,3	16,3±0,3
rk-222	99,6±0,4	99±0,6	176,3±0,8	159,7±0,8	45,9±0,1	42,7±1,5	19,2±0,2	15,6±0
rk-223	99,9±0,1	99,9±0,1	165,4±1,2	152,8±0,6	43,3±0,5	38,3±0,9	16,7±0,3	12,2±0,2
rk-224	99,9±0,1	100±0	174,5±3,3	149,8±0,5	45,4±0,6	41,9±0,4	18,5±0,1	14,9±0,1
rk-225	100±0	99,9±0,1	171,2±1,0	167,0±4,2	48,0±0	46,5±1,1	20,9±0,1	16,2±0,2
rk-226	100±0	99,6±0,4	165,6±1,9	156,2±5,2	44,5±0,8	42,8±1,0	19,8±0,8	13,1±0,3
rk-227	94,3±1,5	98,0±1,3	142,9±7,3	161,5±6,3	48,7±1,1	46,0±0,9	22,0±0,5	15,7±0,4
rk-228	100±0	100±0	134,3±8,5	150,8±7,6	48,9±1,4	47,6±1,2	20,1±0,5	14,2±0,5
rk-229	99,9±0,1	98,2±1,0	168,5±0,1	155,0±3,2	44,4±0	39,9±0,5	18,9±0,1	13,5±0,2
rk-230	99,8±0,2	100±0	164,1±10,7	180,7±3,9	43,5±1,3	42,3±0,7	18,8±0	14,4±0,4
rk-232	95,0±1,3	75,1±3,1	147,3±2,0	146,3±3,3	40,8±0,8	38,2±1,2	18,2±0,2	14,0±0,4
rk-234	99,6±0	98,8±1,0	167,1±1,9	160,8±0,8	46,6±0,6	43,2±1,0	20,7±0,3	15,6±0
rk-235	86,0±2,4	99,6±0,4	131,0±12,0	148,1±0,9	40,8±0,3	42,9±2,4	17,7±0,3	14,4±0,8
rk-237	99,6±0,4	98,7±1,2	160,9±10,8	153,3±7,9	41,9±1,1	40,7±0,5	16,8±0,2	14,4±0,1
rk-238	100±0	100±0	177,9±10,9	175,0±3,8	44,0±0,3	42,8±0,8	16,8±0,4	14,3±0,3
rk-239	97,8±2,0	100±0	155,6±0,2	150,8±0,5	48,3±0,1	44,1±0,1	21,3±0,1	16,2±0,2
rk-240	98,3±1,7	100±0	163,6±9,8	174,3±1,7	43,6±1,6	43,5±0,3	18,5±0,8	14,8±0,5
rk-241	100±0	100±0	172,6±4,4	163,0±1,8	43,3±0,3	41,3±0	18,4±0,4	13,7±0,3
rk-242	100±0	99,9±0,1	146,7±25,5	161,7±15,5	41,2±0,5	40,9±0,5	17,1±0,4	14,0±0
rk-243	99,8±0	99,0±1,0	165,3±4,5	169,4±2,2	43,7±0,3	43,4±0,2	17,3±0	14,3±0
rk-244	99,9±0,1	99,8±0,3	159,2±1,0	155,1±2,3	45,6±0,1	41,3±0,4	19,5±0,5	14,0±0,3
rk-245	99,9±0,1	99,5±0,5	146,7±10,7	159,3±13,5	45,5±0,3	42,7±1,3	17,9±0,5	13,5±0,1
rk-246	100±0	100±0	173,7±7,1	147,5±6,3	45,6±0	42,9±0,9	18,0±0,4	14,4±0
Среднее	99,1±0,4	98,8±0,7	161,2±2,0	159,3±1,6	45±0,4	43,1±0,4	18,7±0,2	14,6±0,2
Контрольные формы								
rk-5	99,4±0,2		139,2±4,1		41,2±0,6		16,4±0,2	
rk-5×Rf7	99,9±0,1		159,1±3,6		45,6±0,2		19,3±0,2	
rk-5×Ку123	100±0		152,1±1,3		43,2±0,7		13,8±0,2	

Таблица А8 (окончание)

ДН-линия	Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г		Вес зерна с прочих початков, г		Общая продуктивность, г	
	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123	ДН×Rf7	ДН×Ky123
rk-202	26,7±1,3	24,5±1,7	164,9±7,8	135,8±11,3	13,0±6,8	21,0±8,7	177,9±10,4	156,8±14,4
rk-203	25,0±0,6	27,8±0,2	136,0±8,1	138,2±8,0	9,0±9,0	9,0±9,0	145,0±5,2	147,2±9,7
rk-204	27,0±0,2	28,5±1,3	135,5±8,5	125,1±8,0	0±0	20,8±20,8	135,5±8,5	146,0±25,2
rk-205	28,5±1,5	24,3±1,6	152,3±9,0	95,9±7,3	12,1±6,1	3,3±0,6	164,4±4,2	99,2±7,2
rk-206	27,5±1,1	26,2±1,3	157,4±8,5	130,8±7,3	14,3±2,8	27,8±9,3	171,6±8,4	158,5±8,0
rk-208	23,2±1,5	23,1±1,1	137,3±7,8	110,1±8,4	33,0±4,5	18,0±6,8	170,3±10,4	128,1±10,3
rk-209	31,1±0,5	27,9±0,1	170,9±9,5	144,1±7,3	0±0	0±0	170,9±9,5	144,1±7,3
rk-210	23,3±1,3		167,5±10,2		0±0		167,5±10,2	
rk-212	25,6±0,4	28,8±2,3	133,5±8,5	133,4±9,6	13,7±5,8	11,5±11,5	147,2±8,5	144,9±12,9
rk-214	27,1±1,1	25,8±2,4	139,5±8,5	107,8±8,0	0±0	0±0	139,5±8,5	107,8±8,0
rk-215	25,1±0,3	27,7±0,7	153,5±7,8	147,2±7,6	0±0	5,0±5,0	153,5±7,8	152,2±8,2
rk-216	23,0±1,4	27,0±0,5	145,0±8,1	117,8±9,6	7,2±7,2	15,6±3,1	152,2±8,2	133,4±11,1
rk-217	23,2±0,6	24,6±0,4	128,9±8,5	129,6±7,3	7,6±7,6	15,0±15,0	136,5±8,1	144,6±10,1
rk-220	29,5±1,0	25,4±0,6	170,5±8,5	121,7±8,4	13,1±13,1	12,1±12,1	183,7±8,8	133,8±9,3
rk-221	23,4±0,4	36,4±0,9	131,5±7,8	184,8±7,6	0±0	1,2±1,2	131,5±7,8	186,0±7,6
rk-222	28,0±0	25,9±1,7	162,1±8,5	119,5±7,6	10,9±9,6	0±0	173,0±10,7	119,5±7,6
rk-223	26,8±0,8	22,2±0,6	143,7±9,0	96,2±9,0	0,6±0,6	0±0	144,3±9,0	96,2±9,0
rk-224	26,1±1,1	23,0±1,5	165,1±8,1	118,3±8,0	0±0	11,6±7,6	165,1±8,1	129,9±8,6
rk-225	32,7±0,9	33,3±3,1	163,8±9,0	149,8±8,0	0±0	14,1±9,5	163,8±9,0	163,9±8,8
rk-226	23,5±1,3	26,3±1,6	148,3±7,8	125,1±9,6	27,0±6,7	35,8±8,7	175,3±9,5	160,9±12,4
rk-227	24,6±1,8	27,0±1,5	119,4±11,0	131,3±9,0	0,8±0,8	8,4±2,0	120,3±11,0	139,7±10,3
rk-228	22,4±2,3	26,1±2	134,2±13,5	136,8±11,3	0±0	4,6±4,6	134,2±13,5	141,4±12,4
rk-229	25,0±0,2	23,7±1,7	146,8±8,1	106,8±7,6	4,1±3,9	10,7±3,7	150,9±8,5	117,4±6,4
rk-230	24,9±2,1	30,2±1,2	144,3±8,5	145,3±9,0	4,4±4,4	6,3±6,3	148,7±9,1	151,6±10,0
rk-232	22,3±0,3	21,4±1,2	85,8±7,8	63,0±8,0	17,3±8,8	14,1±1,5	103,2±9,5	77,1±8,5
rk-234	34,2±0,8	33,0±0,6	150,4±9,0	133,0±7,6	0±0	5,2±5,2	150,4±9,0	138,2±7,8
rk-235	20,6±2,4	24,9±2,4	85,2±3,8	111,0±13,4	9,0±0,8	17,9±7,1	94,2±3,0	128,9±6,3
rk-237	22,3±2,2	23,6±2,2	125,1±11,9	106,3±5,0	17,9±7,9	4,9±4,9	143,0±13,8	111,1±5,1
rk-238	25,9±1,4	26,2±2,4	157,8±9,2	144,2±11,8	17,3±3,8	3,2±2,4	175,0±9,5	147,4±12,2
rk-239	26,8±1,0	23,2±0,2	146,7±1,3	113,8±2,0	6,3±2,1	0±0	153,0±0,8	113,8±2,0
rk-240	23,8±2,2	26,3±0,3	142,5±18,5	142,3±2,1	3,9±3,9	13,2±6,0	146,4±22,4	155,4±6,1
rk-241	23,6±1,2	22,0±0,5	156,1±7,4	123,8±2,7	1,4±1,2	16,3±16,3	157,4±7,6	140,1±18,9
rk-242	20,7±2,5	25,1±0,9	113,3±16,7	119,1±15,7	13,8±0,8	33,9±12,7	127,2±14,8	153,0±18,4
rk-243	29,8±1,3	32,7±0,7	135,7±3,5	132,2±1,2	5,3±5,3	21,9±0,3	141,0±3,8	154,1±1,9
rk-244	25,1±0,1	20,6±0,1	146,3±1,2	112,8±3,8	25,3±1,5	19,3±7,3	171,5±2,2	132,0±3,5
rk-245	27,9±1,7	24,3±2,3	127,5±8,9	107,7±11,7	36,7±19,9	0±0	164,2±11,0	107,7±11,7
rk-246	22,2±1,7	20,8±1,4	148,3±9,4	112,8±8,1	12,9±6,4	6,5±6,7	161,2±12,7	119,3±10,9
Среднее	25,6±0,5	26,1±0,6	142,5±3,3	124,3±3,7	9,1±1,6	11,3±1,6	151,6±3,3	135,6±3,7
Контрольные формы								
rk-5	15,8±0,8		105,5±4,1		0,3±0,3		105,7±4,1	
rk-5×Rf7	22,5±0,2		147,7±5,6		2,6±1,9		150,3±6,0	
rk-5×Ky123	22,7±0,9		121,2±5,0		3,4±2,4		124,6±5,4	

Таблица А9. Гибридная комбинация МК01×А619, серия МА-0, тесткроссы (2009 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка– созревание, дн.		День созревания (от сева)		Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН1	64,6±0,7	66,2±0,5	68,3±0,8	68,1±0,6	3,8±0,3	1,9±0,3	41,0±1,6	37,4±1,0	111,2±1,8	106,0±1,1	181,5±3,4	186,8±3,1	144,8±3,0	150,7±2,6	36,8±0,8	36,1±1,4
2-2	66,6±0,7	63,7±0,5	69,1±0,8	67,8±0,6	2,5±0,3	4,1±0,4	40,6±1,1	36,5±0,8	109,8±1,3	104,5±0,9	165,0±3,4	167,7±3,3	129,6±3,0	135,6±2,8	35,4±0,8	32,1±1,5
3-2	64,8±0,8	65,1±0,5	68,3±0,9	67,3±0,6	3,5±0,3	2,3±0,3	40,8±1,1	37,9±0,7	109,3±1,3	105,3±0,8	159,9±3,6	167,4±3,1	126,2±3,2	131,4±2,6	33,6±0,9	36,1±1,4
8-2	63,8±0,7	68,9±0,5	65,9±0,8	71,9±0,6	2,1±0,3	3,0±0,3	45,2±1,6	31,5±0,7	111,3±1,8	103,4±0,8	197,3±3,4	154,2±3,2	157,9±3,0	125,2±2,7	39,4±0,8	29,0±1,4
9-2	68,5±0,9	65,9±0,5	72,9±1,0	69,0±0,6	4,4±0,4	3,1±0,3	41,3±1,4	38,8±1,0	115,8±1,6	109,5±1,2	166,2±4,3	182,7±3,1	132,5±3,8	146,6±2,6	33,7±1,0	36,1±1,4
6-00	63,1±0,7	64,7±0,5	68,7±0,8	68,2±0,6	3,8±0,3	3,5±0,4	40,2±1,6	36,0±0,9	108,8±1,8	104,5±1,0	169,9±3,4	166,5±3,4	132,2±3,0	131,3±2,9	37,8±0,8	35,2±1,5
13-00	66,8±0,8	65,3±0,5	68,5±0,8	67,6±0,6	1,7±0,3	2,3±0,3	45,2±1,1	41,8±0,8	114,2±1,3	109,9±0,9	154,0±3,5	173,9±3,1	118,5±3,1	139,0±2,6	35,5±0,8	34,9±1,4
14-00		66,3±0,5		68,6±0,6		2,3±0,3		40,8±0,8		110,1±0,9		168,8±3,1		134,6±2,6		34,3±1,4
17-00	64,4±0,7		68,9±0,8		4,5±0,3		42,9±1,0		112,0±1,2		160,4±3,4		124,4±3,0		35,9±0,8	
18-00	61,5±0,7	65,9±0,5	64,3±0,8	68,0±0,6	2,8±0,3	2,1±0,3	42,5±1,2	38,6±0,7	106,9±1,3	106,6±0,8	162,9±3,4	159,5±3,2	126,7±3,0	126,1±2,7	36,2±0,8	33,5±1,4
22а	61,4±0,8	60,2±0,5	67,5±0,8	64,5±0,6	6,1±0,3	4,3±0,3	39,1±1,2	34,8±1,3	107,1±1,4	101,4±1,5	175,7±3,5	170,6±3,1	142,6±3,1	137,1±2,6	33,1±0,8	33,4±1,4
29-00	67,9±0,7	63,2±0,5	69,1±0,8	65,9±0,6	1,3±0,3	2,7±0,3	38,9±1,2	36,3±0,9	108,4±1,4	102,2±1,0	162,9±3,4	172,3±3,1	129,3±3,0	141,0±2,6	33,7±0,8	31,3±1,4
32-00	63,9±0,7	62,4±0,5	69,7±0,8	67,3±0,6	5,8±0,3	4,8±0,3	41,0±1,1	33,9±1,1	110,9±1,2	101,6±1,2	182,3±3,4	178,7±3,1	147,8±3,0	144,3±2,6	34,4±0,8	34,4±1,4
34-00	66,6±0,8	65,6±0,5	71,4±0,9	68,7±0,6	4,8±0,4	3,1±0,4	44,2±1,3	39,4±0,8	117,6±1,5	108,2±0,9	165,8±3,9	164,8±3,3	128,7±3,5	130,1±2,8	37,2±0,9	34,6±1,5
37-00	66,4±0,7		68,9±0,8		2,6±0,3		40,7±1,2		110,6±1,4		168,2±3,4		130,5±3,0		37,7±0,8	
44-00	69,1±1,1	63,1±0,5	72,3±1,2	65,4±0,6	3,1±0,5	2,3±0,3	43,5±1,6	39,0±1,2	116,2±1,8	103,5±1,3	166,7±5,1	185,8±3,1	131±4,5	151,9±2,6	35,7±1,2	33,9±1,4
Среднее	65,3±0,6	64,7±0,6	68,9±0,6	67,7±0,5	3,5±0,4	3,0±0,2	41,8±0,5	37,3±0,7	111,3±0,8	105,5±0,8	169,2±2,8	171,4±2,5	133,5±2,7	137,5±2,3	35,7±0,5	33,9±0,5
Контрольные формы																
F ₁	62,5±0,4		64,7±0,4		2,2±0,2		43,5±0,8		108,5±1,0		201,5±1,9		161,5±1,8		40,0±0,6	
F ₂	65,2±0,4		68,6±0,5		3,3±0,3		41,3±1,1		110,2±1,0		174,5±4,0		138,8±3,6		35,7±0,8	
B ₁	63,1±0,6		66,8±0,5		3,8±0,3		41,0±1,2		108,3±1,7		185,8±2,9		147,6±2,5		38,2±0,8	
B ₂	63,7±0,5		68,4±0,6		4,8±0,4		36,0±1,1		105,3±1,1		178,1±5,1		143,4±4,5		34,7±0,9	
МК01	68,3±0,5		73,6±0,6		5,3±0,2		38,8±0,5		113,1±0,8		144,8±2,6		113,3±1,9		31,5±0,8	
А619	69,2±0,4		73,3±0,5		4,1±0,3		32,2±0,6		105,5±0,6		151,1±2,2		120,4±2,2		30,7±0,3	

Таблица А9 (окончание)

ДН- линия	Диаметр нижнего междоузлия, мм		Число узлов		Озерненность початка, %		Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-1	19,6±0,7	18,8±0,5	11,5±0,2	10,8±0,2	97,2±2,5	99,1±0,3	168,9±7,0	165,1±6,3	45,2±1,2	46,7±0,9	14,7±0,6	14,4±0,4	22,8±2,3	23,4±1,8	110,1±11,1	102,9±7,8
2-2	18,3±0,7	18,4±0,6	10,5±0,2	10,1±0,2	99,4±0,5	97,6±1,4	168,1±5,2	159,4±5,2	44,7±0,9	46,3±0,7	13,6±0,5	14,5±0,4	24,8±1,7	25,6±1,5	111,4±8,2	96,3±6,8
3-2	18,2±0,7	18,4±0,5	10,8±0,2	10,3±0,2	99,8±0,2	99,4±0,2	159,8±5,0	151,5±4,9	45,3±0,8	46,7±0,7	15,5±0,4	15,7±0,3	16,7±1,6	21,8±1,4	105,1±7,9	105,3±6,1
8-2	20,7±0,7	18,1±0,5	11,3±0,2	10,3±0,2	100±0	93,0±2,2	190,3±7,0	127,9±4,9	48,5±1,2	42,4±0,7	14,0±0,6	14,4±0,3	25,5±2,3	12,3±1,4	159,8±11,1	47,9±6,1
9-2	17,5±0,9	19,1±0,5	11,3±0,2	10,9±0,2	98,3±0,8	91,9±4,0	149,7±6,1	167,4±6,7	44,9±1,0	47,2±0,9	14,8±0,5	15,8±0,5	17,2±2,0	28,6±1,9	92,5±9,6	99,0±8,3
6-00	19,6±0,7	17,2±0,6	10,9±0,2	10,0±0,2	99,0±0,6	97,6±1,0	167,4±7,0	148,1±5,7	46,7±1,4	44,0±0,8	14,7±0,6	15,6±0,4	19,9±2,3	17,1±1,6	107,2±11,1	75,5±7,1
13-00	17,6±0,7	17,6±0,5	10,0±0,2	10,8±0,2	99,9±0,1	99,8±0,2	152,2±5,0	144,7±5,2	43,8±0,8	46,1±0,7	14,2±0,4	15,4±0,4	18,9±1,6	17,2±1,5	109,6±7,9	106,8±6,5
14-00		18,9±0,5		10,3±0,2		97,5±1,2		166,0±5,2		45,5±0,7		14,6±0,4		20,4±1,5		99,5±6,5
17-00	19,5±0,7		9,9±0,2		98,7±1,1		167,3±4,6		45,7±0,8		14,3±0,4		18,9±1,5		116,9±7,3	
18-00	19,3±0,7	17,9±0,5	10,8±0,2	10,5±0,2	99,8±0,2	97,8±2	158,2±5,0	132,9±4,9	44,5±0,8	45,1±0,7	15,5±0,4	15,5±0,3	16,8±1,6	14,9±1,4	109,6±7,9	81,6±6,1
22а	19,3±0,7	20,2±0,5	10,9±0,2	9,8±0,2	98,4±1,0	99,0±0,3	174,6±5,5	161,5±8,5	44,6±0,9	46,7±1,2	13,6±0,5	13,6±0,6	26,7±1,8	25,1±2,4	117,5±8,6	104,2±10,5
29-00	20,4±0,7	19,4±0,5	11,1±0,2	10,8±0,2	99,9±0,1	99,4±0,5	156,5±5,5	159,0±6,0	45,2±0,9	45,7±0,8	14,0±0,5	14,0±0,4	22,5±1,8	21,2±1,7	114,1±8,6	99,3±7,4
32-00	21,0±0,7	21,1±0,5	11,0±0,2	10,3±0,2	95,4±1,6	98,9±0,6	196,5±4,8	159,7±7,1	48,1±0,8	46,7±1,0	14,8±0,4	14,9±0,5	31,6±1,6	21,0±2,0	126,9±7,6	95,8±8,9
34-00	20,6±0,8	19,1±0,6	10,3±0,2	9,7±0,2	90,1±6,8	96,4±1,2	185,4±5,7	185,4±5,2	46,7±1,0	45,7±0,8	13,6±0,5	13,2±0,4	25,2±1,9	25,6±1,5	124,7±9,1	114,0±6,5
37-00	20,9±0,7		11,6±0,2		99,6±0,2		160,8±5,5		46,9±0,9		15,0±0,5		19,9±1,8		116,4±8,6	
44-00	22,0±1,0	19,7±0,5	11,1±0,3	11,1±0,2	99,5±0,3	99,7±0,2	180,5±7,0	176,2±7,7	46,8±1,2	48,1±1,1	14,0±0,6	13,7±0,5	27,2±2,3	24,3±2,2	140,6±11,1	136,2±9,6
Среднее	19,6±0,3	18,8±0,3	10,9±0,1	10,4±0,1	98,3±0,7	97,6±0,6	169,1±3,6	157,5±4,2	45,8±0,4	45,9±0,4	14,4±0,2	14,7±0,2	22,3±1,2	21,3±1,2	117,5±4,1	97,5±5,3
Контрольные формы																
F ₁	21,1±0,4		11,1±0,1		100±0		189,9±4,5		50,2±0,5		15,6±0,4		30,7±1,6		175,6±7,0	
F ₂	19,9±0,6		11,0±0,2		96,2±2,4		174,3±5,9		46,1±1,0		15,1±0,4		22,2±1,7		119,7±9,6	
B ₁	22,1±0,6		11,3±0,2		99,8±0,2		177,5±7,5		48,1±0,9		14,7±0,8		24,0±1,5		134,5±6,0	
B ₂	19,9±0,8		10,8±0,2		95,6±1,4		150,7±7,7		42,9±1,1		14,7±0,6		18,1±1,7		81,2±8,6	
МК01	19,0±0,4		10,7±0,2		97,8±0,6		141,3±4,0		41,7±0,6		13,8±0,2		16,1±1,0		82,1±4,6	
А619	17,2±0,3		9,9±0,2		77,1±5,4		119,7±3,4		41,8±0,7		14,8±0,3		14,4±0,5		39,3±3,4	

Таблица А10. Гибридная комбинация МК01×А619, серия МА-0, тесткроссы (2010 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка– созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-1	69,6±0,5	70,4±0,4	73,2±0,6	73,6±0,5	3,6±0,3	3,2±0,5	35,8±0,6	33,9±1,0	109,0±0,7	107,5±0,9
ДН-2	68,1±0,5	69,8±0,5	71,7±0,6	75,1±0,6	3,5±0,3	5,4±0,5	33,1±0,6	32,5±1,0	104,8±0,7	107,6±1,0
1-2	70,1±0,5	70,2±0,5	73,2±0,6	71,8±0,6	3,1±0,3	1,6±0,5	34,8±0,6	34,8±1,1	108,1±0,7	106,6±1,1
4-2	71,0±0,5	67,2±0,5	74,4±0,6	69,8±0,6	3,5±0,3	2,6±0,5	32,1±0,6	30,4±1,1	106,5±0,7	100,2±1,0
6-2	68,5±0,5	70,4±0,5	70,6±0,6	72,8±0,6	2,2±0,3	2,4±0,5	35,0±0,6	32,5±1,0	105,7±0,7	105,3±1,0
8-2	68,6±0,5	74,5±0,8	70,8±0,7	77,3±0,9	2,2±0,3	2,7±0,8	35,3±0,6	25,8±1,7	106,1±0,7	103,4±1,4
9-2	71,6±0,7	70,4±0,5	74,2±0,9	74,7±0,6	2,5±0,3	4,3±0,5	34,8±0,8	29,7±1,0	109,0±0,9	104,4±1,0
10-2	67,2±0,5	67,9±0,4	70,2±0,6	69,7±0,5	3,0±0,3	1,7±0,5	31,1±0,6	27,6±1,0	101,4±0,7	97,3±0,9
3-00	70,0±0,5	69,8±0,4	72,3±0,7	71,8±0,5	2,3±0,3	2,0±0,5	34,6±0,6	30,6±1,0	107,0±0,7	102,4±0,9
4-00	70,5±0,6	73,3±0,4	72,7±0,7	76,3±0,5	2,2±0,3	3,1±0,5	34,2±0,7	29,0±1,0	106,9±0,8	105,3±0,9
12-00	68,0±0,6	70,7±0,6	72,8±0,7	75,9±0,7	4,8±0,3	5,2±0,6	34,2±0,7	29,0±1,3	107,0±0,8	104,9±1,2
14-00	73,0±0,5	70,1±0,4	76,0±0,7	73,3±0,5	3,0±0,3	3,2±0,5	35,4±0,6	35,4±1,0	111,4±0,7	108,7±0,9
19-00	69,1±0,6	69,4±0,5	72,4±0,8	73,4±0,6	3,2±0,3	4,0±0,5	34,3±0,8	27,3±1,0	106,7±0,8	100,7±1,0
20-00	67,5±0,5	69,8±0,5	70,5±0,6	72,9±0,5	3,0±0,3	3,1±0,5	33,2±0,6	30,6±1,0	103,7±0,7	103,5±1,0
22a	69,7±0,5	66,2±0,4	74,1±0,7	70,3±0,5	4,4±0,3	4,1±0,5	33,9±0,6	33,2±1,0	108,0±0,7	103,5±0,9
27-00	68,9±0,5		74,4±0,6		5,5±0,3		34,9±0,6		109,3±0,7	
28-00	69,1±0,5	68,9±0,4	71,9±0,7	71,4±0,5	2,7±0,3	2,5±0,5	34,1±0,6	31,6±1,0	106,0±0,7	103,0±0,9
30-00	67,7±0,6	69,3±0,5	71,1±0,7	73,0±0,6	3,4±0,3	3,7±0,5	35,6±0,7	34,4±1,1	106,6±0,8	107,4±1,0
31-00	70,9±0,6	69,7±0,8	74,5±0,8	73,3±0,9	3,6±0,3	3,6±0,8	34,8±0,7	33,0±1,7	109,4±0,8	106,3±1,4
32-00	68,9±0,5	68,3±0,4	73,6±0,7	71,6±0,5	4,7±0,3	3,4±0,5	33,7±0,6	31,6±1,0	107,3±0,7	103,3±0,9
35-00	71,6±0,6	67,8±0,5	75,2±0,7	71,2±0,6	3,6±0,3	3,5±0,5	32,3±0,7	28,6±1,1	107,5±0,8	99,9±1,0
36-00	69,3±0,5	70,4±0,5	72,6±0,6	75,0±0,6	3,3±0,3	4,6±0,5	35,1±0,6	33,0±1,1	107,7±0,7	107,9±1,1
37-00	74,9±0,7	71,3±0,5	76,5±0,9	74,5±0,6	1,6±0,4	3,3±0,5	34,3±0,9	31,6±1,0	110,7±0,9	106,1±1,0
38-00	68,3±0,5	68,7±0,5	71,2±0,6	71,5±0,6	3,0±0,3	2,8±0,5	35,4±0,6	30,0±1,1	106,7±0,7	101,5±1,1
39-00	68,3±0,5	71,4±0,5	70,9±0,7	75,4±0,6	2,7±0,3	4,0±0,5	37,5±0,6	30,0±1,0	108,5±0,7	105,4±1,0
44-00	69,6±0,6	68,4±0,5	72,7±0,7	71,1±0,5	3,1±0,3	2,7±0,5	35,2±0,7	34,2±1,0	107,9±0,8	105,3±1,0
46-00	69,6±0,5	69,9±0,4	71,4±0,6	70,8±0,5	1,8±0,3	1,0±0,5	36,0±0,6	36,6±1,0	107,4±0,7	107,5±0,9
47-00	70,7±0,5	71,3±0,5	73,3±0,6	73,3±0,5	2,5±0,3	2,0±0,5	35,2±0,6	35,3±1,0	108,5±0,7	108,7±1,0
Среднее	69,7±0,3	69,9±0,3	72,8±0,3	73,1±0,4	3,1±0,2	3,2±0,2	34,5±0,2	31,5±0,5	107,3±0,4	104,6±0,6
Контрольные формы										
F ₁	68,4±0,4		70,5±0,4		2,0±0,2		36,8±0,3		107,2±0,6	
F ₂	69,6±0,5		73,2±0,4		3,6±0,1		34,2±0,1		107,4±0,4	
B ₁	68,4±0,2		71,5±0,2		3,1±0		35,8±0,7		107,2±0,6	
B ₂	69,7±0,2		72,8±0,4		3,1±0,2		33,3±0,4		106,0±0,5	
МК01	73,2±0,8		76,4±0,4		3,2±0,6		31,3±0,7		107,6±0,6	
А619	74,2±0,5		78,4±0,6		4,1±0,4		26,4±0,5		104,7±0,8	

Таблица А10 (продолжение)

ДН- линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм		Озерненность початка, %	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-1	200,2±2,9	196,3±3,5	162,9±2,6	159,2±3,3	37,2±0,7	37,1±0,5	19,8±0,7	19,4±0,5	100±0	98,6±0,1
ДН-2	203,3±2,9	193,3±3,7	167,4±2,6	157,9±3,6	35,9±0,7	35,4±0,6	20,7±0,7	18,4±0,5	99,2±0,6	80,6±3,6
1-2	178,7±2,9	173,1±4,0	143,8±2,6	135,9±3,9	34,9±0,7	37,2±0,6	21,8±0,7	19,9±0,6	99,9±0,1	99,7±0,1
4-2	213,0±2,9	197,5±3,8	176,6±2,6	159,0±3,7	36,4±0,7	38,5±0,6	21,7±0,7	19,0±0,5	97,4±2,1	98,9±0,4
6-2	170,0±2,9	157,0±3,7	133,3±2,6	120,5±3,6	36,6±0,7	36,6±0,6	21,0±0,7	18,6±0,5	99,0±1,0	96,6±2,2
8-2	215,3±3,1	163,5±5,2	173,5±2,8	130,3±5,1	41,9±0,7	33,2±0,8	21,4±0,8	17,9±0,7	99,9±0	75,6±5,4
9-2	190,1±3,9	197,1±3,7	157,8±3,4	160,1±3,6	32,3±0,9	36,9±0,6	20,5±1,0	18,9±0,5	100±0	91,6±5,8
10-2	208,9±2,9	186,1±3,5	167,3±2,6	146,3±3,3	41,6±0,7	39,8±0,5	22,3±0,7	19,2±0,5	99,9±0,1	95,1±3,5
3-00	186,2±3,0	174,6±3,5	151,4±2,7	138,3±3,3	34,8±0,7	36,3±0,5	20,6±0,7	19,0±0,5	98,6±1,0	98,8±0,9
4-00	212,4±3,4	178,9±3,5	172,6±3,0	142,2±3,3	39,8±0,8	36,7±0,5	24,5±0,8	18,8±0,5	99,9±0,1	95,3±0,8
12-00	221,1±3,4	216,7±4,6	180,6±3,0	176,8±4,5	40,4±0,8	39,9±0,7	21,7±0,8	23,2±0,7	98,9±0,3	54,7±11,1
14-00	182,7±3,1	192,1±3,5	148,2±2,8	156,6±3,3	34,5±0,7	35,5±0,5	19,9±0,8	19,8±0,5	99,8±0,2	98,8±0,6
19-00	221,2±3,7	188,9±3,7	178,5±3,3	151,9±3,6	42,7±0,9	37,1±0,6	21,5±0,9	19,2±0,5	100±0	96,1±1,4
20-00	219,5±2,9	182,5±3,6	179,3±2,6	145,1±3,5	40,2±0,7	37,4±0,6	22,7±0,7	20,0±0,5	100±0	95,6±1,4
22а	194,1±3,1	185,4±3,5	158,4±2,8	148,7±3,3	35,8±0,7	36,8±0,5	20,7±0,8	18,7±0,5	98,0±0,1	97,6±2,1
27-00	192,6±2,9		158,7±2,6		33,8±0,7		20,5±0,7		95,2±0,1	
28-00	189,5±3,1	182,0±3,5	152,8±2,8	145,0±3,3	36,7±0,7	37,0±0,5	18,9±0,8	18,7±0,5	99,6±0,4	98,8±0,2
30-00	204,6±3,4	202,4±3,8	164,9±3,0	164,9±3,7	39,7±0,8	37,5±0,6	22,6±0,8	20,4±0,5	99,6±0,1	95,2±0,3
31-00	203,3±3,4	191,7±5,2	168,3±3,0	156,2±5,1	35,0±0,8	35,5±0,8	22,2±0,8	22,2±0,7	98,9±0,4	92,8±3,2
32-00	202,2±3,0	187,9±3,5	167,1±2,7	150,4±3,3	35,1±0,7	37,5±0,5	22,2±0,7	21,8±0,5	97,8±0,4	99,1±0,2
35-00	208,7±3,4	183,1±3,8	172,0±3,0	147,0±3,7	36,7±0,8	36,2±0,6	22,1±0,8	18,6±0,5	98,3±1,5	99,0±0,8
36-00	212,9±2,9	207,1±4,0	173,3±2,6	165,5±3,9	39,6±0,7	41,6±0,6	23,3±0,7	21,3±0,6	99,9±0,1	89,3±1,3
37-00	194,8±4,1	178,3±3,7	154,6±3,7	140,3±3,6	40,2±1,0	38,0±0,6	22,1±1,0	20,9±0,5	99,9±0,1	92,4±2,1
38-00	202,5±2,9	174,7±4,0	163,7±2,6	137,8±3,9	38,8±0,7	36,9±0,6	21,5±0,7	18,8±0,6	99,1±0,6	95,9±2,3
39-00	233,1±3,1	193,5±3,7	190,4±2,8	157,2±3,6	42,7±0,7	36,3±0,6	23,2±0,8	20,5±0,5	99,2±0,8	94,5±3,5
44-00	197,5±3,4	192,6±3,6	163,0±3,0	157,7±3,5	34,5±0,8	34,9±0,6	22,6±0,8	20,6±0,5	100±0	99,4±0,6
46-00	200,9±2,9	211,9±3,5	162,5±2,6	172,7±3,3	38,5±0,7	39,2±0,5	23,8±0,7	21,8±0,5	99,8±0,1	99,9±0,1
47-00	190,0±2,9	190,5±3,6	156,1±2,6	153,7±3,5	33,8±0,7	36,8±0,6	20,2±0,7	20,5±0,5	99,9±0	97,9±0,5
Среднее	201,8±2,7	188,2±2,6	164,3±2,3	151,1±2,5	37,5±0,6	37,1±0,3	21,6±0,2	19,8±0,2	99,2±0,2	92,7±2,1
Контрольные формы										
F ₁	220,6±2,2		177,6±1,4		43,0±0,9		22,3±0,3		99,9±0,1	
F ₂	196,1±3,1		157,9±2,8		38,2±0,3		20,2±0,1		91,6±1,1	
B ₁	203,4±1,3		164,1±1,4		39,3±0,4		22,6±0,2		99,3±0,4	
B ₂	202,4±1,3		163,1±1,7		39,2±0,6		20,8±0,5		92,6±2,5	
МК01	177,9±1,1		146,6±1,0		31,3±0,5		20,5±0,5		98,8±0,7	
А619	155,3±2,3		121,6±2,5		33,7±0,2		17,9±0,6		39,1±8,0	

Таблица А10 (окончание)

ДН- линия	Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-1	165,7±4,7	144,1±4,4	47,3±0,6	47,8±0,8	14,5±0,3	14,8±0,3	21,9±1,7	18,4±1,0	129,2±7,2	100,2±5,8
ДН-2	165,3±4,7	121,1±4,7	47,9±0,6	45,3±0,9	15,9±0,3	15,5±0,3	21,3±1,7	16,2±1,0	126,9±7,2	57,8±6,7
1-2	156,2±4,7	161,2±5,1	45,6±0,6	45,2±1,0	14,6±0,3	13,6±0,4	18,2±1,7	16,8±1,1	111,3±7,2	100,0±6,7
4-2	169,1±4,7	164,2±4,9	44,2±0,6	43,2±0,9	13,6±0,3	13,7±0,4	24,2±1,7	15,5±1,1	115,6±7,2	94,9±6,4
6-2	176,8±4,7	135,6±4,7	45,0±0,6	41,3±0,9	15,2±0,3	14,1±0,3	18,0±1,7	11,5±1,0	115,2±7,2	66,6±6,2
8-2	181,5±5,0	139,2±6,6	47,6±0,6	37,7±1,3	14,5±0,4	13,1±0,5	22,0±1,8	12,9±1,4	147,4±7,6	46,0±8,8
9-2	165,9±6,2	140,7±4,7	47,2±0,8	44,6±0,9	15,4±0,4	15,4±0,3	21,1±2,2	20,1±1,0	120,0±9,5	78,1±6,2
10-2	198,3±4,7	166,3±4,4	45,7±0,6	44,0±0,8	15,2±0,3	14,2±0,3	29,7±1,7	17,6±1,0	141,1±7,2	87,5±5,8
3-00	163,8±4,8	165,0±4,4	43,9±0,6	42,2±0,8	12,9±0,3	12,7±0,3	21,7±1,7	15,5±1,0	118,5±7,4	86,0±5,8
4-00	185,1±5,4	136,8±4,4	47,4±0,7	43,5±0,8	15,6±0,4	14,2±0,3	31,1±1,9	16,2±1,0	157,9±8,3	69,7±5,8
12-00	185,5±5,4	163,4±5,8	48,3±0,7	45,8±1,1	14,4±0,4	15,0±0,4	26,4±1,9	26,0±1,3	139,6±8,3	37,2±6,2
14-00	168,1±5,0	165,5±4,4	45,4±0,6	45,3±0,8	14,9±0,4	14,1±0,3	21,0±1,8	17,0±1,0	122,3±7,6	103,2±5,8
19-00	190,3±5,9	136,5±4,7	48,6±0,7	45,7±0,9	15,6±0,4	17,1±0,3	29,7±2,1	14,5±1,0	163,5±9,0	70,8±6,2
20-00	183,8±4,7	142,5±4,5	47,7±0,6	44,6±0,9	15,7±0,3	14,8±0,3	24,3±1,7	13,8±1,0	146,5±7,2	79,5±6,0
22а	172,2±5,0	166,8±4,4	44,6±0,6	46,5±0,8	13,0±0,4	12,8±0,3	27,7±1,8	21,7±1,0	118,6±7,6	106,0±5,8
27-00	157,3±4,7		46,4±0,6		13,3±0,3		27,6±1,7		111,7±7,2	
28-00	160,9±5,0	136,0±4,4	45,0±0,6	43,9±0,8	15,0±0,4	14,2±0,3	16,1±1,8	11,8±1,0	114,1±7,6	75,7±5,8
30-00	200,2±5,4	145,1±4,9	45,8±0,7	47,0±0,9	15,5±0,4	15,8±0,4	21,9±1,9	18,6±1,1	143,7±8,3	91,6±6,4
31-00	169,0±5,6	169,0±5,6	46,8±0,7	47,3±1,3	13,1±0,4	13,6±0,5	31,1±2,0	29,9±1,4	135,8±8,6	112,1±8,8
32-00	183,9±4,8	176,5±4,4	47,2±0,6	47,4±0,8	15,3±0,3	14,6±0,3	26,0±1,7	22,0±1,0	112,9±7,4	110,8±5,8
35-00	173,1±5,4	126,1±4,9	46,6±0,7	44,7±0,9	15,4±0,4	14,7±0,4	22,5±1,9	13,1±1,1	111,4±8,3	67,0±6,4
36-00	179,5±4,7	159,1±5,1	49,6±0,6	47,4±1,0	16,1±0,3	15,4±0,4	26,8±1,7	26,7±1,1	139,1±7,2	92,6±6,7
37-00	175,7±6,6	160,9±4,7	46,6±0,8	44,5±0,9	14,8±0,5	14,7±0,3	23,9±2,3	19,7±1,0	134,9±10,1	82,7±6,2
38-00	180,4±4,7	127,2±5,1	47,1±0,6	43,0±1,0	16,3±0,3	14,8±0,4	19,9±1,7	11,3±1,1	130,8±7,2	64,1±6,7
39-00	197,1±5,0	145,3±4,9	48,0±0,6	43,7±0,9	15,3±0,4	15,2±0,4	27,0±1,8	16,7±1,1	174,6±7,6	77,0±6,4
44-00	169,8±5,4	167,4±4,5	46,2±0,7	44,9±0,9	13,7±0,4	13,6±0,3	25,0±1,9	19,2±1,0	136,7±8,3	124,8±6,0
46-00	181,0±4,7	170,0±4,4	44,9±0,6	45,9±0,8	14,7±0,3	15,8±0,3	23,0±1,7	17,1±1,0	133,0±7,2	115,8±5,8
47-00	155,0±4,7	140,7±4,5	45,0±0,6	45,6±0,9	14,3±0,3	15,0±0,3	19,9±1,7	18,2±1,0	126,5±7,2	96,0±6,0
Среднее	175,4±2,4	150,6±3,0	46,5±0,3	44,7±0,4	14,8±0,2	14,5±0,2	23,9±0,8	17,7±0,9	131,4±3,1	84,3±3,7
Контрольные формы										
F ₁	195,7±2,7		49,1±0,2		14,6±0,2		28,8±1,2		172,7±4,3	
F ₂	168,6±1,3		45,1±0,4		14,6±0,3		23,3±0,6		102,8±3,1	
B ₁	179,3±1,7		47,2±0,4		14,5±0,1		26,6±0,6		144,1±2,0	
B ₂	163,4±5,0		45,7±0,2		14,4±0,3		20,8±1,5		98,5±3,6	
МК01	151,6±3,1		44,7±0,5		14,7±0,2		18,6±0,8		98,9±4,2	
А619	126,1±4,6		32,8±1,5		12,6±0,1		13,1±0,8		25,1±6,6	

Таблица А11. Гибридная комбинация МК01×А619, серия МА-0, тесткроссы (2013 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)		День цветения початков (от сева)		Разрыв цветения, дн.		Цветение початка- созревание, дн.		День созревания (от сева)	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-2	63,7±0,7	66,8±0,8	66,0±0,8	69,3±1,0	2,3±0,3	2,6±0,4	43,8±0,8	38,6±1,5	109,8±0,8	108,0±1,5
ДН-3	64,1±0,7	65,8±0,8	67,4±0,8	67,1±1,1	3,3±0,3	1,2±0,4	43,9±0,8	38,2±1,6	111,3±0,8	105,3±1,6
1-2	67,9±1,0	65,9±0,8	71,3±1,1	67,4±1,0	3,4±0,5	1,5±0,4	40,0±1,1	38,3±1,4	111,3±1,1	105,7±1,4
2-2	64,2±0,7	64,3±0,8	67,5±0,8	66,4±1,0	3,3±0,3	2,1±0,4	44,2±0,8	39,2±1,4	111,7±0,8	105,6±1,4
5-2	64,6±0,7	63,2±0,8	67,3±0,8	66,0±1,0	2,7±0,3	2,7±0,4	41,8±0,8	38,2±1,5	109,1±0,8	104,2±1,5
6-2	64,0±0,7	66,5±0,8	66,0±0,8	68,3±1,0	2,0±0,3	1,8±0,4	43,3±0,8	35,9±1,4	109,3±0,8	104,2±1,4
7-2	63,8±0,7	63,3±0,8	66,0±0,8	64,5±1,0	2,2±0,3	1,1±0,4	45,8±0,8	41,1±1,5	111,8±0,8	105,5±1,5
8-2	63,4±0,7	70,7±0,8	65,1±0,8	74,1±1,0	1,7±0,3	3,4±0,4	45,5±0,8	29,8±1,4	110,6±0,8	103,9±1,4
3-00	64,9±0,7	66,2±0,8	67,2±0,8	67,5±1,0	2,3±0,3	1,3±0,4	41,5±0,8	38,0±1,4	108,8±0,8	105,5±1,4
4-00	64,3±0,7	68,7±0,8	65,6±0,8	69,9±1,0	1,3±0,3	1,2±0,4	44,9±0,8	35,3±1,4	110,4±0,8	105,2±1,4
6-00	64,9±0,7	64,9±0,8	66,9±0,8	66,7±1,0	1,9±0,3	1,9±0,4	42,3±0,8	38,8±1,4	109,2±0,8	105,5±1,4
11-00	64,5±0,7	65,0±0,8	67,7±0,8	66,6±1,0	3,2±0,3	1,6±0,4	43,3±0,8	41,0±1,4	111,0±0,8	107,6±1,4
12-00	63,4±0,7	66,5±0,8	66,7±0,8	69,4±1,0	3,3±0,3	2,9±0,4	42,7±0,8	36,0±1,4	109,4±0,8	105,4±1,4
13-00	62,9±0,7	65,8±0,8	64,3±0,8	67,2±1,0	1,4±0,3	1,4±0,4	45,6±0,8	38,5±1,4	109,9±0,8	105,7±1,4
14-00	69,9±1,0	66,3±0,8	73,6±1,1	67,2±1,0	3,6±0,5	0,9±0,4	39,7±1,1	40,0±1,4	113,3±1,1	107,2±1,4
17-00	64,6±0,7	64,6±0,8	68,0±0,8	66,2±1,0	3,4±0,3	1,6±0,4	42,8±0,8	39,8±1,4	110,8±0,8	106,0±1,4
19-00	65,2±0,7	65,4±0,8	67,4±0,8	68,3±1,1	2,2±0,3	2,9±0,4	43,8±0,8	34,0±1,6	111,1±0,8	102,3±1,6
22-00	63,8±0,8	64,9±0,8	67,5±0,9	67,2±1,0	3,7±0,4	2,3±0,4	48,5±0,8	41,9±1,4	115,9±0,9	108,8±1,4
22a	63,1±0,7	61,3±0,8	66,9±0,8	64,4±1,0	3,8±0,3	3,1±0,4	44,5±0,8	41,0±1,4	111,5±0,8	105,5±1,4
27-00	66,6±0,7	61,8±0,8	70,5±0,8	64,4±1,0	4,0±0,3	2,6±0,4	41,4±0,8	40,4±1,4	112,0±0,8	104,7±1,4
28-00	61,9±0,7	64,8±0,8	64,4±0,8	66,9±1,0	2,6±0,3	2,1±0,4	44,4±0,8	36,1±1,4	108,8±0,8	103,0±1,4
29-00	67,0±0,7	65,9±0,8	69,0±0,8	67,4±1,0	2,0±0,3	1,6±0,4	41,6±0,8	37,3±1,4	110,6±0,8	104,7±1,4
30-00	60,3±0,7	64,7±0,8	62,9±0,8	66,5±1,0	2,6±0,3	1,8±0,4	47,0±0,8	38,4±1,4	109,9±0,8	104,9±1,4
32-00	65,3±0,7	64,2±0,8	69,3±0,8	67,5±1,0	4,0±0,3	3,3±0,4	41,9±0,8	37,5±1,4	111,2±0,8	105,1±1,4
33-00	66,3±0,8	64,5±0,8	69,8±0,9	66,1±1,0	3,5±0,4	1,6±0,4	42,2±0,9	43,2±1,4	112,0±0,9	109,3±1,4
34-00	62,5±0,7	63,6±0,8	65,4±0,8	66,0±1,0	2,9±0,3	2,4±0,4	47,2±0,8	41,7±1,4	112,6±0,8	107,7±1,4
38-00	62,5±0,7	65,3±0,8	64,4±0,8	67,8±1,0	2,0±0,3	2,5±0,4	45,8±0,8	35,6±1,4	110,2±0,8	103,4±1,4
39-00	63,1±0,7	69,2±0,9	64,9±0,8	71,9±1,1	1,9±0,3	2,6±0,4	47,4±0,8	33,3±1,7	112,3±0,8	105,2±1,7
44-00	65,6±0,7	64,7±0,8	67,9±0,8	65,8±1,0	2,3±0,3	1,1±0,4	43,0±0,8	41,4±1,4	110,8±0,8	107,2±1,4
46-00	67,4±0,8	65,2±0,8	69,1±0,9	66,0±1,0	1,7±0,4	0,8±0,4	44,0±0,8	41,8±1,4	113,2±0,9	107,8±1,4
47-00	64,1±0,7	66,2±0,8	67,4±0,8	68,4±1,0	3,3±0,3	2,1±0,4	43,6±0,8	40,9±1,4	111,1±0,8	109,2±1,4
Среднее	64,5±0,3	65,4±0,3	67,2±0,4	67,4±0,4	2,7±0,1	2,0±0,1	43,8±0,4	38,4±0,5	111,0±0,3	105,8±0,3
Контрольные формы										
F ₁	62,6±0,3		64,1±0,3		1,5±0,2		46,5±0,5		110,6±0,5	
F ₂	65,6±0,4		68,1±0,5		2,5±0,2		43,1±0,3		111,2±0,4	
B ₁	64,1±0,4		67,1±0,6		3,1±0,2		44,1±0,4		111,3±0,5	
B ₂	65,6±0,3		67,6±0,3		2,0±0,2		39,9±0,6		107,5±0,7	
МК01	66,3±0,5		71,6±0,5		5,3±0,2		39,2±0,6		110,8±0,6	
А619	70,2±0,4		74,6±0,6		5,1±0,6		30,3±0,9		105,0±0,8	

Таблица А11 (продолжение)

ДН- линия	Высота растения, см		Длина стебля, см		Длина метелки, см		Диаметр нижнего междоузлия, мм		Озерненность початка, %	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-2	216,4±2,3	194,7±4,2	174,6±2,4	158,6±4,0	41,9±0,8	36,2±0,8	25,3±0,6	22,7±0,7	100±0	99,8±0
ДН-3	200,8±2,3	203,2±4,4	160,1±2,4	164,4±4,2	40,6±0,8	38,8±0,8	26,0±0,6	25,4±0,8	99,9±0,1	99,6±0,4
1-2	169,5±3,3	160,2±4,0	130,9±3,4	120,8±3,8	38,6±1,1	39,4±0,8	24,1±0,8	23,4±0,7	100±0	97,8±1,9
2-2	194,1±2,3	176,6±4,0	153,1±2,4	138,9±3,8	41,1±0,8	37,7±0,8	25,1±0,6	22,5±0,7	99,8±0,2	99,7±0,2
5-2	218,0±2,4	199,2±4,2	176,1±2,5	160,1±4,0	41,9±0,8	39,1±0,8	24,9±0,6	21,9±0,7	100±0	99,9±0,1
6-2	174,8±2,4	155,3±4,0	132,9±2,5	118,5±3,8	41,9±0,8	36,8±0,8	25,7±0,6	21,1±0,7	99,7±0,3	95,8±3,7
7-2	184,5±2,3	162,8±4,2	147,0±2,4	126,0±4,0	37,6±0,8	36,8±0,8	24,4±0,6	23,0±0,7	100±0	99,8±0
8-2	219,4±2,3	151,8±4,0	176,4±2,4	119,7±3,8	43,0±0,8	32,1±0,8	26,3±0,6	20,6±0,7	100±0	77,8±15,6
3-00	186,7±2,4	166,1±4,0	146,7±2,5	128,8±3,8	40,0±0,8	37,3±0,8	23,8±0,6	22,1±0,7	100±0	100±0
4-00	221,2±2,3	189,2±4,0	178,7±2,4	152,6±3,8	42,5±0,8	36,6±0,8	27,4±0,6	23,8±0,7	100±0	99,5±0,5
6-00	198,1±2,3	181,0±4,0	157,4±2,4	143,6±3,8	40,7±0,8	37,5±0,8	23,6±0,6	21,3±0,7	99,9±0,1	100±0
11-00	189,2±2,4	187,5±4,0	148,9±2,5	149,1±3,8	40,3±0,8	38,5±0,8	25,3±0,6	24,4±0,7	99,7±0,3	99,9±0,1
12-00	242,2±2,3	227,8±4,0	198,1±2,4	187,4±3,8	44,1±0,8	40,4±0,8	26,1±0,6	25,5±0,7	99,9±0,1	86,5±1,3
13-00	172,6±2,3	163,8±4,0	132,7±2,4	127,5±3,8	39,9±0,8	36,3±0,8	21,4±0,6	20,1±0,7	100±0	99,9±0,1
14-00	179,0±3,3	189,6±4,0	139,3±3,4	151,4±3,8	39,7±1,1	38,2±0,8	22,1±0,8	23,7±0,7	99,3±0,8	99,9±0,1
17-00	176,2±2,3	190,0±4,0	135,4±2,4	149,4±3,8	40,8±0,8	40,6±0,8	23,9±0,6	23,2±0,7	99,4±0,6	100±0
19-00	220,8±2,4	179,0±4,4	175,5±2,5	142,9±4,2	45,3±0,8	36,1±0,8	26,1±0,6	21,8±0,8	100±0	98,7±0,5
22-00	183,5±2,6	202,9±4,0	144,6±2,7	163,9±3,8	38,9±0,9	38,9±0,8	27,1±0,6	24,9±0,7	99,8±0	99,8±0,2
22a	192,1±2,3	178,7±4,0	154,4±2,4	140,6±3,8	37,7±0,8	38,1±0,8	25,4±0,6	23,2±0,7	99,2±0,8	99,7±0,3
27-00	187,8±2,4	182,6±4,0	151,2±2,5	145,4±3,8	36,7±0,8	37,2±0,8	24,7±0,6	22,9±0,7	99,5±0,3	99,6±0,1
28-00	191,6±2,3	170,0±4,0	150,4±2,4	132,4±3,8	41,3±0,8	37,5±0,8	23,8±0,6	20,9±0,7	100±0	98,3±1,4
29-00	192,5±2,4	169,8±4,0	154,2±2,5	133,4±3,8	38,3±0,8	36,4±0,8	27,0±0,6	22,1±0,7	100±0	98,1±1,6
30-00	186,9±2,3	201,6±4,0	144,4±2,4	161,2±3,8	42,5±0,8	40,4±0,8	24,6±0,6	23,7±0,7	100±0	96,3±3,0
32-00	200,8±2,4	189,1±4,0	161,2±2,5	150,1±3,8	39,6±0,8	39,0±0,8	25,5±0,6	23,6±0,7	99,5±0,1	99,7±0,2
33-00	184,3±2,7	178,6±4,0	141,4±2,8	138,3±3,8	42,8±0,9	40,3±0,8	22,0±0,7	23,0±0,7	100±0	99,9±0,1
34-00	185,7±2,4	179,6±4,0	143,3±2,5	139,5±3,8	42,4±0,8	40,1±0,8	26,0±0,6	25,0±0,7	99,6±0,4	99,9±0,1
38-00	202,6±2,3	164,6±4,0	159,3±2,4	127,0±3,8	43,3±0,8	37,5±0,8	24,2±0,6	21,0±0,7	100±0	98,3±1,5
39-00	234,0±2,3	187,6±4,7	188,2±2,4	150,7±4,4	45,8±0,8	36,9±0,9	26,5±0,6	24,0±0,8	100±0	98,9±0,9
44-00	192,2±2,3	197,8±4,0	155,8±2,4	159,5±3,8	36,4±0,8	38,3±0,8	25,6±0,6	23,4±0,7	99,5±0,5	99,9±0,1
46-00	197,0±2,6	215,1±4,0	154,7±2,7	173,5±3,8	42,3±0,9	41,6±0,8	27,7±0,6	26,9±0,7	99,8±0	100±0
47-00	184,1±2,3	164,5±4,0	143,4±2,4	126,4±3,8	40,8±0,8	38,1±0,8	24,1±0,6	22,2±0,7	99,8±0,2	98,8±0,4
Среднее	196,1±3,2	182,6±3,2	155,2±3,0	144,6±3,0	40,9±0,4	38,0±0,3	25,0±0,3	23,0±0,3	99,8±0	98,1±0,8
Контрольные формы										
F ₁	222,2±1,9		177,1±2,0		45,1±0,2		26,3±0,2		100±0	
F ₂	194,0±3,2		152,4±3,1		41,6±0,5		25,0±0,3		99,1±0,4	
B ₁	200,1±2,9		158,3±2,8		41,8±0,5		25,1±0,5		99,3±0,4	
B ₂	205,5±2,7		166,1±2,7		39,4±0,4		24,5±0,4		99,1±0,3	
МК01	167,1±1,5		130,3±1,3		36,9±0,3		23,4±0,2		98,9±1,0	
А619	141,5±3,3		109,0±3,4		32,5±0,4		20,9±0,5		73,4±7,9	

Таблица А11 (окончание)

ДН- линия	Длина початка, мм		Диаметр початка, мм		Число рядов зерен		Вес стержня початка, г		Вес зерна с первого початка, г	
	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619	ДН × МК01	ДН × А619
ДН-2	194,5±5,5	142,1±8,0	52,8±0,5	53,1±0,8	17,9±0,4	17,2±0,5	31,4±1,6	25,5±2,0	195,6±8,0	136,0±11,8
ДН-3	184,2±5,5	186,4±8,4	51,3±0,5	52,1±0,9	15,0±0,4	14,8±0,5	32,7±1,6	33,2±2,1	178,2±8,0	178,5±12,4
1-2	169,8±7,7	161,9±7,6	46,5±0,7	46,3±0,8	15,4±0,6	15,9±0,5	21,2±2,3	18,2±1,9	136,1±11,3	104,1±11,3
2-2	190,7±5,5	192,4±7,6	49,1±0,5	49,7±0,8	15,0±0,4	16,2±0,5	35,1±1,6	33,2±1,9	176,8±8,0	163,0±11,3
5-2	199,1±5,7	205,0±8,0	48,5±0,5	47,6±0,8	15,0±0,4	15,3±0,5	33,1±1,7	27,7±2,0	185,1±8,3	156,1±11,8
6-2	190,5±5,7	141,5±7,6	49,4±0,5	44,9±0,8	17,8±0,4	15,5±0,5	28,1±1,7	15,1±1,9	168,8±8,3	78,8±11,3
7-2	195,4±5,5	192,9±8,0	49,6±0,5	50,6±0,8	17,0±0,4	15,2±0,5	24,1±1,6	28,8±2,0	178,7±8,0	162,8±11,8
8-2	224,0±5,5	122,7±8,0	52,1±0,5	39,8±1,0	15,5±0,4	12,9±0,5	40,0±1,6	9,3±2,0	232,8±8,0	35,9±11,3
3-00	180,8±5,7	181,1±7,6	46,2±0,5	45,1±0,8	14,3±0,4	13,4±0,5	22,9±1,7	19,8±1,9	149,2±8,3	117,7±11,3
4-00	203,3±5,5	179,5±7,6	51,1±0,5	49,8±0,8	16,5±0,4	15,7±0,5	38,4±1,6	28,0±1,9	202,1±8,0	146,8±11,3
6-00	194,4±5,5	182,8±7,6	49,0±0,5	48,8±0,8	16,5±0,4	16,7±0,5	26,5±1,6	28,1±1,9	161,4±8,0	134,9±11,3
11-00	172,2±6,0	174,4±7,6	49,5±0,5	52,1±0,8	15,5±0,4	16,0±0,5	27,2±1,8	29,2±1,9	154,8±8,8	169,0±11,3
12-00	224,4±5,5	208,7±7,6	52,6±0,5	54,0±0,8	16,5±0,4	16,9±0,5	41,0±1,6	42,5±1,9	225,4±8,0	154,2±11,3
13-00	170,9±5,5	151,2±8,4	45,8±0,5	46,1±0,9	16,2±0,4	15,9±0,5	20,4±1,6	17,8±2,1	141,0±8,0	90,1±11,3
14-00	169,4±7,7	184,3±7,6	44,6±0,7	50,0±0,8	14,6±0,6	16,7±0,5	19,2±2,3	23,9±1,9	125,2±11,3	143,7±11,3
17-00	176,1±5,5	169,4±7,6	47,5±0,5	50,6±0,8	16,0±0,4	17,5±0,5	22,2±1,6	17,4±1,9	152,6±8,0	144,2±11,3
19-00	188,3±5,7	147,9±8,4	51,6±0,5	49,1±0,9	17,2±0,4	17,2±0,5	31,7±1,7	15,2±2,1	191,8±8,3	96,1±12,4
22-00	210,1±6,0	195,5±8,0	49,2±0,5	54,1±0,8	17,0±0,4	19,0±0,5	34,8±1,8	32,0±2,0	183,1±8,8	191,9±11,8
22a	182,0±5,7	178,3±7,6	48,3±0,5	49,4±0,8	14,2±0,4	14,6±0,5	29,1±1,7	29,0±1,9	157,0±8,3	158,7±11,3
27-00	152,9±5,7	176,2±7,6	46,5±0,5	50,3±0,8	13,6±0,4	14,5±0,5	24,9±1,7	29,8±1,9	125,5±8,3	159,0±11,3
28-00	193,8±5,5	141,4±7,6	49,5±0,5	47,3±0,8	16,3±0,4	15,6±0,5	24,3±1,6	11,8±1,9	173,0±8,0	86,6±11,3
29-00	177,8±6,0	171,2±7,6	50,1±0,5	44,7±0,8	14,9±0,4	14,0±0,5	31,3±1,8	18,6±1,9	174,3±8,8	101,0±11,3
30-00	209,9±5,5	199,1±7,6	49,5±0,5	56,2±0,8	15,5±0,4	18,3±0,5	29,7±1,6	28,4±1,9	174,7±8,0	177,2±11,3
32-00	196,0±5,7	195,7±7,6	51,4±0,5	51,6±0,8	16,5±0,4	15,5±0,5	31,7±1,7	26,8±1,9	173,5±8,3	169,7±11,3
33-00	155,8±6,3	154,6±7,6	49,0±0,5	53,8±0,8	15,2±0,5	16,3±0,5	20,7±1,8	23,5±1,9	144,8±9,2	157,8±11,3
34-00	215,3±5,7	205,6±7,6	51,6±0,5	52,7±0,8	15,4±0,4	16,1±0,5	33,4±1,7	30,3±1,9	194,2±8,3	185,7±11,3
38-00	222,5±5,5	141,3±7,6	53,2±0,5	48,1±0,8	17,3±0,4	16,1±0,5	34,1±1,6	12,3±1,9	222,4±8,0	84,8±11,3
39-00	221,7±5,5	168,6±8,8	52,0±0,5	49,1±0,9	15,6±0,4	16,8±0,5	34,7±1,6	18,1±2,2	230,2±8,0	129,2±13,1
44-00	165,1±5,5	193,1±7,6	48,1±0,5	51,1±0,8	14,5±0,4	14,8±0,5	25,4±1,6	30,8±1,9	151,7±8,0	186,7±11,3
46-00	179,6±6,0	198,9±7,6	48,0±0,5	50,5±0,8	15,6±0,4	16,6±0,5	26,3±1,8	28,8±1,9	155,3±8,8	176,5±11,3
47-00	170,4±5,5	147,3±7,6	47,8±0,5	47,7±0,8	15,5±0,4	15,3±0,5	23,4±1,6	17,2±1,9	153,4±8,0	112,0±11,3
Среднее	189,7±3,6	173,9±4,2	49,4±0,4	49,6±0,6	15,8±0,2	15,9±0,2	29,0±1,1	24,2±1,4	173,2±5,2	138,3±6,9
Контрольные формы										
F ₁	223,7±1,3		53,1±0,2		16,1±0,1		42,0±0,6		240,9±3,5	
F ₂	184,1±3,5		49,0±0,5		15,8±0,2		28,0±1,2		158,9±6,8	
B ₁	195,0±2,8		48,9±0,3		15,5±0,3		31,8±1,0		175,0±2,9	
B ₂	186,2±4,1		50,0±0,6		15,7±0,3		29,4±1,6		162,9±7,6	
МК01	155,7±2,8		46,1±0,4		15,7±0,3		20,3±0,7		120,2±4,2	
А619	115,0±4,0		41,0±0,9		14,1±0,4		8,7±0,8		31,8±3,0	

Таблица А12. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия гк-0, дигаплоидные линии (2010 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка – созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см
rk-2	74,5±1,3	76,6±1,0	2,1±0,6	32,1±1,4	108,6±1,6	161,3±4,2	133,2±4,1	28,0±1,0
rk-3	72,0±1,2	75,0±1,0	2,6±0,6	36,9±1,3	112,1±1,5	143,2±3,9	117,4±3,8	25,9±1,0
rk-5	72,9±1,1	74,4±0,9	1,6±0,5	37,1±1,2	111,5±1,4	186,6±3,7	160,4±3,5	26,1±0,9
rk-6	72,1±1,1	72,1±0,9	0±0,5	36,2±1,2	108,2±1,4	184,2±3,7	156,8±3,5	27,4±0,9
rk-7	80,1±1,6	82,9±1,2	2,8±0,7	28,6±1,7	111,4±1,9	180,7±5,2	141,9±5,0	38,8±1,3
rk-8	74,5±1,9	74,3±1,4	-0,2±0,8	40,2±1,9	114,5±2,2	183,7±6	163,8±5,8	19,8±1,5
rk-9	75,9±1,1	76,1±0,9	0,1±0,5	37,6±1,2	113,6±1,4	157,0±3,7	127,8±3,5	29,3±0,9
rk-11	74,1±1,5	77,8±1,1	4,1±0,5	39,2±1,3	116,3±1,8	193,0±3,9	167,0±3,8	26,0±1,0
rk-13	72,3±1,2	74,4±0,9	2,1±0,5	33,0±1,3	107,3±1,4	178,5±3,9	152,6±3,8	25,8±1,0
rk-14	74,0±1,2	75,8±0,9	1,9±0,5	33,8±1,3	110,0±1,4	174,2±4,1	142,5±3,9	31,5±1,0
rk-15	73,2±1,1	77,4±0,9	4,2±0,5	34,4±1,2	111,7±1,4	169,2±3,7	143,2±3,5	25,9±0,9
rk-16	74,7±1,2	75,8±0,9	1,1±0,5	33,1±1,3	108,8±1,4	155,7±3,9	129,2±3,8	26,4±1,0
rk-20	74,9±1,5	77,8±1,1	2,9±0,6	34,8±1,7	112,6±1,9	184,5±4,9	151,7±4,7	32,7±1,2
Среднее	74,2±0,6	76,2±0,7	1,9±0,4	35,1±0,9	111,3±0,7	173,2±4,1	145,2±4,2	28,0±1,2
Контрольные формы								
Rf7	73,5±0,4	76,7±0,4	3,2±0,1	32,0±0,9	108,7±0,8	180,2±4,3	147,1±4,4	33,1±1,3
Ky123	74,1±0,4	75,0±0,3	0,9±0,2	34,4±0,4	109,4±0,4	173,7±2,2	147,2±2,1	26,5±0,4
ДН-линия	Диаметр нижнего междоузлия, мм	Озерненность, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	
rk-2	17,5±0,5	99,2±0,3	135,0±3,8	38,1±0,7	16,5±0,4	16,8±1,1	59,8±6,1	
rk-3	16,8±0,4	96,6±2,4	135,6±3,6	37,3±0,7	13,9±0,4	13,5±1,0	61,6±6,1	
rk-5	17,1±0,4	99,9±0	137,6±3,3	40,8±0,6	16,5±0,4	13,1±0,9	92,4±5,3	
rk-6	17,5±0,4	99,3±0,4	135,5±3,3	41,8±0,6	15,0±0,4	17,8±0,9	86,3±5,3	
rk-7	16,6±0,6	63,7±8,8	146,6±4,6	34,4±0,9	16,8±0,5	22,3±1,3	44,9±7,4	
rk-8	21,2±0,6	97,5±2,5	133,5±5,4	40,5±1,0	17,0±0,6	13,2±1,5	82,3±8,6	
rk-9	18,0±0,4	99,4±0,6	133,6±3,3	40,1±0,6	14,4±0,4	9,9±0,9	83,1±5,3	
rk-11	18,3±0,5	90,6±4,6	150,0±4,4	39,9±0,8	14,8±0,4	20,7±1,2	72,1±7,0	
rk-13	16,4±0,4	99,8±0,1	124,1±3,5	43,2±0,7	16,6±0,4	17,7±1,0	77,8±5,6	
rk-14	18,4±0,4	95,6±0,4	141,9±3,5	38,1±0,7	14,4±0,4	17,8±1,0	72,0±5,8	
rk-15	15,4±0,4	73,4±6,2	121,9±3,3	35,6±0,6	16,0±0,4	21,5±0,9	28,8±5,3	
rk-16	16,5±0,4	99,2±0,5	131,5±3,5	37,7±0,7	16,0±0,4	12,1±1,0	73,3±5,6	
rk-20	18,8±0,5	98,1±0,8	157,5±4,4	37,8±0,9	15,1±0,5	15,5±1,3	81,3±7,4	
Среднее	17,6±0,4	93,2±3,2	137,3±2,7	38,9±0,7	15,6±0,3	16,3±1,1	70,4±4,9	
Контрольные формы								
Rf7	19,9±0,5	97,8±0,3	159,1±4,0	40,1±0,5	19,4±0,4	19,3±1,0	86,2±3,8	
Ky123	16,6±0,3	97,3±1,2	140,4±1,0	38,2±0,3	12,3±0,1	16,5±0,4	72,1±3,7	

Таблица А13. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия rk-0, дигаплоидные линии (2011 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка – созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междо- узлия, мм	Озернен- ность, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г
rk-1	72,6±0,6	72,1±0,8	-0,5±0,5	40,8±1,0	112,9±1,2	199,3±2,4	171,6±2,3	27,7±0,6	21,8±0,5	99,9±0,1	130,4±3,2	40,2±0,5	17,5±0,4	13,9±0,8	88,0±4,7
rk-2	67,9±0,5	68,7±0,7	0,8±0,4	34,0±0,9	102,6±1,1	162,5±2,3	134,8±2,1	27,7±0,5	22,4±0,5	96,5±1,4	133,2±3,0	38,3±0,5	16,2±0,4	18,0±0,8	60,8±4,4
rk-3	66,9±0,6	68,7±1,0	2,1±0,6	39,8±1,3	108,5±1,6	156,9±2,5	130,5±2,3	26,4±0,6	19,4±0,5	98,0±2,0	136,9±4,1	36,3±0,6	14,2±0,4	14,5±1,1	59,5±6,1
rk-5	68,9±1,3	69,8±1,7	0,9±1,1	42,1±2,2	112,0±2,6	190,8±5,4	163,7±5,1	27,1±1,3	20,7±1,2	100±0	134,9±7,1	40,5±1,1	15,5±0,9	14,2±1,9	94,4±10,5
rk-6	68,3±0,5	67,1±0,7	-1,2±0,4	45,1±0,9	112,2±1,1	187,3±2,2	159,1±2,1	28,2±0,5	20,8±0,5	98,8±1,2	142,1±2,9	42,5±0,4	14,0±0,3	20,9±0,8	94,2±4,3
rk-8	70,4±0,6	70,4±0,7	-0,1±0,5	42,1±0,9	112,5±1,1	189,0±2,3	165,2±2,2	23,8±0,6	25,2±0,5	98,2±1,8	122,0±3,0	41,6±0,5	16,6±0,4	13,1±0,8	80,1±4,5
rk-9	68,9±0,5	69,6±0,7	0,6±0,4	38,4±0,9	107,9±1,1	153,5±2,3	124,3±2,1	29,2±0,5	22,0±0,5	100±0	139,7±3,0	40,9±0,5	15,4±0,4	11,1±0,8	95,2±4,4
rk-10	73,2±0,6	75,3±0,8	2,1±0,5	39,6±1,0	114,9±1,2	181,6±2,5	155,4±2,3	26,2±0,6	24,2±0,5	98,9±1,1	129,8±3,3	43,6±0,5	16,0±0,4	21,7±0,8	90,0±4,8
rk-11	72,0±0,7	73,9±0,9	1,8±0,6	45,1±1,2	119,0±1,4	191,3±2,9	167,1±2,7	24,2±0,7	21,6±0,6	95,1±2,1	138,9±3,8	42,6±0,6	15,5±0,5	22,4±1,0	78,8±5,6
rk-13	67,2±0,6	67,7±0,7	0,5±0,5	38,3±1,0	106,0±1,1	187,9±2,4	162,4±2,2	25,5±0,6	22,4±0,5	99,9±0,1	135,7±3,1	46,7±0,5	17,0±0,4	24,1±0,8	106,7±4,6
rk-14	68,7±0,5	69,8±0,7	1,0±0,5	37,5±0,9	107,2±1,1	184,4±2,3	153,9±2,2	30,4±0,6	20,7±0,5	96,9±0,2	143,1±3,0	38,4±0,5	14,5±0,4	18,2±0,8	77,7±4,5
rk-15	68,0±0,5	71,5±0,7	3,6±0,4	41,6±0,9	113,1±1,1	177,3±2,3	151,7±2,1	25,6±0,5	19,0±0,5	61,9±8,3	113,6±3,0	38,0±0,5	16,8±0,4	22,1±0,8	24,2±4,4
rk-16	67,1±0,5	66,7±0,7	-0,4±0,4	37,8±0,9	104,5±1,1	160,1±2,3	134,1±2,1	26,0±0,5	22,1±0,5	99,7±0,3	139,7±3,0	41,8±0,5	16,3±0,4	15,4±0,8	100,0±4,4
rk-20	73,4±0,5	75,7±0,7	2,3±0,5	37,0±0,9	112,7±1,1	186,9±2,3	157,6±2,2	29,2±0,6	21,5±0,5	94,9±3,3	143,6±3,0	37,9±0,5	15,0±0,4	15,8±0,8	69,4±4,5
rk-21	71,8±0,6	74,0±0,7	2,2±0,5	43,9±1,0	117,8±1,1	203,4±2,4	175,8±2,2	27,6±0,6	23,3±0,5	97,0±1,3	135,3±3,1	47,6±0,5	18,9±0,4	23,0±0,8	94,9±4,6
rk-22	71,4±0,5	72,8±0,7	1,4±0,4	44,2±0,9	117,1±1,1	203,0±2,3	177,4±2,1	25,6±0,5	21,7±0,5	99,8±0,2	101,9±3,0	48,4±0,5	16,9±0,4	23,0±0,8	66,2±4,4
rk-24	69,3±0,6	71,6±0,8	2,3±0,5	39,8±1,0	111,4±1,2	197,9±2,4	170,1±2,3	27,8±0,6	21,3±0,5	99,6±0,4	111,7±3,2	43,9±0,5	15,8±0,4	15,7±0,8	75,3±4,7
rk-25	68,1±0,5	69,2±0,7	1,1±0,4	40,0±0,9	109,2±1,1	182,1±2,3	158,1±2,1	24,0±0,5	19,9±0,5	97,2±2,8	121,5±3,0	41,0±0,5	17,8±0,4	19,3±0,8	70,4±4,4
rk-26	67,8±0,6	70,0±0,8	2,3±0,5	39,7±1,1	109,7±1,3	185,3±2,6	154,6±2,4	30,7±0,6	24,4±0,6	97,6±0,7	131,3±3,4	47,6±0,5	16,5±0,4	25,6±0,9	105,3±5,1
rk-29	69,0±0,6	68,7±0,8	-0,3±0,5	42,5±1,1	111,1±1,3	182,0±2,6	156,2±2,5	25,8±0,6	19,8±0,6	99,8±0,2	136,6±3,4	40,3±0,5	12,5±0,4	18,7±0,9	76,2±5,1
rk-30	68,9±0,5	70,3±0,7	1,4±0,5	32,9±0,9	103,2±1,1	198,0±2,3	171,3±2,2	26,7±0,6	25,1±0,5	94,5±1,5	138,1±3,0	47,1±0,5	17,6±0,4	32,5±0,8	90,0±4,5
rk-31	69,6±0,6	72,7±0,8	3,0±0,5	39,5±1,0	112,2±1,2	213,9±2,5	185,4±2,3	28,6±0,6	24,1±0,5	69,7±9,1	140,3±3,3	39,8±0,5	15,9±0,4	20,5±0,8	53,3±4,8
rk-32	71,4±0,6	69,8±0,8	-1,7±0,5	38,6±1,0	108,4±1,2	198,3±2,5	171,4±2,3	27,0±0,6	22,4±0,5	99,3±0,7	143,6±3,3	39,9±0,5	15,9±0,4	21,7±0,8	88,9±4,8
Среднее	69,6±0,4	70,7±0,5	1,1±0,3	40,0±0,7	110,7±0,9	185,8±3,2	158,8±3,3	27,0±0,4	22,0±0,4	95,4±2,0	132,3±2,3	42,0±0,7	16,0±0,3	19,4±1,0	80,0±4,0
Контрольные формы															
Rf7	69,0±0,3	70,6±0,3	1,6±0,2	34,9±0,4	105,6±0,4	196,3±0,9	164,1±1,0	32,2±0,2	25,3±0,4	97,8±2,0	169,9±2,2	43,0±0,3	21,0±0,2	23,4±0,5	114,8±3,1
Ky123	67,8±0,3	68,4±0,4	0,7±0,3	40,7±0,8	109,1±0,8	182,9±1,6	156,8±1,9	26,1±0,3	20,2±0,2	98,8±1,2	141,2±2,3	39,5±0,2	12,7±0,1	19,9±0,6	78,5±3,2

Таблица А14. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серия rk-100, ДН линии (2013 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка – созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см
rk-101	69,3±1,2	69,1±1,3	-0,2±0,3	38,2±2,1	107,2±2,3	168,4±2,8	134,3±2,9	34,1±0,8
rk-103	78,9±1,8	82,4±1,8	3,5±0,4	33,6±2,9	116,2±3,2	181,2±4,0	147,7±4,1	33,6±1,1
rk-104	69,9±1,2	73,3±1,3	3,4±0,3	33,3±2,1	106,6±2,3	198,9±2,8	167,4±2,9	31,5±0,8
rk-105	68,9±1,2	69,5±1,2	0,6±0,3	38,6±2,0	108,1±2,1	173,1±2,6	140,5±2,7	32,6±0,8
rk-106	68,3±1,1	69,3±1,1	1,0±0,2	38,0±1,8	107,3±1,9	179,0±2,4	147,9±2,4	31,1±0,7
rk-107	67,4±1,2	69,6±1,2	2,2±0,3	35,5±2,1	105,3±2,3	154,1±2,6	123,8±2,7	30,3±0,8
rk-108	68,1±1,2	69,8±1,2	1,7±0,3	33,6±2,0	103,4±2,1	172,7±2,6	140,0±2,7	32,7±0,8
rk-110	68,7±1,1	69,5±1,0	0,3±0,2	41,9±1,7	111,3±1,9	171,2±2,4	137,9±2,3	30,2±0,7
rk-111	71,1±1,1	74,5±1,1	3,4±0,2	36,2±1,8	110,7±1,9	190,7±2,4	156,3±2,4	34,4±0,7
rk-112	73,5±1,1	74,2±1,1	0,7±0,2	34,1±1,9	108,2±2,0	185,2±2,5	148,0±2,6	37,1±0,7
rk-114	69,8±1,2	73,3±1,3	3,5±0,3	34,8±2,1	108,1±2,3	169,6±2,8	135,5±2,9	34,1±0,8
rk-115	72,4±1,0	72,2±1,0	-0,2±0,2	45,3±1,7	117,5±1,9	172,9±2,3	140,0±2,3	32,9±0,6
rk-116	67,3±1,2	67,9±1,2	0,6±0,3	40,5±2,0	108,4±2,1	182,1±2,6	147,4±2,7	34,7±0,8
rk-117	67,3±1,1	67,6±1,1	0,3±0,2	35,0±1,8	102,6±1,9	167,4±2,4	134,5±2,4	32,9±0,7
rk-118	68,5±1,0	71,5±1,0	3,0±0,2	36,7±1,7	108,2±1,9	205,2±2,3	168,2±2,3	37,0±0,6
rk-119	67,0±1,2	67,1±1,3	0,2±0,3	31,1±2,1	98,3±2,3	163,8±2,8	133,3±2,9	30,5±0,8
rk-121	67,2±1,2	69,1±1,3	1,8±0,3	39,5±2,1	108,6±2,3	168,7±2,8	134,5±2,9	34,2±0,8
rk-122	71,0±1,1	71,6±1,1	0,6±0,2	36,8±1,8	108,4±1,9	197,8±2,4	165,0±2,4	32,9±0,7
rk-123	67,7±1,3	69,4±1,4	1,6±0,3	32,2±2,2	101,7±2,4	152,9±3,0	124,2±3,1	28,7±0,9
rk-124	70,8±1,2	71,9±1,3	1,1±0,3	32,1±2,1	104,0±2,3	154,4±2,8	120,2±2,9	34,2±0,8
rk-125	67,1±1,2	66,1±1,2	-1,0±0,3	36,8±2,0	102,9±2,1	145,1±2,6	115,0±2,7	30,1±0,8
rk-126	71,3±1,1	73,3±1,1	2,0±0,2	34,0±1,8	107,3±1,9	169,4±2,4	138,3±2,4	31,1±0,7
rk-127	71,2±1,1	72,4±1,1	1,2±0,2	42,0±1,9	114,4±2,0	191,2±2,5	156,6±2,6	34,6±0,7
rk-128	71,3±1,1	73,1±1,1	1,8±0,2	40,2±1,8	113,3±1,9	180,4±2,4	142,7±2,4	37,8±0,7
rk-129	69,7±1,2	72,2±1,2	2,5±0,3	36,3±2,0	108,5±2,1	190,4±2,6	156,4±2,7	34,0±0,8
rk-130	68,7±1,2	69,4±1,3	0,7±0,3	38,3±2,1	107,7±2,3	167,5±2,8	135,2±2,9	32,3±0,8
rk-132	66,9±1,1	66,6±1,1	-0,2±0,2	41,8±1,9	108,4±2,0	147,0±2,5	115,0±2,6	32,0±0,7
rk-133	70,9±1,1	72,6±1,1	1,8±0,2	35,8±1,9	108,5±2,0	186,8±2,5	154,9±2,6	31,9±0,7
rk-136	69,1±1,1	70,6±1,1	1,5±0,2	35,5±1,9	106,1±2,0	169,6±2,5	136,6±2,6	33,1±0,7
rk-138	72,1±1,2	73,0±1,3	0,9±0,3	38,7±2,1	111,7±2,3	174,8±2,8	140,9±2,9	33,9±0,8
rk-140	67,7±1,2	68,4±1,2	0,7±0,3	40,4±2,0	108,8±2,1	177,9±2,6	144,5±2,7	33,4±0,8
rk-141	68,8±1,1	71,8±1,1	3,0±0,2	40,1±1,9	111,9±2,0	151,9±2,5	121,8±2,6	30,0±0,7
rk-142	65,4±1,2	65,7±1,2	0,3±0,3	41,7±2,0	107,3±2,1	185,1±2,6	150,7±2,7	34,4±0,8
rk-143	69,4±1,1	71,0±1,1	1,5±0,2	34,3±1,9	105,3±2,0	169,2±2,5	135,0±2,6	34,2±0,7
rk-144	67,5±1,2	69,8±1,2	2,2±0,3	40,5±2,0	110,3±2,1	186,5±2,6	155,7±2,7	30,9±0,8
rk-146	66,7±1,1	70,2±1,1	3,5±0,2	40,8±1,9	111,0±2,0	157,7±2,5	126,7±2,6	31,0±0,7
rk-147	76,3±1,2	77,3±1,2	0,9±0,3	38,7±2,0	115,9±2,1	216,4±2,6	182,6±2,7	33,8±0,8
rk-148	69,0±1,2	70,6±1,3	1,6±0,3	38,1±2,1	108,7±2,3	178,0±2,8	144,2±2,9	33,9±0,8
rk-149	69,0±1,1	69,3±1,1	0,3±0,2	33,6±1,9	103,0±2,0	166,5±2,5	138,5±2,6	28,0±0,7
rk-150	70,4±1,1	72,0±1,1	1,6±0,2	39,9±1,8	111,9±1,9	194,5±2,4	161,6±2,4	32,9±0,7
rk-151	67,3±1,0	66,6±1	-0,7±0,2	35,9±1,7	102,5±1,9	159,4±2,3	128,5±2,3	30,8±0,6
rk-152	69,5±1,2	72,0±1,2	2,5±0,3	39,8±2,0	111,9±2,1	177,8±2,6	142,8±2,7	35,1±0,8
rk-153	69,1±1,2	71,0±1,2	1,9±0,3	37,0±2,0	108,0±2,1	178,5±2,6	145,9±2,7	32,6±0,8
rk-154	66,9±1,2	69,1±1,3	2,2±0,3	38,3±2,1	107,4±2,3	177,3±2,8	144,3±2,9	33,0±0,8
rk-155	66,6±1,1	68,5±1,1	1,9±0,2	36,1±1,9	104,6±2,0	165,2±2,5	133,2±2,6	32,0±0,7
rk-156	68,3±1,3	69,6±1,4	1,3±0,3	40,3±2,2	109,8±2,4	170,7±3,0	137,8±3,1	32,8±0,9
rk-157	71,4±1,1	70,8±1,1	-0,6±0,2	40,6±1,9	111,4±2,0	189,3±2,5	155,8±2,6	33,5±0,7
rk-158	69,3±1,1	70,8±1,1	1,5±0,2	34,9±1,9	105,7±2,0	170,0±2,5	136,5±2,6	33,6±0,7
rk-160	67,6±1,1	68,3±1,1	0,7±0,2	37,9±1,9	106,2±2,0	200,0±2,5	165,1±2,6	34,9±0,7
rk-161	68,1±1,1	69,7±1,1	1,6±0,2	39,7±1,9	109,4±2,0	157,3±2,5	125,2±2,6	32,1±0,7
Среднее	69,3±0,3	70,7±0,4	1,4±0,2	37,5±0,4	108,2±0,5	175,2±2,2	142,3±2,0	32,9±0,3
Контрольные формы								
Rf7	66,8±0,2	69,5±0,2	2,7±0,4	35,5±0,5	105,0±0,7	177,7±2,7	139,9±2,7	37,7±0,2
Ky123	70,2±0,5	72,3±0,6	2,1±0,3	40,0±1,3	112,3±1,2	172,0±1,8	143,0±2,0	29,0±0,4
rk-6	69,7±0,6	69,9±0,6	0,2±0,1	42,0±0,6	112,0±1,0	173,3±1,3	141,5±1,3	31,7±0,1

Таблица А14 (окончание)

ДН-линия	Диаметр нижнего междоузлия, мм	Озерненность, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г
rk-101	21,9±0,5	100±0	162,4±5,0	44,5±0,8	21,8±0,6	21,7±1,6	125,9±9,4
rk-103	21,9±0,7	95,0±1,8	135,3±7,1	43,1±1,2	17,1±0,9	21,5±2,3	69,5±11,9
rk-104	20,3±0,5	96,0±2,0	167,5±5,0	47,5±0,8	20,6±0,6	40,1±1,6	103,9±9,4
rk-105	20,6±0,5	99,8±0	162,0±4,7	48,1±0,8	25,8±0,6	20,1±1,5	143,8±8,9
rk-106	20,5±0,5	99,8±0,2	180,7±4,3	48,3±0,7	22,7±0,5	29,0±1,4	137,7±8,0
rk-107	21,1±0,5	93,6±1,1	117,9±4,7	40,9±0,8	18,5±0,6	15,7±1,5	49,8±8,4
rk-108	20,3±0,5	99,5±0,2	147,1±4,7	43,5±0,8	18,3±0,6	22,6±1,5	109,3±8,4
rk-110	19,4±0,4	97,1±0,3	137,3±4,1	41,6±0,7	16,9±0,5	19,7±1,3	78,4±7,7
rk-111	23,5±0,5	98,5±0,3	152,3±4,3	43,9±0,7	18,8±0,5	24,7±1,4	106,6±8,0
rk-112	23,8±0,5	93,5±0,3	180,3±4,5	49,1±0,7	21,2±0,5	41,4±1,4	140,6±8,0
rk-114	23,1±0,5	94,4±1,1	150,4±5,0	44,5±0,8	19,0±0,6	23,6±1,6	90,1±8,4
rk-115	20,8±0,4	99,7±0,3	131,5±4,1	41,9±0,7	16,2±0,5	17,3±1,3	88,4±7,7
rk-116	20,6±0,5	99,5±0	152,7±4,7	47,9±0,8	19,3±0,6	27,7±1,5	119,4±8,9
rk-117	21,4±0,5	100±0	155,9±4,3	48,8±0,7	19,9±0,5	25,9±1,4	139,8±8,0
rk-118	20,9±0,4	95,4±1,6	180,9±4,1	44,9±0,7	19,0±0,5	36,6±1,3	136,6±7,7
rk-119	18,6±0,5	98,5±0,3	145,8±5,0	42,5±0,8	18,9±0,6	28,2±1,6	82,0±8,9
rk-121	21,2±0,5	99,4±0,6	191,4±5,0	47,9±0,8	20,3±0,6	32,0±1,6	147,5±9,4
rk-122	19,4±0,5	98,3±0,1	148,7±4,3	41,3±0,7	16,7±0,5	23,4±1,4	86,2±8,0
rk-123	22,0±0,6	100±0	162,9±5,3	49,0±0,9	19,6±0,6	27,6±1,7	147,2±10,9
rk-124	20,4±0,5	98,8±0,3	182,1±5,0	45,4±0,8	18,3±0,6	25,5±1,6	121,8±8,9
rk-125	21,5±0,5	98,7±0,7	146,7±4,7	45,0±0,8	19,1±0,6	27,6±1,5	105,5±8,9
rk-126	21,7±0,5	99,0±0,5	145,0±4,3	45,8±0,7	19,5±0,5	23,9±1,4	95,3±8,0
rk-127	23,3±0,5	98,5±1,2	148,1±4,5	44,1±0,7	16,7±0,5	17,3±1,4	100,8±8,4
rk-128	22,1±0,5	99,9±0,1	164,9±4,3	47,3±0,7	20,7±0,5	22,3±1,4	143,1±8,0
rk-129	20,6±0,5	91,9±2,1	169,2±4,7	44,9±0,8	18,7±0,6	33,0±1,5	103,1±8,9
rk-130	21,2±0,5	100±0	153,0±5,0	49,8±0,8	23,5±0,6	23,9±1,6	138,4±9,4
rk-132	20,7±0,5	100±0	152,6±4,5	45,5±0,7	18,4±0,5	19,1±1,4	134,6±8,4
rk-133	22,3±0,5	98,8±0,8	157,8±4,5	49,2±0,7	19,2±0,5	30,3±1,4	119,2±8,4
rk-136	19,3±0,5	99,7±0,3	163,1±4,5	44,2±0,7	19,8±0,5	25,8±1,4	128,9±8,4
rk-138	22,1±0,5	99,5±0,5	176,2±5,0	48,3±0,8	20,7±0,6	24,8±1,6	127,0±9,4
rk-140	22,3±0,5	99,3±0,8	160,7±4,7	42,5±0,8	19,3±0,6	21,1±1,5	99,3±8,9
rk-141	21,3±0,5	98,8±0,3	154,7±4,5	44,5±0,7	21,0±0,5	19,6±1,4	103,1±8,4
rk-142	20,9±0,5	99,6±0,3	155,1±4,7	50,7±0,8	20,0±0,6	21,0±1,5	143,8±8,9
rk-143	23,8±0,5	92,8±0,4	169,6±4,5	40,4±0,7	18,8±0,5	23,9±1,4	85,3±8,4
rk-144	21,7±0,5	100±0	162,6±4,7	47,7±0,8	20,7±0,6	36,9±1,5	142,0±8,9
rk-146	19,1±0,5	98,9±0,6	133,7±4,5	43,4±0,7	16,8±0,5	20,8±1,4	96,4±8,4
rk-147	21,4±0,5	89,0±2,7	154,2±4,7	45,3±0,8	18,0±0,6	33,1±1,5	108,7±9,4
rk-148	22,0±0,5	99,9±0,1	155,7±5,0	47,4±0,8	20,9±0,6	22,7±1,6	119,6±9,4
rk-149	19,4±0,5	96,8±0,8	144,3±4,5	45,9±0,7	19,6±0,5	32,9±1,4	92,7±8,4
rk-150	22,1±0,5	98,8±0	164,4±4,3	47,1±0,7	18,2±0,5	23,9±1,4	127,8±8,0
rk-151	19,6±0,4	99,3±0	156,2±4,1	43,7±0,7	15,5±0,5	21,3±1,3	104,0±7,7
rk-152	22,0±0,5	95,3±0,5	133,4±4,7	44,7±0,8	16,4±0,6	26,0±1,5	100,6±8,9
rk-153	21,4±0,5	99,2±0,4	135,7±4,7	48,9±0,8	21,7±0,6	21,3±1,5	109,4±8,9
rk-154	23,1±0,5	98,5±1,2	158,9±5,3	47,0±0,9	20,5±0,6	22,9±1,7	122,5±10,1
rk-155	19,0±0,5	99,8±0,2	138,6±4,5	45,8±0,7	19,4±0,5	25,1±1,4	67,9±8,4
rk-156	20,5±0,6	99,5±0,2	200,6±5,3	44,6±0,9	20,2±0,6	28,7±1,7	149,7±10,1
rk-157	21,3±0,5	98,8±0,8	155,9±4,5	45,6±0,7	19,3±0,5	25,6±1,4	130,2±8,4
rk-158	23,1±0,5	94,7±0,5	163,7±4,5	40,8±0,7	19,4±0,5	23,4±1,4	89,3±8,4
rk-160	22,2±0,5	99,5±0	168,8±4,5	44,9±0,7	18,5±0,5	23,8±1,4	144,3±8,4
rk-161	22,3±0,5	99,6±0	150,8±4,5	43,8±0,7	18,7±0,5	20,5±1,4	118,2±8,4
Среднее	21,3±0,2	98,0±0,4	156,8±2,3	45,5±0,4	19,4±0,3	25,3±0,8	113,5±3,4
Контрольные формы							
Rf7	24,1±0,2	99,7±32,5	176,6±2,2	45,6±0,4	20,7±0,2	26,5±0,6	138,1±6,1
Ky123	19,4±0,3	97,8±0,9	150,9±2,9	41,2±0,5	12,4±0,2	21,3±0,4	88,4±6,1
rk-6	19,7±0,4	98,1±1,2	152,6±1,5	45,2±0,2	16,3±0,2	24,2±0,5	117,7±6,1

Таблица А15. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, дигамлоидные линии (2014 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междо- узлия, мм	Озернен- ность, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продук- тивность, г
Серия rk-0															
rk-5	76,8±0,8	78,9±0,9	2,1±0,4	190,3±3,1	161,6±3,1	28,7±0,8	18,6±0,7	99,4±0,2	131,0±4,1	39,6±0,5	16,7±0,5	14,3±1,2	84,1±4,9	0±0	84,1±4,9
rk-6	74,2±0,5	74,5±0,6	0,3±0,3	167,6±2,0	140,6±2,0	27,0±0,5	17,2±0,4	98,8±0,4	128,2±2,7	39,3±0,3	14,3±0,4	14,6±0,8	68,6±3,2	0,8±0,8	69,4±3,6
rk-36	81,8±1,3	85,7±1,4	3,9±0,7	144,8±5,1	121,6±5,0	23,2±1,3	14,2±1,1	52,0±14,9	97,4±6,7	31,2±0,8	16,0±0,9	10,4±2,0	18,4±7,9	0±0	18,4±7,9
rk-37	73,3±1,3	76,9±1,4	3,6±0,7	192,3±5,1	167,3±5,0	25,0±1,3	20,6±1,1	98,8±0,5	141,6±6,7	42,6±0,8	16,8±0,9	24,2±2,0	84,1±7,9	0±0	84,1±7,9
rk-38	77,6±0,8	77,6±0,8	0±0,4	165,2±3,0	136,7±3,0	28,6±0,8	15,9±0,6	98,0±0,4	110,3±4,0	37,1±0,5	15,4±0,5	13,0±1,2	39,9±4,7	0±0	39,9±4,7
rk-40	73,8±0,8	76,0±0,9	2,2±0,4	169,4±3,1	138,9±3,1	30,5±0,8	17,3±0,7	97,1±0,7	132,3±4,5	42,0±0,6	18,4±0,6	22,0±1,4	64,8±5,3	3,7±3,7	68,5±6,1
rk-41	78,8±0,9	84,5±1,0	5,7±0,5	185,3±3,6	160,7±3,5	24,7±0,9	17,6±0,8	23,8±16,3	118,6±4,7	29,2±0,6	14,2±0,6	12,0±1,4	11,3±5,6	0,2±0,2	11,4±5,6
rk-44	76,6±0,8	78,8±0,9	2,2±0,4	153,8±3,3	127,7±3,2	26,1±0,9	18,4±0,7	98,8±1,0	129,1±4,3	33,5±0,5	14,7±0,6	9,8±1,3	50,4±5,1	4,1±4,1	54,5±5,5
rk-45	72,8±0,7	75,0±0,8	2,3±0,4	163,7±2,8	136,2±2,8	27,5±0,7	17,2±0,6	99,7±0,2	129,6±3,7	39,7±0,5	18,3±0,5	16,1±1,1	66,0±4,4	13,7±3,4	79,7±5,0
rk-48	74,9±0,8	76,8±0,9	1,9±0,4	162,7±3,1	136,9±3,1	25,8±0,8	18,6±0,7	96,8±1,8	123,9±4,1	36,3±0,5	14,9±0,5	16,0±1,2	59,4±4,9	9,2±4,5	68,6±5,6
rk-49	76,1±0,8	80,0±0,9	4,0±0,4	173,9±3,1	145,1±3,1	28,8±0,8	18,3±0,7	83,3±9,5	120,2±4,1	43,5±0,5	20,3±0,5	25,0±1,2	49,5±4,9	0±0	49,5±4,9
rk-50	73,4±0,7	76,1±0,8	2,7±0,4	169,0±2,9	143,8±2,9	25,2±0,8	19,1±0,6	99,4±0,4	121,6±3,7	43,5±0,5	18,1±0,5	12,2±1,1	73,2±4,4	2,0±0,8	75,2±4,6
rk-51	73,6±0,7	74,7±0,8	1,2±0,4	164,8±2,8	138,3±2,8	26,5±0,7	16,5±0,6	100±0	136,7±3,7	40,5±0,5	15,6±0,5	19,5±1,1	86,5±4,4	3,6±0,6	90,1±4,7
rk-52	75,0±1,2	77,1±1,3	2,0±0,6	181,1±4,3	148,5±4,2	32,6±1,1	20,5±0,9	98,7±0,5	170,9±5,6	43,7±0,8	18,6±0,7	24,7±1,7	90,5±7,2	17,7±10,6	108,2±8,2
rk-53	72,9±0,7	74,9±0,8	1,9±0,4	173,2±2,8	145,7±2,7	27,5±0,7	19,1±0,6	99,4±0,1	127,0±3,6	42,3±0,5	17,4±0,5	19,0±1,1	79,0±4,3	2,8±2,8	81,8±4,5
rk-54	74,5±0,9	76,7±1,0	2,2±0,5	181,8±3,6	157,4±3,5	24,4±0,9	19,0±0,8	98,4±0,1	132,6±5,0	42,1±0,6	16,5±0,6	28,7±1,5	80,4±5,9	5,1±2,3	85,5±6,7
rk-56	77,4±0,9	81,0±1,0	3,7±0,5	181,4±3,6	154,5±3,5	26,9±0,9	17,5±0,8	71,9±15,2	128,6±4,7	37,7±0,6	15,5±0,6	16,7±1,4	42,0±5,6	6,9±3,1	48,9±6,4
rk-57	77,3±1,2	80,5±1,3	3,3±0,6	173,5±4,6	144,2±4,6	29,3±1,2	19,0±1,0	92,0±2,6	125,5±6,1	35,2±0,8	12,7±0,8	21,3±1,8	38,8±7,2	0±0	38,8±7,2
rk-59	75,5±0,8	78,1±0,9	2,6±0,4	167,3±3,3	141,9±3,2	25,4±0,9	17,7±0,7	86,2±0,6	111,1±4,3	36,8±0,5	14,0±0,6	14,2±1,3	40,6±5,1	5,5±1,5	46,1±5,8
Среднее	75,6±0,5	78,1±0,7	2,5±0,3	171,6±2,7	144,6±2,7	27,0±0,5	18,0±0,3	89,1±4,6	127,2±3,4	38,7±1,0	16,2±0,4	17,6±1,3	59,2±5,3	4,2±1,3	63,3±5,9
Серия rk-100															
rk-121	73,9±0,7	75,5±0,8	1,5±0,4	178,9±2,9	146,4±2,9	32,5±0,8	20,3±0,6	100±0	159,3±3,9	43,5±0,5	21,4±0,5	21,8±1,2	89,3±4,5	2,9±2,9	92,2±5,2
rk-124	74,0±0,8	75,2±0,9	1,2±0,4	166,2±3,1	132,8±3,1	33,5±0,8	20,8±0,7	99,8±0,2	170,7±4,1	41,9±0,5	18,4±0,5	20,4±1,2	85,2±4,9	0±0	85,2±4,9
rk-142	73,1±0,8	71,7±0,9	-1,4±0,4	184,1±3,3	154,9±3,2	29,1±0,9	18,9±0,7	100±0	145,9±4,3	46,3±0,5	19,5±0,6	15,5±1,3	104,8±5,1	0±0	104,8±5,1
rk-148	76,5±1,0	79,2±1,1	2,7±0,5	180,7±4,0	149,7±4,0	31,0±1,0	21,2±0,9	99,8±0,2	127,4±5,3	41,1±0,7	19,2±0,7	16,3±1,6	64,1±5,7	0±0	64,1±5,7
rk-150	77,0±1,0	79,3±1,1	2,3±0,5	187,3±4,0	157,3±4,0	30,0±1,0	21,6±0,9	98,1±0,6	143,8±5,3	41,0±0,7	17,8±0,7	21,6±1,6	66,1±5,7	0±0	66,1±5,7
rk-156	73,3±0,7	73,9±0,8	0,6±0,4	177,0±2,8	143,8±2,8	33,2±0,7	18,9±0,6	99,2±0,8	168,0±3,7	39,8±0,5	18,8±0,5	19,1±1,1	90,0±4,4	0,9±0,9	90,9±5,0
Контрольные формы															
Rf7	75,3±0,6	78,0±0,6	2,7±0,3	184,8±2,3	153,0±2,3	31,8±0,6	22,6±0,5	99,4±0,1	148,0±3,0	43,2±0,4	21,2±0,4	20,1±0,9	98,3±3,6	1,1±1,1	99,4±3,7
Ку123	74,8±0,6	75,6±0,6	0,8±0,3	161,3±2,5	136,0±2,4	25,4±0,6	16,9±0,5	97,6±2,1	135,8±3,0	37,7±0,4	12,2±0,4	16,9±0,9	69,4±3,5	1,7±1,1	71,0±3,6

Таблица А16. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, дигаплоидные линии (2015 год)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цвете- ния, дн.	Цветение початка- созрева- ние, дн.	День созрева- ния (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междууз- лия, мм	Озернен- ность, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продук- тивность, г
Серия rk-0																	
rk-5	68,6±0,6	70,7±0,7	2,1±0,3	44,3±1,1	115,0±1,1	167,3±2,8	139,4±2,7	28,0±0,6	18,0±0,5	94,5±1,7	139,2±4,0	38,5±0,6	16,4±0,3	15,6±0,9	77,5±4,3	6,5±1,4	84,1±4,5
rk-6	65,7±0,8	65,9±0,8	0,2±0,4	34,8±1,4	100,7±1,3	161,5±3,4	130,6±3,3	30,9±0,7	19,7±0,6	94,8±4,7	143,6±4,9	41,6±0,7	16,3±0,4	24,9±1,1	82,5±5,3	0±0	82,5±5,3
rk-22	70,2±0,8	72,4±0,8	2,2±0,4	31,3±1,4	103,8±1,3	167,8±3,4	139,2±3,3	28,5±0,7	19,4±0,6	95,5±1,8	109,9±4,9	42,2±0,7	16,1±0,4	22,8±1,1	42,9±5,3	10,9±4,6	53,8±6,7
rk-29	70,6±0,7	70,7±0,8	0,1±0,3	39,6±1,4	110,3±1,3	149,0±3,3	122,4±3,1	26,6±0,7	17,3±0,5	96,3±3,6	136,4±4,6	39,1±0,7	13,3±0,4	18,3±1,1	65,3±5,3	7,6±3,9	72,9±6,5
Серия rk-100																	
rk-112	70,4±0,6	71,4±0,6	0,9±0,3	29,8±1,0	101,2±1,0	174,4±2,5	139,8±2,4	34,6±0,5	24,4±0,4	40,5±4,1	165,2±3,7	43,0±0,5	20,7±0,3	38,8±0,9	37,8±4,0	4,8±3,9	42,6±5,1
rk-121	66,6±0,7	69,3±0,8	2,7±0,3	29,0±1,3	98,2±1,2	161,1±3,2	130,5±3,0	30,6±0,7	21,8±0,5	85,4±1,7	149,3±4,6	44,6±0,6	23,1±0,4	28,2±1,0	74,3±4,9	1,5±1,0	75,8±6,2
rk-123	68,7±0,8	70,8±0,8	2,1±0,4	29,5±1,3	100,3±1,3	146,9±3,3	118,9±3,1	28,1±0,7	19,7±0,6	86,2±3,6	134,3±4,7	42,4±0,7	17,8±0,4	26,0±1,1	68,2±5,1	2,3±1,5	70,4±6,4
rk-142	66,3±0,7	66,4±0,7	0,1±0,3	36,8±1,3	103,2±1,2	180,7±3,1	149,4±2,9	31,3±0,6	21,4±0,5	100±0	140,5±4,4	47,0±0,6	21,0±0,4	18,6±1,0	118,3±4,9	0±0	118,3±4,9
rk-156	66,9±1,2	68,7±1,3	1,7±0,6	31,7±2,4	100,3±2,3	158,1±5,3	122,8±5,1	35,3±1,1	20,7±0,9	100±0	136,5±7,6	39,4±1,2	20,2±0,6	19,6±1,7	64,9±9,1	8,7±7,0	73,6±11,5
Серия rk-200																	
rk-202	68,0±0,8	71,4±0,8	3,3±0,4	43,7±1,4	115,1±1,3	169,3±3,4	140,0±3,3	29,4±0,7	18,4±0,6	58,7±0,4	137,7±4,9	37,7±0,7	17,4±0,4	19,0±1,1	39,5±5,3	6,3±3,6	45,8±5,7
rk-203	69,5±0,7	72,9±0,7	3,4±0,3	42,2±1,2	115,1±1,2	171,9±3,1	143,2±2,9	28,7±0,6	20,5±0,5	36,9±1,3	120,2±4,6	39,2±0,6	20,4±0,4	19,8±1,0	27,3±4,9	0±0	27,3±4,9
rk-204	67,5±0,7	69,8±0,8	2,2±0,3	32,0±1,3	101,8±1,2	159,6±3,2	128,6±3,0	31,0±0,7	21,3±0,5	75,5±6,2	140,2±4,6	37,9±0,6	16,0±0,4	16,4±1,0	40,9±4,9	0±0	40,9±4,9
rk-205	71,9±0,8	73,6±0,8	1,7±0,4	45,4±1,3	119,0±1,3	180,9±3,3	151,2±3,1	29,7±0,7	19,0±0,6	69,9±7,4	130,8±4,7	37,0±0,8	15,2±0,4	20,6±1,1	51,6±5,1	2,5±1,7	54,1±5,4
rk-206	67,5±0,9	68,0±0,9	0,5±0,4	39,2±1,5	107,2±1,5	163,1±3,8	132,8±3,6	30,3±0,8	19,0±0,6	100±0	132,8±5,4	45,1±0,8	18,3±0,5	20,4±1,2	105,8±5,8	9,4±4,6	115,2±7,3
rk-208	65,5±0,6	67,6±0,6	2,0±0,3	43,7±1,1	111,2±1,0	168,4±2,7	140,8±2,5	27,6±0,6	17,4±0,4	74,5±2	100,4±3,8	40,1±0,5	14,3±0,3	15,5±0,9	37,2±4,1	17,4±3,8	54,6±5,2
rk-209	65,6±0,7	69,3±0,8	3,7±0,3	42,7±1,3	112,0±1,2	158,5±3,2	132,0±3,0	26,5±0,7	18,2±0,5	87,2±3,5	113,1±4,6	44,0±0,6	21,2±0,4	20,2±1,0	63,9±4,9	1,5±1,3	65,4±5,2
rk-210	69,4±0,9	69,3±0,9	0±0,4	44,6±1,5	113,9±1,5	154,7±3,8	127,7±3,6	27,0±0,8	21,4±0,6	96,7±2,3	156,0±5,4	39,6±0,8	17,0±0,5	13,6±1,2	95,7±5,8	9,5±9,5	105,2±7,3
rk-212	69,3±0,9	70,8±0,9	1,5±0,4	41,4±1,5	112,2±1,5	157,8±3,8	128,1±3,6	29,7±0,8	17,4±0,6	78,8±13,7	157,3±5,4	38,5±0,8	16,6±0,5	22,4±1,2	59,6±5,8	0±0	59,6±5,8
rk-214	65,1±0,9	65,1±0,9	0±0,4	38,0±1,5	103,1±1,5	163,0±3,8	133,0±3,6	29,9±0,8	21,0±0,6	100±0	162,1±5,4	39,4±0,8	14,2±0,5	20,8±1,2	90,6±5,8	0±0	90,6±5,8
rk-215	66,6±0,9	67,4±0,9	0,8±0,4	37,7±1,5	105,0±1,5	180,5±3,8	148,8±3,6	31,7±0,8	20,4±0,6	85,5±5,3	138,2±5,4	44,1±0,8	18,9±0,5	20,8±1,2	75,9±5,8	0±0	75,9±5,8
rk-216	63,5±0,8	69,7±0,8	6,1±0,4	42,6±1,4	112,2±1,3	145,4±3,4	118,9±3,3	26,4±0,7	18,2±0,6	63,7±8,4	117,9±4,9	39,7±0,9	16,8±0,4	17,5±1,1	43,0±5,3	0±0	43,0±5,3
rk-217	66,9±0,7	67,4±0,7	0,4±0,3	34,4±1,2	101,8±1,2	163,4±3,1	134,6±2,9	28,7±0,6	18,1±0,5	100±0	148,1±4,4	37,9±0,6	18,4±0,4	15,5±1,0	78,9±4,7	0±0	78,9±4,7
rk-219	63,9±0,7	65,5±0,8	1,6±0,3	35,3±1,3	100,8±1,2	120,5±3,2	91,4±3,0	29,0±0,7	16,2±0,5	100±0	123,2±4,6	37,8±0,6	14,1±0,4	13,1±1,0	61,3±4,9	4,1±2,0	65,5±5,1
rk-220	69,2±0,7	69,8±0,8	0,6±0,3	40,5±1,3	110,3±1,3	164,0±3,2	135,1±3,0	28,9±0,7	16,5±0,5	100±0	118,9±4,6	38,0±0,7	13,8±0,4	13,0±1,0	63,7±5,1	1,5±0,4	65,2±5,2
rk-221	67,0±0,8	69,0±0,8	2,0±0,4	42,7±1,4	111,8±1,3	163,0±3,4	133,6±3,3	29,4±0,7	21,0±0,6	96,5±3,5	106,5±4,9	47,8±0,7	21,7±0,4	18,6±1,1	83,1±5,3	0±0	83,1±5,3
rk-222	67,4±0,8	68,7±0,8	1,3±0,4	32,1±1,3	100,8±1,3	156,1±3,3	123,6±3,1	32,5±0,7	22,7±0,6	100±0	146,7±4,7	40,8±0,7	17,7±0,4	19,7±1,1	87,9±5,1	6,3±6,3	94,2±6,4
rk-223	66,7±0,8	67,6±0,8	0,8±0,4	44,1±1,4	111,7±1,3	134,7±3,4	105,2±3,3	29,5±0,7	18,3±0,6	93,4±5,2	147,9±4,9	36,5±0,7	13,5±0,4	19,7±1,1	66,6±5,3	0±0	66,6±5,3
rk-224	62,1±0,9	66,0±0,9	3,9±0,4	41,7±1,6	107,6±1,6	152,9±4,0	126,9±3,8	26,1±0,8	18,5±0,7	100±0	137,1±5,7	41,6±0,8	15,9±0,5	18,5±1,3	90,7±6,1	0±0	90,7±6,1
rk-225	66,3±0,9	71,1±0,9	4,8±0,4	42,4±1,7	113,5±1,6	160,7±4,0	131,8±3,8	28,9±0,8	17,0±0,7	82,4±5,9	112,4±5,7	42,5±0,9	18,5±0,5	22,2±1,4	55,6±6,5	3,9±2,5	59,5±6,6
rk-226	68,5±0,8	71,1±0,9	2,6±0,4	38,8±1,4	109,9±1,4	175,9±3,6	142,5±3,4	33,4±0,8	19,4±0,6	94,0±1,5	147,7±5,1	37,3±0,7	15,9±0,4	17,4±1,2	71,7±5,5	16,7±7,7	88,4±7,0
rk-228	72,5±0,8	72,5±0,8	0±0,4	40,5±1,4	113,0±1,3	162,9±3,4	129,8±3,3	33,2±0,7	21,5±0,6	100±0	144,5±4,9	40,9±0,7	15,9±0,4	17,3±1,1	84,4±5,3	28,7±14,5	113,1±6,7

Таблица А16 (окончание)

ДН- линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цвете- ния, дн.	Цветение початка- созрева- ние, дн.	День созрева- ния (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоуз- лия, мм	Озернен- ность, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продук- тивность, г
rk-229	68,1±1,2	69,1±1,3	0,9±0,6	42,8±2,1	111,9±2,1	159,6±5,3	132,1±5,1	27,5±1,1	21,6±0,9	91,8±7,0	122,8±7,6	35,7±1,1	14,5±0,6	13,9±1,7	49,8±8,2	30,1±5,9	79,8±10,4
rk-230	70,6±0,9	73,4±0,9	2,8±0,4	30,8±1,5	104,2±1,5	176,9±3,8	144,4±3,6	32,6±0,8	17,9±0,6	67,5±1,4	122,0±5,4	34,9±0,9	16,9±0,5	16,5±1,2	40,8±5,8	0±0	40,8±5,8
rk-231	68,1±0,9	71,3±0,9	3,2±0,4	39,9±1,5	111,2±1,5	160,8±3,8	129,8±3,6	31,0±0,8	19,4±0,6	56,6±4,6	145,9±5,4	44,2±1,0	18,9±0,5	30,7±1,2	42,1±5,8	0±0	42,1±5,8
rk-235	72,0±0,9	73,5±0,9	1,5±0,4	37,8±1,6	111,4±1,6	142,5±4,0	114,9±3,8	27,6±0,8	20,5±0,7	88,6±3,6	127,8±5,7	39,2±0,8	16,2±0,5	17,3±1,3	54,5±6,1	16,6±8,7	71,1±7,7
rk-236	74,6±0,8	73,3±0,8	-1,3±0,4	35,1±1,4	108,3±1,3	167,4±3,4	134,8±3,3	32,6±0,7	18,8±0,6	85,6±2,1	143,8±4,9	38,7±0,7	15,2±0,4	20,3±1,1	58,9±5,3	0±0	58,9±5,3
rk-237	67,4±0,9	70,9±0,9	3,5±0,4	46,7±1,6	117,6±1,6	166,7±4,0	138,1±3,8	28,6±0,8	18,5±0,7	70,1±17,1	156,0±5,7	34,4±0,9	14,3±0,5	18,3±1,3	48,2±6,1	8,7±8,5	56,8±7,7
rk-238	67,7±0,7	67,5±0,8	-0,2±0,3	35,3±1,3	102,8±1,2	171,9±3,2	137,1±3,0	34,8±0,7	18,5±0,5	100±0	169,7±4,6	40,5±0,6	16,7±0,4	16,9±1,0	95,4±4,9	0±0	95,4±4,9
rk-239	65,4±0,7	68,4±0,8	3,0±0,3	37,8±1,3	106,2±1,2	153,1±3,2	123,4±3,0	29,7±0,7	20,6±0,5	84,1±6,2	137,0±4,6	43,7±0,6	20,0±0,4	20,9±1,0	77,3±4,9	0±0	77,3±4,9
rk-240	60,1±0,7	61,1±0,7	1,1±0,3	34,5±1,2	95,7±1,2	126,8±3,1	92,0±2,9	34,8±0,6	17,7±0,5	100±0	146,3±4,4	40,0±0,6	17,4±0,4	17,1±1,0	86,3±4,7	0±0	86,3±4,7
rk-241	62,0±0,9	64,3±0,9	2,2±0,4	40,8±1,6	105,1±1,6	145,7±4,0	116,6±3,8	29,1±0,8	18,0±0,7	100±0	138,6±5,7	38,4±0,8	15,8±0,5	12,8±1,3	85,6±6,1	0±0	85,6±6,1
rk-242	64,7±0,8	64,5±0,8	-0,3±0,4	34,0±1,3	98,5±1,3	155,9±3,3	122,2±3,1	33,7±0,7	17,3±0,6	100±0	154,7±4,7	36,5±0,7	17,4±0,4	17,7±1,1	70,1±5,1	12,2±3,0	82,3±6,4
rk-243	71,9±0,8	71,1±0,8	-0,8±0,4	39,1±1,3	110,1±1,3	161,3±3,3	134,1±3,1	27,2±0,7	19,8±0,6	70,5±7,9	145,8±4,7	38,4±0,7	15,7±0,4	25,2±1,1	51,3±5,1	3,3±1,9	54,7±6,4
rk-244	65,0±0,9	66,1±0,9	1,1±0,4	37,5±1,5	103,6±1,5	154,5±3,8	122,5±3,6	31,9±0,8	17,8±0,6	100±0	137,5±5,4	41,3±0,8	17,0±0,5	17,6±1,2	89,7±5,8	5,7±5,7	95,3±7,3
rk-246	65,0±0,7	66,7±0,8	1,7±0,3	33,8±1,3	100,4±1,2	152,8±3,2	126,4±3,0	26,4±0,7	18,9±0,5	100±0	134,2±4,6	40,5±0,6	16,5±0,4	14,6±1,0	79,4±4,9	0±0	79,4±4,9
Среднее	67,3±0,5	69,0±0,5	1,7±0,3	39,2±0,7	108,2±0,9	159,0±2,2	129,1±2,2	29,9±0,4	19,1±0,3	86,3±2,7	136,7±2,7	39,7±0,5	16,8±0,3	18,4±0,6	66,8±3,4	5,1±1,3	71,9±3,6
Серия rk-300																	
rk-301	65,7±0,7	70,6±0,7	4,9±0,3	30,8±1,2	101,3±1,2	133,1±3,1	104,5±2,9	28,6±0,6	20,2±0,5	87,9±3,3	137,6±4,4	41,8±0,6	19,9±0,4	15,9±1,0	66,6±4,9	3,4±1,6	70,0±6,2
rk-302	67,3±1,0	69,8±1,0	2,4±0,5	33,4±1,7	103,2±1,6	143,3±4,2	113,5±4,0	29,8±0,9	18,9±0,7	87,7±5,5	139,4±6,0	42,8±0,9	22,4±0,5	22,5±1,4	57,6±6,5	0±0	57,6±6,5
rk-303	65,6±0,9	68,9±0,9	3,3±0,4	33,4±1,5	102,4±1,5	151,2±3,8	121,5±3,6	29,6±0,8	18,5±0,6	94,8±2,3	139,9±5,4	42,4±0,8	20,3±0,5	21,6±1,2	74,4±5,8	11,1±7,8	85,5±7,3
rk-305	70,1±1,0	70,8±1,0	0,7±0,5	28,6±1,7	99,4±1,6	159,1±4,2	127,8±4,0	31,3±0,9	20,6±0,7	95,1±0,9	133,8±6,0	39,1±0,9	21,7±0,5	19,1±1,4	63,1±6,5	16,5±0,7	79,6±8,2
rk-306	69,1±1,0	70,9±1,0	1,8±0,5	36,4±1,7	107,3±1,6	181,2±4,2	148,6±4,0	32,6±0,9	24,0±0,7	91,4±0,3	136,1±6,0	50,4±0,9	23,9±0,5	34,7±1,4	90,9±6,5	0±0	90,9±6,5
rk-308	67,3±0,9	71,6±0,9	4,4±0,4	35,6±1,5	107,3±1,5	155,7±3,8	125,8±3,6	29,9±0,8	17,3±0,6	40,6±5,2	105,2±5,4	38,0±0,8	18,5±0,5	20,7±1,2	26,0±5,8	10,7±8,8	36,6±7,3
rk-309	68,8±0,9	69,8±0,9	1,0±0,4	32,9±1,6	102,8±1,6	165,7±4,0	136,1±3,8	29,6±0,8	20,3±0,7	90,2±5,2	143,8±5,7	42,1±0,8	20,0±0,5	31,7±1,3	67,4±6,1	8,0±4,4	75,4±7,7
rk-311	74,2±0,7	73,5±0,7	-0,6±0,3	25,5±1,2	99,0±1,2	167,4±3,1	135,2±2,9	32,1±0,6	20,3±0,5	66,7±1,4	154,3±4,4	39,4±0,6	21,1±0,4	35,1±1,0	40,5±4,7	1,9±1,9	42,4±6,0
rk-312	74,7±0,8	76,8±0,9	2,1±0,4	40,9±1,5	117,7±1,5	171,2±3,6	143,5±3,4	27,7±0,8	22,4±0,6	68,7±4,8	126,2±5,4	44,2±0,9	20,2±0,4	21,4±1,2	57,6±5,8	0±0	57,6±5,8
rk-313	69,6±0,7	71,0±0,7	1,4±0,3	31,5±1,2	102,5±1,2	137,6±3,1	108,5±2,9	29,1±0,6	19,8±0,5	92,0±5,7	133,9±4,4	40,2±0,6	19,8±0,4	28,2±1,0	59,1±4,7	5,1±2,7	64,2±6,0
rk-317	70,2±0,8	72,4±0,8	2,2±0,4	32,0±1,3	104,5±1,3	140,0±3,2	108,5±3,0	31,5±0,7	18,3±0,6	94,8±3,3	131,7±4,6	38,6±0,7	20,8±0,4	21,2±1,0	61,0±5,1	10,3±5,0	71,3±6,4
rk-319	71,2±0,8	75,7±0,9	4,5±0,4	26,7±1,5	102,4±1,5	171,9±3,6	140,7±3,4	31,2±0,8	20,0±0,6	69,5±8,4	112,6±5,1	38,1±0,8	19,1±0,4	15,7±1,2	30,0±5,8	0±0	30,0±5,8
Среднее	69,5±0,8	71,8±0,7	2,3±0,5	32,3±1,2	104,1±1,4	156,4±4,5	126,2±4,3	30,3±0,4	20,0±0,5	81,6±4,8	132,9±3,8	41,4±1,0	20,6±0,4	24,0±2,0	57,8±5,3	5,6±1,6	63,4±5,8
Контрольные формы																	
Rf7	68,7±0,6	72,4±0,6	3,7±0,3	32,2±1,0	104,5±1,0	166,4±2,4	133,0±2,3	33,4±0,5	22,1±0,4	73,3±6,4	134,1±3,5	38,3±0,5	19,9±0,3	20,5±0,8	52,1±3,8	0±0	52,1±3,8
Ky123	67,5±0,5	68,7±0,6	1,2±0,3	34,4±0,9	103,1±0,9	153,5±2,3	126,7±2,2	26,8±0,5	19,2±0,4	94,3±1,4	143,3±3,3	38,3±0,5	12,7±0,3	20,9±0,8	59,7±3,6	17,0±3,3	76,7±4,6

Таблица А17. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, дигаплоидные линии (2016 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
rk-5	73,3±0,6	74,8±0,8	1,5±0,5	48,0±1,2	122,8±1,2	181,4±5,7	151,5±4,7	29,9±1,6	19,8±0,8
rk-21	79,0±0,6	82,8±0,8	3,8±0,5	43,8±1,2	126,6±1,2	167,3±6,0	137,7±4,9	29,7±1,7	24,1±0,8
rk-142	72,5±0,6	71,9±0,8	-0,6±0,4	39,3±1,1	111,1±1,1	188,1±5,5	156,7±4,5	31,4±1,5	21,2±0,7
rk-206	73,5±0,6	73,6±0,8	0,1±0,4	45,3±1,1	118,8±1,1	172,0±5,5	140,8±4,5	31,2±1,5	19,0±0,7
rk-210	76,2±0,6	76,6±0,8	0,4±0,5	41,3±1,2	117,9±1,2	160,8±6,0	131,8±4,9	29,1±1,7	22,1±0,8
rk-214	72,6±0,5	71,4±0,7	-1,2±0,4	44,4±1,1	115,8±1,1	165,0±5,2	135,8±4,3	29,3±1,4	18,8±0,7
rk-222	74,5±0,5	74,7±0,7	0,2±0,4	38,3±1,1	112,9±1,1	181,1±5,2	146,4±4,3	34,7±1,4	23,2±0,7
rk-227	75,8±0,6	79,8±0,8	3,9±0,5	43,2±1,2	122,9±1,2	163,1±5,7	129,3±4,7	33,8±1,6	23,6±0,8
rk-228	76,1±0,7	76,1±0,9	0±0,5	46,8±1,3	122,9±1,3	171,2±6,4	137,3±5,2	33,9±1,8	24,3±0,9
rk-306	73,5±0,5	76,4±0,6	3,0±0,4	41,6±0,9	118,1±0,9	192,8±4,5	161,2±3,7	31,6±1,2	24,3±0,6
Контрольные формы									
Rf7	73,5±0,4	75,4±0,6	1,9±0,3	35,6±0,9	110,9±0,8	176,8±4,2	140,5±3,4	36,3±1,1	25,8±0,6
Ку123	73,5±0,4	75,6±0,5	2,1±0,3	39,4±0,8	115,0±0,8	158,6±3,9	131,5±3,2	27,1±1,1	18,8±0,5
F ₂	70,0±0,4	72,6±0,5	2,6±0,3	40,9±0,8	113,1±0,8	188,4±3,9	152,6±3,2	35,8±1,1	21,4±0,5
ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г	
rk-5	96,8±2,8	141,1±5,5	40,2±1,3	15,4±0,4	16,9±1,8	95,2±10,0	0±0	95,2±10,0	
rk-21	42,1±9,6	115,2±5,8	40,0±1,3	17,8±0,4	19,0±1,9	27,1±10,6	18,1±14,3	45,2±15,6	
rk-142	99,7±0,1	148,2±5,3	49,2±1,2	20,3±0,4	22,0±1,7	136,5±4,5	0±0	136,5±4,5	
rk-206	99,0±1,0	139,1±5,3	46,7±1,2	16,9±0,4	22,3±1,7	117,0±9,1	17,9±0,4	134,8±10,4	
rk-210	94,8±3,1	149,3±5,8	40,1±1,3	17,5±0,4	14,3±1,9	91,9±10,7	8,3±8,3	100,2±12,5	
rk-214	94,8±0,8	153,4±5,0	38,0±1,2	13,3±0,3	19,2±1,6	88,8±7,9	3,3±0,4	92,1±6,5	
rk-222	98,9±0,3	158,9±5,0	44,2±1,2	17,5±0,3	22,8±1,6	123,9±6,3	0±0	123,9±6,3	
rk-227	67,3±4,0	98,3±5,5	42,5±1,3	20,0±0,4	12,5±1,8	37,2±10,0	0,2±0	37,4±10,0	
rk-228	89,8±0,8	141,8±6,2	43,4±1,4	14,9±0,4	19,7±2,0	87,4±6,7	29,1±7,9	116,5±15,2	
rk-306	93,7±3,4	138,9±4,4	52,1±1,0	22,2±0,3	34,0±1,4	108,2±8,5	0±0	108,2±8,5	
Контрольные формы									
Rf7	96,1±1,2	155,2±4,0	43,7±0,9	19,3±0,3	23,7±1,3	110,5±5,5	10,7±6,8	121,2±7,9	
Ку123	88,0±6,2	129,6±3,9	38,7±0,9	12,1±0,3	18,9±1,2	61,4±7,0	17,1±8,7	78,5±11,6	
F ₂	99,0±0,3	163,5±3,8	46,0±0,9	16,2±0,3	31,2±1,2	137,1±7,6	17,3±3,7	154,4±9,3	

Таблица А18. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, серия гк-0, дигаплоидные линии (2017 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
rk-3	75,7±0,5	79,2±0,6	3,5±0,4	41,8±1,8	120,9±1,9	139,1±2,7	112,8±2,6	26,3±0,8	18,5±0,4
rk-5	77,1±0,3	79,3±0,4	2,2±0,2	43,8±1,1	123,1±1,1	171,7±1,6	139,9±1,6	31,8±0,4	18,9±0,3
rk-6	76,9±0,3	76,2±0,4	-0,7±0,2	42,9±1,0	119,1±1,1	160,7±1,5	129,3±1,4	31,4±0,4	18,7±0,2
rk-7	79,9±0,5	82,1±0,6	2,2±0,4	38,8±1,6	120,9±1,6	170,5±2,3	130,0±2,3	40,5±0,7	21,1±0,4
rk-9	79,1±0,4	80,3±0,5	1,1±0,3	39,1±1,4	119,4±1,5	141,4±2,1	108,7±2,1	32,8±0,6	20,9±0,4
rk-13	77,4±0,5	77,5±0,6	0,1±0,4	36,3±1,7	113,7±1,8	155,1±2,5	128,4±2,5	26,7±0,7	20,3±0,4
rk-14	76,7±0,5	77,5±0,6	0,8±0,4	38,2±1,6	115,7±1,6	167,9±2,3	132,4±2,3	35,6±0,7	20,8±0,4
rk-15	77,1±0,4	82,7±0,5	5,6±0,3	38,3±1,4	121,0±1,5	137,5±2,1	107,9±2,1	29,6±0,6	16,9±0,4
rk-16	77,3±0,3	78,4±0,4	1,1±0,2	39,0±1,0	117,4±1,0	134,6±1,5	105,7±1,4	28,9±0,4	19,3±0,2
rk-21	82,0±0,4	84,6±0,5	2,6±0,3	46,9±1,4	131,5±1,5	163,7±2,1	131,3±2,1	32,3±0,6	21,8±0,4
rk-22	81,1±0,3	82,0±0,4	0,9±0,3	45,4±1,3	127,5±1,4	170,6±1,7	140,0±1,7	30,6±0,5	20,0±0,3
rk-27	79,0±0,5	78,9±0,6	-0,1±0,4	31,2±1,6	110,1±1,7	161,1±2,4	123,6±2,4	37,5±0,7	20,2±0,4
rk-29	78,9±0,4	80,4±0,5	1,5±0,3	43,9±1,4	124,3±1,5	150,5±2,1	120,8±2,1	29,7±0,6	18,4±0,4
rk-30	77,8±0,4	80,5±0,5	2,7±0,3	35,4±1,4	115,9±1,5	165,9±2,1	132,8±2,1	33,1±0,6	23,1±0,4
rk-31	79,9±0,6	84,7±0,7	4,7±0,5	38,1±2,0	122,8±2,1	172,5±3,0	138,3±3,0	34,1±0,9	22,1±0,5
rk-33	82,1±0,5	86,0±0,6	3,8±0,4	37,7±1,7	123,7±1,8	173,5±2,5	137,6±2,5	35,9±0,7	20,0±0,4
rk-36	81,8±0,9	88,3±1,1	6,5±0,7	28,3±3,1	116,6±3,3	126,9±4,6	95,9±4,6	31,0±1,3	20,3±0,8
rk-37	80,5±0,8	86,3±1,0	5,8±0,6	41,7±3,1	127,4±3,3	169,3±4,0	138,8±4,0	30,5±1,1	19,4±0,7
rk-38	79,6±0,4	79,7±0,5	0,1±0,3	41,1±1,6	120,8±1,7	149,9±2,1	114,7±2,1	35,3±0,6	19,3±0,4
rk-40	75,1±0,4	77,4±0,5	2,3±0,3	36,1±1,4	113,5±1,5	156,9±2,1	123,2±2,1	33,7±0,6	17,7±0,4
rk-41	82,3±0,5	87,3±0,6	5,0±0,4	31,3±1,9	117,9±2,0	168,6±2,7	135,8±2,6	32,8±0,8	21,4±0,4
rk-44	79,4±0,4	79,4±0,5	0,0±0,3	43,0±1,5	122,4±1,6	150,6±2,1	121,0±2,0	29,5±0,6	19,1±0,3
rk-45	77,3±0,4	79,9±0,5	2,6±0,3	37,4±1,5	117,3±1,6	150,8±2,2	117,2±2,2	33,6±0,6	16,6±0,4
rk-48	76,8±0,4	78,2±0,5	1,4±0,3	37,1±1,4	115,3±1,5	152,9±2,1	122,5±2,0	30,3±0,6	20,0±0,3
rk-49	76,2±0,5	80,8±0,6	4,6±0,4	30,7±1,6	111,5±1,6	148,3±2,2	116,6±2,2	31,8±0,6	20,5±0,4
rk-51	76,3±0,4	78,1±0,5	1,9±0,3	40,7±1,4	118,9±1,5	152,6±2,1	123,3±2,0	29,3±0,6	15,8±0,3
rk-53	74,4±0,4	76,3±0,5	1,9±0,3	34,3±1,5	110,5±1,6	156,5±2,1	125,0±2,1	31,6±0,6	21,5±0,4
rk-54	76,3±0,6	78,5±0,8	2,2±0,5	39,0±2,2	117,5±2,3	166,3±3,2	137,0±3,2	29,3±0,9	19,7±0,5
rk-56	82,6±0,5	85,7±0,6	3,0±0,4	36,4±1,6	122,1±1,6	169,7±2,3	139,9±2,3	29,8±0,7	19,5±0,4
rk-57	80,4±0,4	82,8±0,5	2,5±0,3	39,1±1,4	121,9±1,5	153,4±2,1	120,3±2,0	33,1±0,6	19,4±0,3
rk-58	81,6±0,4	86,3±0,5	4,8±0,3	37,8±1,4	124,1±1,5	138,4±2,1	112,9±2,1	25,4±0,6	17,6±0,4
Среднее	78,6±0,4	81,1±0,6	2,4±0,3	38,4±0,8	119,5±0,9	156,5±2,2	124,9±2,0	31,7±0,6	19,6±0,3
Контрольные формы									
Rf7	76,6±0,1	79,6±0,2	2,9±0,2	34,7±0,6	114,3±0,5	169,4±0,8	131,4±1,4	38,0±0,8	22,6±0,1
F ₂	75,8±0,5	78,1±0,6	2,3±0,1	41,3±1,1	119,4±1,5	180,0±1,9	144,2±2,2	35,8±0,4	22,0±0,3

Примечание. Приведенные здесь контрольные формы относятся и к таблицам 19-21

Таблица А18 (окончание)

ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г
rk-3	96,7±0,1	145,6±3,5	37,7±0,7	13,7±0,5	18,4±1,2	69,0±8,5	0±0	69,0±8,5
rk-5	99,7±0,3	157,0±2,1	41,0±0,4	16,1±0,3	16,0±0,7	112,5±5,1	0,4±0,4	112,8±5,1
rk-6	93,8±1,8	146,4±2,0	41,4±0,4	14,9±0,3	23,9±0,7	90,9±4,7	2,2±2,0	93,1±4,9
rk-7	96,3±0,8	140,2±3,1	35,4±0,6	17,8±0,4	18,3±1,0	66,5±7,3	25,2±7,8	91,7±7,9
rk-9	99,8±0,2	135,7±2,8	41,7±0,6	15,0±0,4	11,3±0,9	92,4±6,8	1,3±0,9	93,7±7,3
rk-13	99,3±0,3	153,3±3,5	43,9±0,7	16,7±0,5	25,9±1,2	100,1±8,5	6,8±5,3	106,9±9,1
rk-14	99,0±0,2	163,0±3,2	37,2±0,7	13,3±0,4	20,4±1,1	91,7±7,7	0±0	91,7±7,7
rk-15	64,1±9,9	133,2±2,8	37,7±0,6	15,7±0,4	28,0±0,9	36,2±6,8	3,6±1,8	39,8±7,0
rk-16	96,6±2,2	142,4±1,9	40,3±0,4	15,4±0,3	16,0±0,6	90,4±4,6	0±0	90,4±4,6
rk-21	66,9±6,0	137,6±2,8	47,4±0,6	18,2±0,4	25,2±0,9	68,5±6,8	15,7±7,9	84,2±7,3
rk-22	100±0	123,6±2,6	47,4±0,5	16,3±0,4	30,6±0,9	97,2±6,2	2,8±2,2	100,0±6,6
rk-27	97,0±2,5	156,7±3,4	41,1±0,7	17,6±0,5	28,2±1,1	83,0±8,0	3,6±3	86,6±8,7
rk-29	91,8±4,0	146,1±2,8	40,3±0,6	12,4±0,4	20,6±0,9	75,2±6,8	24,1±12,7	99,3±7,3
rk-30	78,0±11,4	136,3±2,8	45,1±0,6	16,5±0,4	30,6±0,9	72,4±6,8	0±0	72,4±6,8
rk-31	55,7±11,1	145,0±4,0	38,4±0,8	16,0±0,6	20,9±1,3	51,4±9,6	6,0±6,0	57,4±10,3
rk-33	56,6±13,9	125,6±3,4	36,6±0,7	15,4±0,5	21,0±1,1	36,4±8,0	0,2±0,2	36,6±8,0
rk-36	36,7±12,9	110,0±6,1	33,5±1,3	14,7±0,8	11,8±2,0	18,2±10,4	2,3±4,7	20,6±11,2
rk-37	45,0±15,2	157,1±6,1	41,7±1,3	17,3±0,8	31,6±2,0	47,7±11,4	0±0	47,7±11,4
rk-38	95,9±2,8	163,7±3,1	42,4±0,6	16,4±0,4	24,1±1,0	81,4±7,3	5,5±1,8	86,9±7,9
rk-40	94,5±2,0	135,1±2,8	40,5±0,6	16,9±0,4	23,6±0,9	76,2±6,8	9,2±1,5	85,4±7,3
rk-41	27,8±10,0	129,2±3,5	34,0±0,7	14,7±0,5	14,9±1,2	22,2±8,5	4,6±3,1	26,7±9,1
rk-44	99,4±0,6	153,6±2,9	39,7±0,6	14,9±0,4	14,7±1,0	102,1±7,0	4,5±2,4	106,6±7,6
rk-45	98,2±0,9	144,8±2,9	40,7±0,6	16,9±0,4	21,1±1,0	84,7±7,0	15,8±7,8	100,4±7,6
rk-48	99,5±0,2	142,8±2,8	38,0±0,6	15,1±0,4	19,7±0,9	83,0±6,8	2,5±1,7	85,5±7,1
rk-49	82,7±3,6	142,9±3,1	42,8±0,6	19,1±0,4	33,4±1,0	69,4±7,3	4,8±3,3	74,2±7,9
rk-51	99,9±0,1	140,1±2,8	39,7±0,6	14,7±0,4	18,2±0,9	95,7±6,8	0±0	95,7±6,8
rk-53	98,7±0,9	146,3±2,9	41,3±0,6	16,8±0,4	23,6±1,0	89,1±7,0	9,4±5,5	98,5±7,6
rk-54	98,3±0,4	149,8±3,7	41,9±0,8	14,8±0,5	34,5±1,2	94,0±9,0	0±0	94,0±9,0
rk-56	62,9±2,3	141,5±3,1	37,4±0,6	14,8±0,4	17,2±1,0	41,7±7,3	16,7±11,1	58,4±7,9
rk-57	80,0±5,1	134,4±2,7	34,1±0,6	13,5±0,4	22,0±0,9	42,1±6,6	0,5±0,2	42,6±6,7
rk-58	45,6±6,5	112,9±2,8	33,4±0,6	14,1±0,4	11,3±0,9	21,6±6,8	0,2±0,2	21,8±6,3
Среднее	82,8±3,9	141,5±2,2	39,8±0,6	15,6±0,3	21,8±1,1	71,1±4,5	5,4±1,3	76,5±4,6
Контрольные формы								
Rf7	99,0±0,4	157,0±1,9	42,7±0,3	20,6±0,2	21,9±0,5	103,9±4,9	0,5±0,3	104,4±5,0
F ₂	99,1±0,3	176,6±3,8	44,4±0,4	15,9±0,5	33,1±1,9	138,8±5,2	16,7±4,3	155,5±5,6

Таблица А19. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, серия rk-100, дигаплоидные линии (2017 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
rk-101	76,9±0,5	76,3±0,6	-0,4±0,4	38,5±1,6	114,8±1,6	157,5±2,3	123,4±2,3	34,1±0,7	20,1±0,4
rk-103	81,9±0,6	85,3±0,7	3,4±0,5	31,9±2,0	117,2±2,1	174,2±3,0	137,6±3,0	36,6±0,9	23,9±0,5
rk-104	78,7±0,4	82,2±0,5	3,5±0,3	34,7±1,4	116,9±1,5	181,6±2,1	147,7±2,0	33,9±0,6	18,8±0,3
rk-105	79,3±0,6	79,4±0,7	0,1±0,5	34,4±2,0	113,8±2,1	167,2±3,0	135,0±3,0	32,1±0,9	20,8±0,5
rk-107	82,0±0,6	85,4±0,7	3,4±0,5	37,9±2,0	123,3±2,1	141,0±3,0	106,9±3,0	34,1±0,9	20,4±0,5
rk-108	76,2±0,4	79,7±0,5	3,5±0,3	37,8±1,5	117,5±1,6	169,9±2,2	135,1±2,2	34,8±0,6	20,9±0,4
rk-110	77,5±0,5	78,0±0,6	0,5±0,4	45,3±1,8	123,3±1,9	161,4±2,7	130,1±2,6	31,3±0,8	19,5±0,4
rk-112	80,5±0,5	82,1±0,6	1,6±0,4	33,0±1,6	115,0±1,6	166,2±2,2	128,4±2,2	37,8±0,6	23,0±0,4
rk-114	80,5±0,5	84,2±0,6	3,7±0,4	38,0±1,6	122,2±1,7	158,9±2,3	125,2±2,3	33,8±0,7	22,3±0,4
rk-116	76,1±0,4	76,6±0,5	0,5±0,3	37,3±1,4	113,9±1,5	168,9±2,1	134,4±2,0	34,5±0,6	20,0±0,3
rk-117	76,6±0,4	75,7±0,5	-0,9±0,3	33,4±1,6	109,1±1,6	162,3±2,2	129,5±2,2	32,7±0,6	21,6±0,4
rk-118	78,4±0,6	81,3±0,7	2,9±0,5	34,9±2,0	116,2±2,1	187,2±3,0	150,4±3,0	36,9±0,9	21,1±0,5
rk-119	77,5±0,4	78,3±0,5	0,8±0,3	41,3±1,4	119,7±1,5	152,2±2,1	122,1±2,0	30,1±0,6	18,2±0,3
rk-121	76,8±0,4	78,3±0,5	1,4±0,3	36,9±1,4	115,2±1,5	154,4±2,1	120,0±2,1	34,4±0,6	20,4±0,4
rk-122	79,5±0,5	81,0±0,6	1,5±0,4	35,5±1,6	116,5±1,7	178,2±2,4	143,7±2,4	34,5±0,7	19,6±0,4
rk-123	76,6±0,4	78,5±0,5	1,8±0,3	32,2±1,4	110,7±1,5	148,5±2,1	118,8±2,1	29,7±0,6	21,4±0,4
rk-124	78,4±0,5	79,7±0,6	1,3±0,4	31,3±1,6	111,0±1,6	148,6±2,2	111,0±2,2	37,6±0,6	21,3±0,4
rk-125	77,4±0,5	76,4±0,6	-1,1±0,4	37,1±1,6	113,5±1,7	133,3±2,4	102,9±2,4	30,4±0,7	19,8±0,4
rk-126	82,0±0,5	83,8±0,6	1,8±0,4	35,4±1,8	119,2±1,9	155,6±2,7	122,2±2,6	33,3±0,8	21,8±0,4
rk-127	80,6±0,5	80,7±0,6	0,1±0,4	43,6±1,6	124,3±1,7	179,6±2,3	144,5±2,3	35,2±0,7	21,9±0,4
rk-128	78,5±0,4	80,6±0,5	2,1±0,3	38,9±1,4	119,5±1,5	162,3±2,1	124,8±2,0	37,5±0,6	22,3±0,3
rk-129	78,6±0,5	81,3±0,6	2,7±0,4	35,7±1,8	117,0±1,9	172,9±2,5	136,7±2,5	36,2±0,7	20,3±0,4
rk-130	76,8±0,5	79,7±0,6	2,8±0,4	38,0±1,6	117,7±1,6	145,8±2,3	113,3±2,3	32,5±0,7	18,7±0,4
rk-133	80,7±0,6	82,8±0,8	2,1±0,5	33,8±2,2	116,6±2,3	167,0±3,2	135,3±3,2	31,7±0,9	23,5±0,5
rk-136	79,9±0,4	82,3±0,5	2,4±0,3	33,2±1,4	115,5±1,5	157,8±2,1	125,3±2,1	32,5±0,6	18,7±0,4
rk-138	79,3±0,5	80,5±0,6	1,1±0,4	32,2±1,9	112,6±2,0	160,8±2,3	125,0±2,3	35,8±0,7	20,6±0,4
rk-139	78,8±0,4	80,1±0,5	1,3±0,3	37,5±1,5	117,5±1,6	166,1±2,2	132,0±2,2	34,1±0,6	21,9±0,4
rk-140	76,5±0,4	78,1±0,5	1,6±0,3	36,1±1,5	114,2±1,6	155,8±2,2	119,7±2,2	36,1±0,6	19,4±0,4
rk-141	75,9±0,5	78,3±0,6	2,3±0,4	40,7±1,8	118,9±1,9	153,3±2,5	123,3±2,5	30,0±0,7	22,8±0,4
rk-143	79,9±0,5	82,2±0,6	2,3±0,4	30,8±1,6	112,9±1,6	156,6±2,3	121,7±2,3	34,9±0,7	21,5±0,4
rk-144	77,5±0,7	79,2±0,9	1,7±0,5	37,8±2,4	117,0±2,5	161,6±3,2	130,8±3,2	30,8±0,9	22,0±0,5
rk-145	80,2±0,4	81,4±0,5	1,2±0,3	39,6±1,4	121,0±1,5	161,5±2,1	128,0±2,0	33,5±0,6	20,2±0,3
rk-146	78,0±0,5	81,6±0,6	3,7±0,4	33,9±1,8	115,5±1,9	149,2±2,7	115,7±2,6	33,4±0,8	19,7±0,4
rk-148	80,2±0,4	82,6±0,5	2,3±0,3	37,8±1,4	120,6±1,5	164,4±1,9	129,4±1,9	34,9±0,5	23,0±0,3
rk-149	79,2±0,4	79,6±0,5	0,4±0,3	32,6±1,4	112,2±1,5	154,4±2,1	125,8±2,0	28,6±0,6	19,4±0,3
rk-151	77,1±0,5	76,5±0,6	-0,6±0,4	36,6±1,7	113,1±1,8	158,5±2,5	125,5±2,5	33,0±0,7	20,0±0,4
rk-152	81,0±0,7	82,9±0,9	1,9±0,5	38,0±2,4	120,9±2,5	165,1±3,6	128,5±3,6	36,6±1,0	21,1±0,6
rk-155	79,3±0,4	80,7±0,5	1,3±0,3	39,2±1,4	119,9±1,5	157,0±2,1	126,1±2,0	30,9±0,6	19,6±0,3
rk-156	76,4±0,4	77,6±0,5	1,2±0,3	33,9±1,5	111,5±1,6	160,9±2,2	124,5±2,2	36,4±0,6	21,0±0,4
rk-157	79,1±0,5	79,4±0,6	0,3±0,4	40,7±1,6	120,1±1,7	168,2±2,2	135,0±2,2	33,3±0,6	19,8±0,4
rk-158	79,0±0,5	81,1±0,6	2,2±0,4	33,9±1,6	115,1±1,7	156,8±2,4	121,0±2,4	35,8±0,7	22,3±0,4
rk-160	79,5±0,5	79,6±0,6	0,0±0,4	35,8±1,7	115,4±1,8	181,4±2,7	144,5±2,6	36,9±0,8	21,6±0,4
rk-161	77,5±0,5	79,6±0,6	2,2±0,4	37,4±1,7	117,0±1,8	154,0±2,4	122,9±2,4	31,1±0,7	22,6±0,4
Среднее	78,7±0,3	80,3±0,4	1,6±0,2	36,4±0,5	116,7±0,5	161,3±1,6	127,6±1,5	33,8±0,4	20,9±0,2

Таблица А19 (окончание)

ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г
rk-101	100±0	148,2±3,1	41,7±0,6	20,5±0,4	18,1±1,0	103,5±7,3	2,6±2,6	106,1±7,4
rk-103	90,5±3,0	156,0±3,7	43,1±0,8	17,3±0,5	33,9±1,2	77,0±9,0	0±0	77,0±9,0
rk-104	91,5±2,2	155,3±2,7	43,3±0,6	19,9±0,4	31,8±0,9	79,8± 6,6	8,5±2,5	88,3±7,1
rk-105	98,9±0,4	153,0±4,0	41,0±0,8	21,4±0,6	19,1±1,3	89,2±9,6	7,0±6,2	96,2±10,3
rk-107	62,9±8,0	118,4±4,0	35,1±0,8	16,3±0,6	11,6±1,3	31,7±9,6	2,9±2,7	34,6±9,9
rk-108	97,7±1,1	141,1±2,9	41,4±0,6	17,3±0,4	23,1±1,0	97,0±7,0	0±0	97,0±7,0
rk-110	94,3±2,0	140,8±3,5	40,4±0,7	16,4±0,5	21,9±1,2	83,6±8,5	22,5±8,4	106,0±9,1
rk-112	90,0±5,3	166,9±3,4	44,3±0,7	20,3±0,5	33,4±1,1	87,7±8,0	0±0	87,7±8,0
rk-114	78,7±7,8	143,0±3,4	40,8±0,7	17,8±0,5	18,9±1,1	60,7±8,0	27±7,6	87,8±8,7
rk-116	99,7±0,1	157,4±2,7	45,6±0,6	20,3±0,4	28,5±0,9	104,7±6,6	5,8±2,8	110,5±7,1
rk-117	100±0	154,1±3,2	44,5±0,7	17,7±0,4	23,2±1,1	121,2±7,7	0±0	121,2±7,7
rk-118	87,9±4,7	175,7±4,0	39,3±0,8	16,6±0,6	32,6±1,3	89,0±9,6	9,3±6,8	98,3±10,3
rk-119	97,7±0,6	134,1±2,7	40,7±0,6	18,4±0,4	22,9±0,9	82,6±6,6	8,7±9,8	91,3±7,1
rk-121	99,0±0,6	163,7±2,8	44,4±0,6	19,6±0,4	25,6±0,9	109,8±6,8	0±0	109,8±6,8
rk-122	98,2±0,5	143,7±3,2	39,4±0,7	15,5±0,4	23,7±1,1	76,8±7,7	23,2±6,3	100,0±8,3
rk-123	99,7±0,3	150,3±2,8	45,5±0,6	17,5±0,4	25,3±0,9	112,3±6,8	1,4±1,4	113,7±6,9
rk-124	98,5±0,1	181,6±2,9	41,8±0,6	16,5±0,4	23,7±1,0	101,1±7,3	0±0	101,1±7,3
rk-125	98,7±1,2	140,1±3,2	42,1±0,7	18,2±0,4	22,9±1,1	93,1±7,7	0±0	93,1±7,7
rk-126	94,8±4,3	132,3±3,7	41,7±0,8	17,0±0,5	20,9±1,2	62,8±9,0	12,5±8,0	75,3±9,7
rk-127	99,8±0,1	143,1±3,2	43,1±0,7	15,9±0,4	18,3±1,1	103,7±7,7	19,2±3,6	122,9±8,3
rk-128	98,9±0,7	157,3±2,7	43,5±0,6	19,1±0,4	19,8±0,9	114,9±6,6	3,9±1,9	118,7±7,1
rk-129	75,0±3,5	160,8±3,5	40,2±0,7	16,4±0,5	32,7±1,2	69,5±8,5	26,2±12,3	95,7±9,9,1
rk-130	97,7±0,5	132,5±3,1	44,9±0,6	22,0±0,4	18,2±1,0	80,6±7,3	0±0	80,6±7,3
rk-133	98,5±0,4	163,2±4,3	46,9±0,9	18,7±0,6	29,9±1,4	94,4±10,4	0±0	94,4±10,4
rk-136	96,7±0,1	126,3±2,8	39,3±0,6	17,8±0,4	18,7±0,9	74,6±6,8	1,1±0,8	75,7±6,9
rk-138	93,4±3,4	162,6±4,0	44,1±0,8	18,9±0,6	22,4±1,3	84,4±9,6	0±0	84,4±9,6
rk-139	99,1±0,7	130,8±3,1	40,7±0,6	16,1±0,4	25,8±1,0	77,9±7,3	0±0	77,9±7,3
rk-140	88,8±3,4	154,1±2,9	38,1±0,6	17,9±0,4	19,9±1,0	69,1±7,0	0,5±0,5	69,6±7,0
rk-141	95,1±1,6	152,7±3,5	42,6±0,7	20,4±0,5	21,9±1,2	95,3±8,5	0±0	95,3±8,5
rk-143	87,6±4,9	147,6±3,2	35,0±0,7	17,3±0,4	17,7±1,1	49,9±7,7	7,8±6,0	57,7±8,3
rk-144	93,4±5,9	156,5±4,7	42,4±1,0	18,8±0,7	35,6±1,6	103,7±11,4	7,9±10,4	111,6±12,2
rk-145	94,7±4,0	134,0±2,7	40,6±0,6	15,9±0,4	21,0±0,9	77,6±6,6	0±0	77,6±6,6
rk-146	95,0±2,3	130,4±3,7	37,3±0,8	16,0±0,5	17,4±1,2	70,6±9,0	0±0	70,6±9,0
rk-148	87,9±6,6	144,2±2,8	42,7±0,6	19,3±0,4	22,4±0,9	87,5±6,8	0±0	87,5±6,8
rk-149	98,2±0,8	139,1±2,7	42,0±0,6	18,1±0,4	29,1±0,9	75,5±6,6	6,8±4,1	82,4±7,1
rk-151	100±0	141,4±3,5	40,0±0,7	14,7±0,5	20,0±1,2	84,3±8,5	44,3±18,5	128,6±9,1
rk-152	90,4±4,0	139,1±4,7	39,8±1,0	16,0±0,7	24,6±1,6	71,5±11,4	18,0±10,1	89,5±12,2
rk-155	97,2±2,6	125,8±2,7	42,3±0,6	18,1±0,4	21,3±0,9	86,0±6,6	0,5±0,5	86,5±6,6
rk-156	97,4±0,1	177,7±3,1	39,0±0,6	18,4±0,4	27,1±1,0	97,1±7,3	6,6±5,9	103,6±7,9
rk-157	100±0	148,1±3,2	41,3±0,7	16,6±0,4	21,6±1,1	109,1±7,7	0±0	109,1±7,7
rk-158	79,2±5,3	155,9±3,2	37,5±0,7	17,3±0,4	19,6±1,1	59,2±7,7	8,4±5,0	67,7±8,3
rk-160	99,6±0,2	159,8±3,5	40,9±0,7	17,3±0,5	24,0±1,2	95,1±8,5	3,6±2,1	98,7±8,7
rk-161	89,7±2,4	143,6±3,5	38,3±0,7	16,4±0,5	20,1±1,2	64,8±8,5	13,6±6,5	78,3±9,1
Среднее	93,8±1,2	147,9±2,2	41,4±0,4	17,9±0,3	23,3±0,8	85,0±2,5	7,0±1,5	91,9±2,5

Таблица А20. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, серия rk-200, дигаплоидные линии (2017 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
rk-202	79,1±0,6	81,9±0,7	2,7±0,5	40,1±2,0	122,0±2,1	174,5±2,7	143,0±2,6	31,6±0,8	18,5±0,4
rk-203	78,7±0,4	80,9±0,5	2,3±0,3	43,4±1,5	124,4±1,6	170,9±2,1	139,5±2,0	31,4±0,6	20,0±0,3
rk-204	80,6±0,4	81,4±0,5	0,8±0,3	36,2±1,5	117,6±1,6	155,6±2,1	122,9±2,1	32,7±0,6	20,4±0,3
rk-205	80,9±0,4	82,0±0,5	1,1±0,3	50,5±1,5	132,4±1,6	186,3±2,2	155,0±2,2	31,4±0,6	19,4±0,4
rk-206	75,9±0,4	76,1±0,5	0,2±0,3	39,1±1,4	115,2±1,5	160,9±2,1	128,1±2,1	32,8±0,6	16,8±0,4
rk-208	75,4±0,5	77,4±0,6	2,0±0,4	44,7±1,8	122,3±1,9	161,0±2,5	130,5±2,5	30,5±0,7	18,5±0,4
rk-209	77,5±0,4	79,7±0,5	2,2±0,3	41,5±1,4	121,2±1,5	157,2±2,1	129,3±2,0	27,9±0,6	17,4±0,3
rk-210	81,2±0,4	81,1±0,5	-0,1±0,3	42,8±1,4	123,9±1,5	154,0±2,1	122,9±2,0	31,1±0,6	21,7±0,3
rk-212	78,1±0,5	78,8±0,6	0,5±0,4	41,9±1,6	120,4±1,6	156,9±2,3	123,1±2,3	33,8±0,7	17,3±0,4
rk-214	76,9±0,4	76,7±0,5	-0,2±0,3	45,3±1,4	122,0±1,5	168,0±2,1	136,5±2,1	31,5±0,6	19,0±0,4
rk-215	76,3±0,4	76,7±0,5	0,5±0,3	35,6±1,4	112,3±1,5	175,3±2,1	139,9±2,1	35,5±0,6	19,9±0,4
rk-216	76,4±0,5	79,9±0,6	3,5±0,4	39,8±1,6	119,8±1,7	147,2±2,4	115,1±2,4	32,1±0,7	17,8±0,4
rk-217	76,8±0,4	77,0±0,5	0,2±0,3	41,7±1,4	118,7±1,5	169,0±2,1	135,4±2,1	33,5±0,6	17,8±0,4
rk-219	75,0±0,4	75,1±0,5	0,1±0,3	39,9±1,5	115,0±1,6	121,2±2,2	90,8±2,2	30,4±0,6	16,7±0,4
rk-220	78,8±0,4	78,2±0,5	-0,6±0,3	50,8±1,5	129,0±1,6	176,4±2,1	145,7±2,1	30,7±0,6	18,5±0,4
rk-221	76,3±0,5	77,9±0,6	1,6±0,4	41,3±1,6	119,2±1,6	157,9±2,3	127,5±2,3	30,3±0,7	20,9±0,4
rk-222	77,1±0,4	77,2±0,5	0,1±0,3	35,7±1,5	112,9±1,6	164,0±2,2	126,2±2,2	37,8±0,6	22,7±0,4
rk-223	76,0±0,4	76,6±0,5	0,5±0,3	51,7±1,5	128,3±1,6	132,8±2,2	103,7±2,2	29,1±0,6	18,2±0,4
rk-224	73,2±0,4	76,1±0,5	2,8±0,3	46,7±1,4	122,7±1,5	149,2±2,1	120,7±2,1	28,5±0,6	18,0±0,4
rk-225	74,8±0,4	78,1±0,5	3,3±0,3	41,3±1,4	119,4±1,5	168,9±2,1	137,5±2,0	31,4±0,6	17,5±0,3
rk-226	78,2±0,4	80,2±0,5	1,9±0,3	41,4±1,4	121,5±1,5	179,2±2,1	142,5±2,1	36,7±0,6	18,0±0,4
rk-227	80,0±0,4	83,7±0,5	3,7±0,3	43,1±1,5	126,8±1,6	150,1±2,1	117,4±2,1	32,8±0,6	19,4±0,4
rk-228	82,6±0,4	82,5±0,5	-0,1±0,3	48,6±1,5	131,1±1,6	168,7±2,2	131,5±2,2	37,2±0,6	22,1±0,4
rk-229	78,1±0,4	79,5±0,5	1,4±0,3	47,8±1,4	127,3±1,5	152,3±2,1	120,5±2,1	31,8±0,6	19,7±0,4
rk-230	81,4±0,4	84,6±0,5	3,2±0,3	35,5±1,5	120,1±1,6	180,3±2,2	144,9±2,2	35,4±0,6	20,1±0,4
rk-231	78,4±0,5	80,0±0,6	1,6±0,4	36,7±1,7	116,6±1,8	161,4±2,4	127,7±2,4	33,7±0,7	17,7±0,4
rk-232	79,4±0,5	80,2±0,6	0,9±0,4	44,2±1,6	124,4±1,6	144,6±2,3	119,0±2,3	25,7±0,7	19,5±0,4
rk-234	78,2±0,5	81,4±0,6	3,2±0,4	42,6±1,7	124,0±1,8	174,6±2,5	140,8±2,5	33,8±0,7	20,3±0,4
rk-235	80,1±0,5	80,3±0,6	0,3±0,4	41,5±1,7	121,8±1,8	157,0±2,5	126,2±2,5	30,8±0,7	22,0±0,4
rk-236	85,5±0,5	84,9±0,6	-0,7±0,4	41,3±1,6	126,2±1,6	164,4±2,3	127,5±2,3	37,0±0,6	19,4±0,4
rk-237	78,8±0,5	80,3±0,6	1,5±0,4	50,1±1,6	130,4±1,7	172,0±2,4	139,4±2,4	32,5±0,7	19,5±0,4
rk-238	79,1±0,4	79,0±0,5	-0,1±0,3	37,5±1,6	116,5±1,6	178,6±2,2	140,2±2,2	38,3±0,6	17,9±0,4
rk-239	75,7±0,4	77,6±0,5	1,9±0,3	38,3±1,4	115,9±1,5	152,9±2,1	121,2±2,1	31,7±0,6	19,4±0,4
rk-240	70,9±0,4	70,3±0,5	-0,6±0,3	36,9±1,4	107,2±1,5	116,2±2,1	82,8±2,1	33,4±0,6	17,0±0,4
rk-241	74,1±0,4	74,4±0,5	0,3±0,3	46,3±1,5	120,8±1,6	138,6±2,2	108,5±2,2	30,1±0,6	16,8±0,4
rk-242	77,6±0,5	77,2±0,6	-0,3±0,4	36,4±1,7	113,6±1,8	164,3±2,5	126,3±2,5	37,9±0,7	16,6±0,4
rk-243	79,4±0,5	79,3±0,6	-0,1±0,4	45,9±1,6	125,3±1,6	173,3±2,3	143,2±2,3	30,1±0,7	21,4±0,4
rk-244	76,2±0,4	75,4±0,5	-0,8±0,3	38,9±1,4	114,3±1,5	156,2±2,1	122,9±2,0	33,3±0,6	17,1±0,3
rk-245	76,1±0,5	77,7±0,6	1,5±0,4	41,8±1,6	119,5±1,6	155,8±2,3	121,0±2,3	34,8±0,7	19,7±0,4
rk-246	76,1±0,4	76,6±0,5	0,4±0,3	39,0±1,4	115,6±1,5	154,5±2,1	123,5±2,1	31,0±0,6	18,9±0,4
Среднее	77,8±0,4	78,8±0,5	1,1±0,2	42,1±0,7	120,9±0,9	160,1±2,4	127,5±2,3	32,5±0,5	19,0±0,3

Таблица А20 (окончание)

ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г
rk-202	98,6±0,9	152,4±4,0	42,7±0,8	16,0±0,6	17,7±1,3	102,3±9,6	5,7±5,7	108,0±10,3
rk-203	98,7±0,4	127,7±2,9	48,9±0,6	21,0±0,4	21,6±1,0	105,9±7,0	0±0	105,9±7,0
rk-204	88,5±6,0	153,8±2,8	40,4±0,6	15,1±0,4	17,6±0,9	66,3±6,8	0±0	66,3±6,8
rk-205	93,0±2,6	136,1±2,9	39,4±0,6	15,1±0,4	20,0±1,0	84,4±7,0	0±0	84,4±7,0
rk-206	99,8±0,1	136,6±2,8	44,9±0,6	17,9±0,4	20,2±0,9	104,6±6,8	11,3±3,4	115,9±7,3
rk-208	98,1±0,4	108,3±3,5	41,1±0,7	14,4±0,5	14,5±1,2	64,1±8,5	19,2±6,3	83,4±9,1
rk-209	100±0	131,5±2,7	46,6±0,6	21,2±0,4	20,6±0,9	111,9±6,6	0±0	111,9±6,6
rk-210	97,1±2,9	153,8±2,7	39,7±0,6	16,1±0,4	13,4±0,9	96,4±6,6	0±0	96,4±6,6
rk-212	99,4±0,1	158,0±3,1	39,6±0,6	14,7±0,4	15,8±1,0	93,9±7,3	5,7±4,8	99,6±7,9
rk-214	99,2±0,2	175,9±2,8	38,5±0,6	13,0±0,4	21,8±0,9	103,3±6,8	0±0	103,3±6,8
rk-215	98,9±0,4	154,6±2,8	44,2±0,6	18,4±0,4	17,7±0,9	109,4±6,8	0±0	109,4±6,8
rk-216	98,3±0,8	131,7±3,2	40,7±0,7	15,8±0,4	17,5±1,1	82,9±7,7	0±0	82,9±7,7
rk-217	97,8±1,0	159,9±2,8	36,6±0,6	16,2±0,4	16,4±0,9	83,2±6,8	2,8±2,4	86,0±7,0
rk-219	97,5±2,1	136,5±2,9	38,9±0,6	13,6±0,4	15,1±1,0	80,1±7,0	2,9±2,9	82,9±7,2
rk-220	99,8±0,1	150,4±2,9	38,0±0,6	12,3±0,4	18,0±1,0	93,2±7,0	0±0	93,2±7,0
rk-221	100±0	116,0±3,2	48,1±0,7	20,2±0,4	18,2±1,1	99,5±7,7	0±0	99,5±7,7
rk-222	99,9±0,1	156,1±2,9	41,8±0,6	17,1±0,4	20,1±1,0	108,6±7,0	0±0	108,6±7,0
rk-223	99,8±0,2	147,3±2,9	36,6±0,6	12,9±0,4	18,9±1,0	80,8±7,0	0±0	80,8±7,0
rk-224	99,1±0,1	132,0±2,8	40,5±0,6	15,6±0,4	16,6±0,9	90,3±6,8	0±0	90,3±6,8
rk-225	99,9±0,1	138,9±2,7	47,6±0,6	20,4±0,4	22,9±0,9	113,4±6,6	0±0	113,4±6,6
rk-226	99,7±0,1	152,6±2,8	39,0±0,6	14,1±0,4	16,9±0,9	92,6±6,8	12,3±2,7	104,9±7,3
rk-227	98,6±0,8	110,8±2,9	46,3±0,6	20,8±0,4	14,5±1,0	68,0±7,0	0±0	68,0±7,0
rk-228	94,6±3,6	143,0±2,9	41,9±0,6	14,4±0,4	17,3±1,0	89,4±7,0	35,0±10,9	124,4±7,6
rk-229	99,1±0,7	134,5±2,8	38,2±0,6	15,0±0,4	15,6±0,9	81,3±6,8	22,4±7,8	103,7±7,3
rk-230	76±13,7	136,4±2,9	35,6±0,6	16,1±0,4	16,4±1,0	48,6±7,0	1,8±1,8	50,3±7,1
rk-231	99,3±0,3	162,3±3,4	42,7±0,7	16,8±0,5	28,2±1,1	106,7±8,0	0±0	106,7±8,0
rk-232	90,4±1,7	116,1±3,1	36,7±0,6	14,5±0,4	13,2±1,0	49,8±7,3	19,6±8,0	69,3±7,9
rk-234	89,4±3,8	133,0±3,4	41,5±0,7	19,0±0,5	30,2±1,1	68,4±8,0	0±0	68,4±8,0
rk-235	95,8±3,1	137,6±3,4	40,6±0,7	14,8±0,5	18,9±1,1	78,1±8,0	20,2±10,4	98,4±8,7
rk-236	81,4±7,6	149,9±3,1	40,2±0,6	14,0±0,4	21,6±1,0	63,4±7,3	3,5±3,1	66,8±7,5
rk-237	93,2±2,1	151,5±3,2	36,0±0,7	14,4±0,4	17,2±1,1	69,9±7,7	21,1±8,1	91,0±8,3
rk-238	94,7±4,1	178,8±3,1	38,9±0,6	15,5±0,4	18,4±1,0	97,0±7,3	3,0±2,4	100,0±7,5
rk-239	98,4±1,5	143,3±2,8	44,2±0,6	18,3±0,4	18,6±0,9	117,0±6,8	3,9±3,9	120,9±7,0
rk-240	94,4±2,2	150,1±2,8	35,8±0,6	16,0±0,4	14,5±0,9	74,4±6,8	1,5±1,5	75,9±6,9
rk-241	99,6±0,1	141,1±2,9	37,5±0,6	15,0±0,4	12,1±1,0	84,6±7,0	4,3±2,8	88,9±7,1
rk-242	98,2±0,3	161,8±3,4	34,5±0,7	15,6±0,5	17,3±1,1	75,3±8,0	15,5±10,2	90,8±8,7
rk-243	99,3±0,2	144,1±3,1	40,1±0,6	15,2±0,4	22,6±1,0	90,8±7,3	14,6±8,9	105,4±7,9
rk-244	99,9±0,1	144,5±2,7	42,2±0,6	16,7±0,4	17,7±0,9	104,0±6,6	8,3±1,6	112,3±7,1
rk-245	95,6±1,0	170,6±3,1	40,5±0,6	14,7±0,4	27,1±1,0	96,1±7,3	0±0	96,1±7,3
rk-246	99,8±0,2	145,8±2,8	41,8±0,6	14,9±0,4	14,5±0,9	99,3±6,8	0,1±0,1	99,5±6,8
Среднее	96,5±0,8	144,1±2,5	40,7±0,6	16,1±0,4	18,4±0,6	87,1±2,5	5,9±1,4	93,3±2,4

Таблица А21. Гибридная комбинация Rf7×Ky123, серии rk-300, rk-410 и rk-440, дигиплоидные линии (2017 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревания, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
Серия rk-300									
rk-301	76,5±0,5	78,4±0,6	2,4±0,4	37,0±1,6	115,5±1,6	137,7±2,3	108,2±2,3	29,5±0,7	19,7±0,4
rk-302	78,4±0,5	80,7±0,6	2,4±0,4	38,0±1,6	118,7±1,7	143,3±2,4	107,1±2,4	36,2±0,7	17,7±0,4
rk-303	75,9±0,5	79,0±0,6	3,1±0,4	32,1±1,7	111,1±1,8	146,1±2,4	112,9±2,4	33,1±0,7	15,6±0,4
rk-305	78,1±0,5	78,8±0,6	0,7±0,4	35,3±1,9	114,4±2,0	150,9±2,5	115,1±2,5	35,8±0,7	20,2±0,4
rk-306	80,0±0,4	83,0±0,5	3,0±0,3	39,6±1,4	122,6±1,5	174,0±2,1	140,4±2,0	33,6±0,6	20,2±0,3
rk-307	83,0±0,4	84,0±0,5	1,0±0,3	31,2±1,4	115,2±1,5	119,5±2,1	90,2±2,1	29,3±0,6	20,1±0,4
rk-308	77,1±0,5	81,1±0,6	4,0±0,4	38,7±1,6	119,8±1,6	155,9±2,3	123,4±2,3	32,5±0,7	15,0±0,4
rk-309	79,0±0,5	80,8±0,6	1,8±0,4	35,2±1,6	116,0±1,6	157,9±2,3	124,0±2,3	33,9±0,7	17,7±0,4
rk-311	83,0±0,5	83,4±0,6	0,5±0,4	34,0±1,7	117,4±1,8	158,6±2,3	123,4±2,3	35,2±0,7	19,5±0,4
rk-312	8,06±0,4	88,1±0,5	2,0±0,3	44,1±1,5	132,1±1,6	173,1±2,2	143,0±2,2	30,1±0,6	24,2±0,4
rk-313	79,3±0,5	79,9±0,6	0,6±0,4	36,5±1,7	116,4±1,8	141,7±2,4	109,0±2,4	32,8±0,7	17,7±0,4
rk-314	80,8±0,4	83,7±0,5	2,9±0,3	41,4±1,5	125,1±1,6	195,1±2,1	157,8±2,1	37,3±0,6	20,4±0,4
rk-317	79,3±0,4	80,1±0,5	0,8±0,3	35,9±1,5	116,0±1,6	145,4±2,1	111,1±2,1	34,3±0,6	17,8±0,4
rk-318	79,1±0,4	81,7±0,5	2,6±0,3	40,4±1,6	122,1±1,6	182,7±2,1	145,8±2,0	36,9±0,6	21,6±0,3
rk-319	80,9±0,5	85,1±0,6	4,2±0,4	32,8±1,8	117,9±1,9	172,1±2,7	135,8±2,6	36,2±0,8	19,4±0,4
Среднее	79,7±0,7	81,9±0,7	2,1±0,3	36,8±0,9	118,7±1,3	156,9±5,1	123,2±4,7	33,8±0,7	19,1±0,6
Серия rk-410									
rk-411	77,6±0,5	79,9±0,6	2,3±0,4	35,2±1,6	115,1±1,6	151,2±2,3	118,2±2,3	33,0±0,7	20,4±0,4
rk-412	75,7±0,4	78,1±0,5	2,3±0,3	37,7±1,5	115,8±1,6	143,8±2,2	109,4±2,2	34,4±0,6	22,1±0,4
rk-413	78,4±0,4	80,5±0,5	2,1±0,3	36,5±1,4	116,9±1,5	166,1±2,1	129,4±2,0	36,7±0,6	22,4±0,3
rk-414	77,0±0,4	79,0±0,5	2,0±0,3	35,4±1,4	114,4±1,5	145,2±2,1	111,6±2,1	33,6±0,6	20,7±0,4
rk-415	77,8±0,4	80,9±0,5	3,2±0,3	36,4±1,5	117,3±1,6	146,0±2,2	112,9±2,2	33,0±0,6	20,6±0,4
rk-416	77,1±0,4	78,4±0,5	1,3±0,3	36,7±1,4	115,1±1,5	155,2±2,1	122,5±2,1	32,7±0,6	22,7±0,4
rk-417	79,8±0,4	85,2±0,5	5,3±0,3	33,1±1,5	118,3±1,6	159,5±2,2	123,4±2,2	36,0±0,6	22,5±0,4
rk-418	78,6±0,4	81,5±0,5	2,9±0,3	38,8±1,4	120,3±1,5	157,5±2,1	122,0±2,1	35,5±0,6	21,7±0,4
rk-419	78,4±0,4	81,3±0,5	2,9±0,3	36,2±1,4	117,4±1,5	156,7±2,1	122,4±2,1	34,4±0,6	19,8±0,4
rk-420	81,1±0,5	85,5±0,6	4,4±0,4	27,6±1,6	113,1±1,7	164,8±2,4	132,6±2,4	32,3±0,7	20,7±0,4
rk-421	82,0±0,5	82,8±0,5	0,9±0,4	40,2±1,5	123,0±1,6	169,6±2,2	134,2±2,2	35,4±0,6	24,3±0,4
rk-422	80,2±0,5	81,4±0,6	1,2±0,4	33,4±1,6	114,8±1,6	167,3±2,3	132,1±2,3	35,3±0,7	21,6±0,4
rk-423	80,5±0,5	82,3±0,6	1,9±0,4	32,8±1,6	115,2±1,7	174,8±2,4	136,7±2,4	38,1±0,7	24,2±0,4
rk-424	79,5±0,4	81,7±0,5	2,2±0,3	36,9±1,5	118,6±1,6	162,7±2,1	125,9±2,0	36,8±0,6	22,9±0,3
rk-425	80,3±0,5	82,0±0,6	1,7±0,4	38,6±1,8	120,5±1,9	170,2±2,7	129,3±2,6	40,9±0,8	21,4±0,4
rk-426	79,3±0,5	83,3±0,6	4,0±0,4	31,6±1,6	114,8±1,7	156,5±2,4	124,7±2,4	31,8±0,7	20,9±0,4
rk-427	80,1±0,5	82,9±0,6	2,8±0,4	39,4±1,6	122,3±1,6	156,3±2,3	121,7±2,3	34,6±0,7	23,0±0,4
rk-428	77,0±0,4	80,8±0,5	3,8±0,3	34,2±1,4	115,0±1,5	166,9±2,1	133,5±2,1	33,3±0,6	21,3±0,4
rk-429	76,3±0,4	76,8±0,5	0,5±0,3	36,8±1,5	113,6±1,6	138,4±2,1	105,8±2,1	32,6±0,6	21,4±0,4
rk-430	76,5±0,4	78,7±0,5	2,2±0,3	35,7±1,6	114,3±1,6	169,7±2,1	132,0±2,1	37,7±0,6	23,6±0,4
rk-431	78,0±0,4	79,3±0,5	1,3±0,3	36,7±1,7	115,9±1,8	166,0±2,2	131,4±2,2	34,6±0,6	22,3±0,4
rk-432	78,1±0,4	81,9±0,5	3,8±0,3	38,7±1,4	120,5±1,5	164,4±2,1	128,7±2,0	35,7±0,6	20,9±0,3
rk-433	78,7±0,4	79,7±0,5	1,0±0,3	36,9±1,5	116,7±1,6	175,4±2,1	139,5±2,0	35,9±0,6	24,2±0,3
rk-434	79,1±0,6	81,8±0,7	2,6±0,5	34,4±2,0	116,2±2,1	175,6±3,0	136,0±3,0	39,6±0,9	22,7±0,5
Среднее	78,6±0,3	81,1±0,4	2,4±0,2	35,8±0,6	116,9±0,6	160,8±2,1	125,7±1,8	35,2±0,5	22,0±0,3
Серия rk-440									
rk-441	80,1±0,6	81,7±0,7	1,6±0,4	32,3±1,9	113,9±2,0	154,9±2,8	118,9±2,8	36,0±0,8	20,1±0,5
rk-442	80,4±0,4	83,6±0,5	3,3±0,3	37,0±1,4	120,6±1,5	168,6±2,1	134,9±2,1	33,8±0,6	19,5±0,4
rk-443	79,1±0,4	83,4±0,5	4,3±0,3	41,5±1,5	124,9±1,6	153,5±2,2	124,0±2,2	29,5±0,6	18,9±0,4
rk-444	75,5±0,4	77,1±0,5	1,6±0,3	35,9±1,4	113,0±1,5	147,0±2,1	116,8±2,0	30,2±0,6	16,0±0,3
rk-445	78,2±0,5	80,5±0,6	2,3±0,4	37,4±1,8	118,2±1,9	147,0±2,4	116,3±2,4	30,7±0,7	19,8±0,4
rk-446	78,4±0,5	82,1±0,6	3,7±0,4	28,2±1,8	110,3±1,9	156,5±2,7	125,7±2,6	30,8±0,8	17,0±0,4
rk-447	80,2±0,6	82,6±0,7	2,4±0,5	36,0±2,0	118,6±2,1	183,6±3,0	151,5±3,0	32,1±0,9	18,7±0,5
rk-448	82,9±0,4	84,8±0,5	1,8±0,3	44,0±1,4	128,7±1,5	160,3±2,1	128,1±2,1	32,1±0,6	18,8±0,4
Среднее	79,4±0,8	82,0±0,8	2,6±0,4	36,5±1,7	118,5±2,2	158,9±4,3	127,0±4,1	31,9±0,8	18,6±0,5

Таблица А21 (окончание)

ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г
Серия rk-300								
rk-301	100±0	148,7±3,1	43,5±0,6	17,8±0,4	16,9±1,0	99,5±7,3	0±0	99,5±7,2
rk-302	99,9±0,1	129,9±3,2	44,8±0,7	22,0±0,4	17,6±1,1	79,6±7,7	0±0	79,6±7,7
rk-303	99,6±0,2	147,1±3,4	40,2±0,7	17,3±0,5	20,1±1,1	78,5±8,0	0±0	78,5±8,0
rk-305	99,8±0,2	157,6±3,7	42,3±0,8	20,0±0,5	22,5±1,2	107,1±9,0	1,0±1,0	108,1±9,7
rk-306	85,5±8,3	129,3±2,7	50,5±0,6	22,3±0,4	25,3±0,9	101,7±6,6	0±0	101,7±6,6
rk-307	81,2±7,2	134,1±2,8	39,8±0,6	16,8±0,4	15,1±0,9	53,3±6,8	1,5±1,5	54,8±7,3
rk-308	93,6±3,6	140,6±3,1	40,2±0,6	16,1±0,4	25,6±1,0	77,4±7,3	0±0	77,4±7,3
rk-309	95,0±2,9	138,2±3,1	41,8±0,6	18,5±0,4	26,6±1,0	82,2±7,3	1,1±1,1	83,3±7,9
rk-311	84,4±5,7	148,6±3,4	41,6±0,7	19,9±0,5	32,8±1,1	65,3±8,0	1,2±1,2	66,5±8,1
rk-312	56,8±19,8	142,8±2,9	45,1±0,6	19,9±0,4	24,7±1,0	72,4±7,0	0,5±0,5	72,9±7,2
rk-313	99,8±0,3	150,5±3,4	45,1±0,7	19,4±0,5	30,0±1,1	93,1±8,0	3,2±2,7	96,3±8,7
rk-314	81,7±4,9	149,7±2,9	47,4±0,6	21,3±0,4	39,6±1,0	91,0±7,0	0±0	91,0±7,0
rk-317	99,8±0,1	142,6±2,9	41,2±0,6	19,6±0,4	23,6±1,0	90,8±7,0	12,6±6,7	103,5±7,6
rk-318	89,3±1,2	177,0±2,9	44,9±0,6	18,0±0,4	39,5±1,0	95,5±7,0	0±0	95,5±7,0
rk-319	70,0±6,6	129,0±3,5	40,3±0,7	18,4±0,5	19,0±1,2	39,6±8,5	0±0	39,6±8,5
Среднее	89,1±3,3	144,4±3,2	43,2±0,8	19,2±0,5	25,3±2,0	81,8±4,4	1,4±0,8	83,8±4,5
Серия rk-410								
rk-411	99,4±0,3	152,7±3,2	43,1±0,7	18,7±0,4	19,1±1,1	95,5±7,7	0±0	95,5±7,7
rk-412	99,9±0,1	135,7±2,9	41,5±0,6	19,3±0,4	17,0±1,0	94,7±7,0	5,2±5,2	99,9±7,6
rk-413	94,9±4,5	160,5±2,9	42,1±0,6	20,6±0,4	21,7±1,0	95,5±7,0	0±0	95,5±7,0
rk-414	98,9±1,1	149,6±2,8	41,5±0,6	20,4±0,4	15,7±0,9	98,7±6,8	0±0	98,7±6,8
rk-415	95,0±2,9	136,2±2,9	45,5±0,6	23,2±0,4	27,1±1,0	105,9±7,0	0±0	105,9±7,0
rk-416	97,0±3,0	143,2±2,8	43,3±0,6	20,7±0,4	19,6±0,9	91,4±6,8	0±0	91,4±6,8
rk-417	97,9±2,1	139,2±3,1	42,4±0,6	21,5±0,4	16,3±1,0	80,5±7,3	0±0	80,5±7,3
rk-418	99,3±0,4	157,2±2,8	44,3±0,6	22,7±0,4	21,4±0,9	95,3±7,0	0±0	95,3±7,0
rk-419	97,9±1,1	141,5±2,8	40,5±0,6	21,6±0,4	17,9±0,9	84,6±6,8	0±0	84,6±6,8
rk-420	53,5±23,1	120,7±3,2	34,4±0,7	16,4±0,4	14,7±1,1	46,1±7,7	0±0	46,1±7,7
rk-421	99,2±0,2	147,2±3,1	44,8±0,6	23,2±0,4	23,0±1,0	112,4±7,3	0±0	112,4±7,3
rk-422	84,5±9,3	144,6±3,2	38,2±0,7	18,4±0,4	16,2±1,1	61,7±7,7	0±0	61,7±7,7
rk-423	97,6±1,6	150,7±3,2	43,3±0,7	19,7±0,4	24,8±1,1	91,1±7,7	0±0	91,1±7,7
rk-424	90,5±7,4	153,4±2,9	46,6±0,6	21,8±0,4	34,3±1,0	98,5±7,0	0±0	98,5±7,0
rk-425	78,9±4,5	159,3±3,5	46,5±0,7	20,2±0,5	35,5±1,2	88,0±8,5	0±0	88,0±8,5
rk-426	92,3±3,7	132,6±3,2	40,9±0,7	23,1±0,4	16,2±1,1	63,3±7,7	0,3±0,3	63,5±7,7
rk-427	97,7±1,0	128,5±3,1	45,0±0,6	23,2±0,4	21,2±1,0	88,1±7,3	0±0	88,1±7,3
rk-428	98,0±1,4	119,3±2,9	45,2±0,6	21,7±0,4	18,7±1,0	76,0±7,0	0±0	76,0±7,0
rk-429	99,9±0,1	122,7±3,1	41,4±0,6	19,9±0,4	14,4±1,0	85,8±7,3	0±0	85,8±7,3
rk-430	97,5±0,8	149,7±3,2	46,4±0,7	21,8±0,4	29,4±1,1	100,3±7,7	0±0	100,3±7,7
rk-431	99,6±0,3	138,1±3,5	46,6±0,7	17,8±0,5	27,8±1,2	112,3±8,5	0±0	112,3±8,5
rk-432	93,5±5,1	136,6±2,7	42,6±0,6	20,7±0,4	24,2±0,9	78,2±6,6	0±0	78,2±6,6
rk-433	98,0±1,0	168,0±3,7	44,5±0,8	18,8±0,4	32,4±1,2	135,6±9,0	0±0	135,6±9,0
rk-434	99,2±0,5	165,2±4,0	40,2±0,8	16,5±0,6	21,4±1,3	99,5±9,3	0±0	99,5±9,3
Среднее	94,2±2,1	143,9±2,8	42,9±0,6	20,5±0,4	22,1±1,3	90,8±3,4	0,2±0,2	91,0±3,4
Серия rk-440								
rk-441	84,5±6,7	158,2±3,7	44,6±0,8	19,3±0,5	35,6±1,2	81,8±9,0	0±0	81,8±9,0
rk-442	48,0±4,4	159,5±2,8	44,1±0,6	21,5±0,4	32,2±0,9	44,4±6,8	12,9±7,2	57,3±7,3
rk-443	33,7±11,2	133,7±2,9	35,0±0,6	13,7±0,4	15,1±1,0	22,8±7,0	4,4±2,7	27,2±7,6
rk-444	99,3±0,1	148,1±2,7	44,4±0,6	17,1±0,4	23,5±0,9	96,7±6,6	0±0	96,7±6,6
rk-445	97,8±1,5	153,6±3,7	43,7±0,8	16,8±0,5	22,7±1,2	97,7±9,0	0±0	97,7±9,0
rk-446	66,6±7,3	140,8±3,5	37,6±0,7	15,1±0,5	21,7±1,2	38,5±8,5	0±0	38,5±8,5
rk-447	77,5±4,6	158,1±4,3	39,0±0,9	15,0±0,6	31,9±1,4	53,6±10,4	26,3±8,7	80,0±11,2
rk-448	54,4±1,3	159,0±2,8	35,1±0,6	14,7±0,4	20,3±0,9	38,0±6,8	10,4±7,7	48,4±7,3
Среднее	70,2±8,4	151,4±3,4	40,4±1,5	16,6±0,9	25,4±2,5	59,2±9,8	6,8±3,3	66,0±9,0

Таблица А22. Гибридная комбинация Rf7×Ку123, дигаплоидные линии (2019 год)

ДН-линия	День цветения метелок (от сева)	День цветения початков (от сева)	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревание, дн.	День созревания (от сева)	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
rk-5	64,8±1,2	66,9±1,3	2,1±0,3	46,0±1,2	112,8±1,8	180,5±3,3	150,5±3,1	30,0±0,6	17,1±0,5
rk-117	65,5±1,3	65,6±1,4	0,1±0,4	31,6±1,4	97,3±2,0	165,8±3,7	134,1±3,6	31,8±0,7	21,7±0,6
rk-228	69,3±1,2	69,5±1,3	0,3±0,3	47,9±1,2	117,4±1,8	162,5±3,3	125,6±3,2	36,9±0,6	20,0±0,5
rk-239	65,2±1,2	66,8±1,3	1,6±0,4	43,1±1,3	109,9±1,8	164,6±3,4	132,3±3,2	32,3±0,6	21,2±0,5
rk-433	66,8±0,6	67,5±0,7	0,7±0,2	41,2±0,9	108,7±1,2	186,9±0,8	150,0±0,6	36,9±0,5	24,5±0,3
Серия rk-450									
rk-451	63,0±1,2	63,3±1,3	0,3±0,3	40,9±1,1	104,2±1,7	164,6±3,2	132,9±3,1	31,7±0,6	21,1±0,5
rk-452	58,5±1,2	59,9±1,3	1,3±0,3	37,5±1,1	97,4±1,7	164,8±3,2	134,1±3,1	30,7±0,6	17,8±0,5
rk-453	62,5±1,2	64,1±1,3	1,7±0,3	42,9±1,2	107,1±1,8	190,7±3,3	156,6±3,2	34,1±0,6	18,9±0,5
rk-454	63,2±1,2	64,7±1,3	1,5±0,3	42,6±1,3	107,3±1,8	181,6±3,4	150,8±3,2	30,8±0,6	20,1±0,5
k-455	65,0±1,2	67,4±1,3	2,4±0,4	38,6±1,3	106,0±1,9	154,5±3,5	125,8±3,3	28,7±0,7	19,4±0,5
rk-456	66,9±1,7	69,9±1,9	3,0±0,6	44,6±2,2	114,5±2,9	196,7±5,5	161,6±5,3	35,2±1,1	19,4±0,9
rk-457	65,2±1,2	69,7±1,3	4,5±0,4	42,5±1,3	112,3±1,9	189,5±3,5	154,8±3,4	34,6±0,6	21,0±0,5
rk-458	62,4±1,2	60,9±1,3	-1,5±0,3	41,0±1,1	101,9±1,7	152,5±3,2	120,5±3,1	32,1±0,6	19,2±0,5
rk-459	65,3±1,2	65,6±1,3	0,3±0,3	41,2±1,2	106,8±1,8	222,1±3,2	182,9±3,1	39,2±0,6	20,6±0,5
rk-460	69,4±1,3	70,6±1,4	1,2±0,4	36,5±1,5	107,2±2,0	173,8±3,8	136,5±3,6	37,3±0,7	22,9±0,6
rk-461	68,6±1,2	69,6±1,3	1,0±0,3	36,1±1,2	105,7±1,8	188,8±3,3	152,9±3,2	35,9±0,6	19,2±0,5
rk-462	68,2±1,2	67,2±1,3	-1,1±0,4	47,7±1,4	114,9±1,9	198,6±3,4	162,0±3,3	36,6±0,6	21,5±0,5
rk-463	63,6±1,2	64,1±1,3	0,5±0,3	38,2±1,2	102,3±1,8	184,8±3,3	146,4±3,1	38,4±0,6	19,3±0,5
Среднее в серии rk-450	64,8±0,8	65,9±1,0	1,2±0,4	40,8±0,9	106,7±1,4	181,8±5,4	147,5±4,8	34,3±0,9	20,0±0,4
Контрольные формы									
Rf7	67,8±0,6	69,9±0,7	2,0±0,2	36,8±0,3	106,6±0,9	180,5±2,0	143,0±1,5	37,6±0,5	24,7±0,6
F ₂	61,9±0,8	64,6±0,8	2,7±0,4	44,7±1,1	109,3±1,2	194,1±2,7	157,6±2,5	36,5±0,4	22,5±0,3
ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г	
rk-5	99,6±0,2	141,0±5,5	40,4±0,7	16,4±0,4	16,4±1,3	100,5±7,4	0±0	100,5±8,5	
rk-117	99,9±0,1	132,3±6,2	45,5±0,8	20,8±0,5	22,7±1,5	93,5±8,6	0±0	93,6±9,8	
rk-228	94,2±3,1	129,9±5,6	40,9±0,7	15,3±0,4	15,7±1,3	83,0±7,5	14,3±11,2	97,3±8,6	
rk-239	99,9±0,1	143,9±5,7	48,2±0,7	19,3±0,4	18,7±1,4	132,2±7,7	0±0	132,2±8,8	
rk-433	98,6±0,6	164,5±3,6	46,8±0,3	19,2±0,2	30,5±0,8	129,5±3,7	0±0	129,5±3,7	
Серия rk-450									
rk-451	99,6±0,2	130,2±5,4	44,8±0,7	18,8±0,4	15,3±1,3	100,3±7,3	0±0	100,3±8,3	
rk-452	99,6±0,2	138,0±5,4	41,7±0,7	19,4±0,4	16,6±1,3	87,4±7,3	1,6±1,5	88,9±8,3	
rk-453	97,9±1,9	136,6±5,6	47,2±0,7	19,0±0,4	22,9±1,3	119,0±7,7	0±0	119,0±8,8	
rk-454	98,7±0,5	140,8±5,7	43,6±0,7	21,0±0,4	21,0±1,4	88,7±7,8	0±0	88,7±8,9	
k-455	94,6±5,0	130,0±5,8	44,7±0,8	20,0±0,5	23,3±1,4	83,8±8,0	0±0	83,8±9,1	
rk-456	98,5±1,5	111,2±8,9	46,9±1,2	20,2±0,8	22,1±2,3	84,6±12,9	0±0	84,6±14,7	
rk-457	80,6±14,5	118,2±5,9	42,9±0,8	16,6±0,5	24,2±1,4	74,4±8,0	0±0	74,4±9,2	
rk-458	99,9±0,1	145,8±5,4	44,3±0,7	20,0±0,4	17,7±1,3	114,7±7,3	4,9±4,6	119,6±8,3	
rk-459	98,9±0,3	142,2±5,5	43,7±0,7	18,4±0,4	26,4±1,3	106,4±7,4	0±0	106,4±8,5	
rk-460	99,7±0,3	125,2±6,2	47,7±0,8	24,7±0,5	23,5±1,5	104,9±8,7	0±0	104,9±9,9	
rk-461	99,0±0,5	110,4±5,6	45,0±0,7	22,6±0,4	12,6±1,3	86,0±7,6	0±0	86,0±8,6	
rk-462	96,9±1,0	147,3±6,0	44,1±0,8	15,8±0,5	28,3±1,5	106,0±8,3	0±0	106,0±9,5	
rk-463	99,4±0,1	130,2±5,5	39,7±0,7	14,9±0,4	18,4±1,3	77,8±7,4	3,8±3,9	81,6±8,5	
Среднее в серии rk-450	97,2±1,4	131,2±3,4	44,3±0,6	19,3±0,7	20,9±1,3	94,9±4,0	0,8±0,5	95,7±4,0	
Контрольные формы									
Rf7	98,4±0,6	150,9±3,9	42,5±0,4	19,3±0,1	23,1±1,0	100,0±3,3	1,0±1,1	101,0±3,1	
F ₂	99,9±0	172,2±2,5	45,7±0,6	16,6±0,4	32,4±1,0	143,8±6,1	27,9±6,6	171,8±8,1	

Таблица А23. Гибридная комбинация МК01×А619, серия МА-0, дигаплоидные линии (2003 год)

ДН-линия	От сева до цветения метелок, дн.	От сева до цветения початков, дн.	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка-созревание, дн.	От сева до созревания, дн.	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Высота верхнего початка, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм
ДН-2	69,0±1,1	75,0±1,3	6,0±1,3	37,5±2,2	112,5±2,2	142,6±5,1	115,9±4,5	26,8±1,2	30,6±3,1	19,8±0,7
ДН-3	68,0±0,7	76,0±0,8	8,0±0,8	30,0±1,3	106,0±1,3	133,4±5,1	108,4±4,5	25,0±1,2	27,0±3,1	18,0±0,7
1-2	72,0±0,7	76,0±0,8	4,0±0,8	33,0±1,3	109±1,3	121,4±5,1	93,3±4,5	28,1±1,2	24,4±3,1	19,3±0,7
2-2	68,0±0,7	78,0±0,8	10,0±0,8	35,0±1,3	113,0±1,3	136,8±5,1	105,8±4,5	31,0±1,2	19,8±3,1	20,1±0,7
3-2	71,0±0,8	75,5±0,9	4,5±0,9	41,0±1,6	116,5±1,6	135,8±5,1	105,1±4,5	30,6±1,2	31,0±3,1	20,8±0,7
4-2	66,0±1,0	70,5±1,1	4,5±1,1	32,5±1,9	103,0±1,9	154,4±5,4	124,7±4,8	29,7±1,2	36,6±3,3	19,7±0,8
5-2	66,5±1,6	71,5±1,7	5,0±1,8	34,0±3,0	105,5±3,0	154,4±4,8	123,2±4,2	31,2±1,1	31,7±2,9	19,5±0,7
6-2						110,8±7,2	82,3±6,3	28,5±1,6	15,3±4,4	18,5±1,0
7-2	69,0±0,8	75,0±0,9	6,0±0,9	36,5±1,5	111,5±1,6	125,3±5,1	96,1±4,5	29,1±1,2	25,6±3,1	18,5±0,7
9-2	67,3±1,4	74,5±1,5	7,2±1,6	38,5±2,6	113,0±2,7	140,0±6,4	109,2±5,7	30,8±1,5	26,0±3,9	20,2±0,9
3-00	74,0±0,7	77,0±0,8	3,0±0,8	30,5±1,3	107,5±1,3	132,8±5,1	109,5±4,5	23,3±1,2	39,3±3,1	18,4±0,7
3а	69,5±0,8	76,5±0,9	7,0±0,9	36,5±1,5	113,0±1,5	133,0±5,1	105,0±4,5	28,0±1,2	26,0±3,1	20,5±0,7
4-00	72,0±0,9	74,5±1,0	2,5±1,0	29,0±1,7	103,5±1,7	137,0±5,4	111,7±4,8	25,3±1,2	35,9±3,3	17,8±0,8
6-00	61,3±1,6	67,5±1,7	6,2±1,8	35,5±3,0	103,0±3,0	115,1±5,1	86,5±4,5	28,6±1,2	14,8±3,1	17,1±0,7
11-00	71,7±1,0	75,4±1,1	3,8±1,1	34,6±1,9	110,0±1,9	140,5±7,2	114,0±6,3	26,5±1,6	22,0±4,4	17,8±1,0
12-00	71,7±1,0	85,4±1,1	13,8±1,1	20,6±1,9	106,0±1,9	162,5±7,2	131,0±6,3	31,5±1,6	24,8±4,4	21,8±1,0
13-00	68,5±0,9	74,0±1,0	5,5±1,0	35,5±1,6	109,5±1,7	124,8±5,1	97,3±4,5	27,5±1,2	24,0±3,1	15,6±0,7
14-00	75,0±0,8	80,0±0,9	5,0±0,9	34,5±1,5	114,5±1,5	138,6±5,1	112,9±4,5	25,8±1,2	25,8±3,1	18,6±0,7
17-00	66,5±0,9	75,5±1,0	9,0±1,0	30,0±1,7	105,5±1,7	123,8±5,1	93,1±4,5	30,6±1,2	19,3±3,1	19,3±0,7
18-00	71,5±1,3	74,0±1,4	2,5±1,4	33,0±2,4	107,0±2,5	117,8±4,1	89,7±3,7	28,1±0,9	18,5±2,5	15,8±0,6
19-00	66,0±0,9	74,0±1,0	8,0±1,0	33,0±1,7	107,0±1,7	145,9±5,1	114,0±4,5	31,9±1,2	30,6±3,1	19,9±0,7
20-00	68,0±1,1	75,5±1,2	7,5±1,2	31,0±2,0	106,5±2,1	140,3±5,1	110,4±4,5	29,9±1,2	32,3±3,1	21,6±0,7
22-00	76,3±1,0	80,5±1,1	4,2±1,1	35,5±1,9	116,0±1,9	157,5±7,2	124,5±6,3	33,0±1,6	55,5±4,4	28,8±1,0
22а	64,5±0,8	77,5±0,9	13,0±0,9	32,5±1,5	110,0±1,5	126,1±5,1	100,8±4,5	25,4±1,2	14,8±3,1	19,3±0,7
23-00	67,5±0,9	74,0±1,0	6,5±1,0	33,5±1,7	107,5±1,8	143,0±5,4	106,7±4,8	36,4±1,2	33,6±3,3	19,4±0,8
27-00	65,7±1,0	79,4±1,1	13,8±1,1	30,6±1,9	110,0±1,9	134,0±6,4	105,8±5,7	28,2±1,5	20,2±3,9	19,8±0,9
28-00	68,5±1,0	74,0±1,1	5,5±1,1	32,0±1,9	106,0±1,9	132,8±5,1	106,0±4,5	26,8±1,2	24,8±3,1	17,3±0,7
29-00	72,0±0,7	77,0±0,8	5,0±0,8	27,5±1,3	104,5±1,3	111,0±5,1	89,6±4,5	21,4±1,2	23,1±3,1	16,8±0,7
31-00	73,7±1,5	82,4±1,6	8,8±1,7	24,6±2,8	107,0±2,8	136,6±6,4	109,0±5,7	27,6±1,5	16,4±3,9	21,0±0,9
32-00	66,0±0,8	77,5±0,9	11,5±0,9	33,0±1,6	110,5±1,6	134,6±5,1	107,3±4,5	27,4±1,2	24,4±3,1	20,5±0,7
33-00	69,4±2,2	74,5±2,4	5,1±2,5	39,2±4,2	113,8±4,2	141,8±6,4	106,2±5,7	35,6±1,5	19,6±3,9	24,6±0,9
34-00	68,5±1,1	77,0±1,2	8,5±1,2	43,5±2,1	120,5±2,1	126,9±5,1	98,3±4,5	28,6±1,2	21,3±3,1	23,4±0,7
35-00	66,8±1,4	73,1±1,5	6,3±1,6	27,9±2,6	101,0±2,7	138,9±5,1	109,9±4,5	29,0±1,2	29,1±3,1	21,5±0,7
37-00	71,3±1,8	75,8±2,0	4,5±2,0	30,7±3,4	106,5±3,5	129,7±4,3	99,0±3,8	30,7±1,0	34,7±2,6	19,5±0,6
38-00	69,8±2,2	76,0±2,4	6,1±2,5	31,3±4,2	107,3±4,2	144,8±5,9	111,3±5,2	33,5±1,3	27,7±3,6	21,2±0,8
39-00	68,5±1,3	73,5±1,4	5,0±1,4	33,0±2,4	106,5±2,5	160,9±5,4	131,5±4,8	29,4±1,2	34,9±3,3	22,7±0,8
40-00	71,0±0,7	82,0±0,8	11,0±0,8	26,0±1,4	108,0±1,4	159,1±5,1	122,3±4,5	36,9±1,2	28,5±3,1	22,3±0,7
44-00	70,5±1,0	75,5±1,1	5,0±1,1	32,5±1,8	108,0±1,9	142,1±5,1	118,9±4,5	23,3±1,2	28,1±3,1	19,3±0,7
46-00	69,0±0,9	72,5±1,0	3,5±1,0	37,0±1,6	109,5±1,7	152,3±5,1	118,6±4,5	33,6±1,2	39,9±3,1	24,0±0,7
47-00	72,0±1,2	76,0±1,3	4,0±1,3	43,5±2,2	119,5±2,3	134,1±4,5	105,0±4,0	29,1±1,0	26,6±2,8	19,8±0,6
Среднее	69,4±0,5	75,9±0,5	6,5±0,5	33,4±0,7	109,3±0,7	137,0±2,0	107,9±1,8	29,1±0,5	27,0±1,2	20,0±0,4
Контрольные формы										
МК01	72,4±0,4	77,8±0,5	5,4±0,7	38,8±0,6	116,6±0,7	151,2±1,3	121,0±1,1	30,3±0,7	40,4±0,9	21,8±0,4
А619	73,5±0,5	78,1±0,4	4,6±0,3	29,9±0,6	108,0±0,5	152,7±2,9	125,2±2,6	27,5±0,5	29,5±1,5	19,5±0,6

Таблица А23 (окончание)

ДН- линия	Число узлов	Озернен- ность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес 100 зерен, г	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продук- тивность, г
ДН-2	11,4±0,4	72,5±4,2	117,5±5,9	43,7±1,2	15,8±0,5	24,9±1,2	21,2±1,3	44,0±4,4	0,1±0,1	44,1±4,3
ДН-3	11,6±0,4	98,8±1,3	126,1±5,9	42,5±1,2	12,8±0,5	20,2±1,2	15,4±1,3	65,8±4,5	1,0±1,0	66,8±4,5
1-2	10,5±0,4	100	133,7±5,9	41,1±1,2	14,3±0,5	17,2±1,2	12,7±1,3	61,4±3,5	0±0	61,4±3,5
2-2	11,4±0,4	50,6±9,1	170,6±5,9	40,6±1,2	14,8±0,5	24,0±1,2	29,1±1,3	44,5±7,4	19,4±0,6	63,9±8,0
3-2	11,9±0,4	41,3±7,5	180,3±5,9	40,9±1,2	16,8±0,5	21,2±1,2	27,2±1,3	40,0±5,5	9,1±6,4	49,1±8,6
4-2	10,5±0,4	98,3±0,6	135,2±6,3	40,2±1,2	12,9±0,5	24,4±1,3	16,2±1,4	69,6±2,8	0,6±0,6	70,3±3,3
5-2	9,8±0,3	98,8±0,3	147,1±6,3	40,7±1,2	12,9±0,5	25,7±1,1	17,3±1,2	82,0±4,0	0±0	82,0±4,0
6-2	9,0±0,5	83,0±6,3	138,2±8,4	40,6±1,6	14,0±0,7	23,3±1,7	15,4±1,8	44,5±3,7	0±0	44,5±3,7
7-2	11,1±0,4	73,8±3,1	164,8±5,9	39,1±1,2	15,5±0,5	18,8±1,2	18,7±1,3	51,3±3,1	0,6±0,6	51,9±3,7
9-2	9,6±0,5	97,8±1,1	137,1±7,5	45,8±1,5	14,8±0,6	25,4±1,5	22,3±1,6	74,8±8,2	0±0	74,8±7,1
3-00	12,4±0,4	99,9±0,1	148,2±5,9	40,1±1,2	11,8±0,5	23,0±1,2	15,1±1,3	63,8±6,3	0±0	63,8±6,3
3а	11,4±0,4	98,1±0,6	123,5±5,9	40,7±1,2	15,0±0,5	20,2±1,2	15,1±1,3	61,8±4,5	4,5±3,3	66,3±7,1
4-00	11,8±0,4	98,3±0,3	135,1±6,8	43,1±1,3	13,7±0,5	20,1±1,4	17,0±1,5	61,7±4,6	0±0	61,7±4,6
6-00	10,4±0,4	74,4±3,6	131,0±5,9	39,6±1,2	15,3±0,5	17,5±1,2	21,4±1,3	44,5±3,3	0±0	44,5±3,3
11-00	10,5±0,5	88,8±8,0	128,9±8,4	40,1±1,6	12,5±0,7	28,4±1,7	15,1±1,8	56,3±9,7	5,3±3,3	61,5±10,1
12-00	11,3±0,5	0,6±0,5	96,4±8,4	31,1±1,6	16,0±0,7		7,1±1,8	0,3±0,3	0±0	0,3±0,3
13-00	11,0±0,4	100	124,1±5,9	38,0±1,2	14,0±0,5	16,9±1,2	9,4±1,3	66,8±6,8	0±0	66,8±6,7
14-00	10,8±0,4	96,8±1,1	151,7±5,9	38,6±1,2	13,5±0,5	19,3±1,2	16,4±1,3	59,1±2,3	10,9±2,4	70,0±3,9
17-00	10,3±0,4	95,6±1,9	133,1±5,9	41,4±1,2	16,3±0,5	14,7±1,2	11,1±1,3	54,8±5,2	0±0	54,8±5,2
18-00	9,9±0,3	96,0±3,9	112,3±4,8	36,9±0,9	14,5±0,4	16,8±1,3	10,9±1,1	43,8±2,3	0±0	43,8±2,3
19-00	10,8±0,4	40,0±6,7	150,2±5,9	41,5±1,2	14,5±0,5	25,4±1,2	21,9±1,3	28,0±4,3	3,6±0,9	31,6±5,5
20-00	9,6±0,4	66,3±8,3	156,6±5,9	40,9±1,2	15,0±0,5	21,8±1,2	18,7±1,3	51,4±7,8	2,3±2,3	53,6±7,9
22-00	13,5±0,5	99,3±0,5	179,0±8,4	48,9±1,6	16,5±0,7	27,4±1,7	30,4±1,8	108,3±1,7	0±0	108,3±1,7
22а	10,3±0,4	64,4±7,0	136,1±5,9	40,0±1,2	14,0±0,5	23,4±1,2	21,9±1,3	41,5±5,1	0±0	41,5±5,1
23-00	11,4±0,4	96,4±0,5	157,8±6,3	43,1±1,2	14,5±0,5	23,7±1,3	17,1±1,4	91,0±6,6	0±0	91,0±6,6
27-00	10,0±0,5	48,0±8,8	144,2±7,5	41,0±1,5	13,2±0,6	26,4±1,5	25,3±1,6	37,0±6,4	0,8±0,8	37,8±6,6
28-00	10,9±0,4	83,1±2,3	122,8±5,9	38,9±1,2	14,3±0,5	27,8±1,2	11,4±1,3	42,4±2,8	2,0±2,0	44,4±4,1
29-00	10,6±0,4	99,1±0,3	120,5±5,9	36,4±1,2	12,0±0,5	14,6±1,2	13,5±1,3	41,5±4,6	0±0	41,5±4,6
31-00	10,8±0,5	20,6±11,8	118,2±7,5	33,6±1,5	11,6±0,6	26,1±1,5	12,3±1,6	12,6±7,9	0,6±0,2	13,2±7,7
32-00	9,4±0,4	93,4±2,3	131,5±5,9	42,6±1,2	15,3±0,5	15,8±1,2	18,1±1,3	54,0±5,2	0,3±0,3	54,3±5,3
33-00	10,8±0,5	100	139,4±8,4	47,2±1,6	16,0±0,7	26,5±1,7	20,7±1,8	107,0±4,4	0±0	107,0±4,4
34-00	10,3±0,4	63,8±5,7	182,7±5,9	41,9±1,2	13,5±0,5	26,6±1,2	31,7±1,3	60,0±8,3	0±0	60,0±8,3
35-00	9,6±0,4	91,1±3,1	140,0±5,9	43,7±1,2	16,3±0,5	15,8±1,2	16,0±1,3	52,4±3,7	0±0	52,4±3,7
37-00	10,7±0,3	92,3±2,6	123,9±5,9	41,9±1,2	15,3±0,5	21,9±1,2	13,8±1,3	49,8±3,5	9,5±4,2	59,3±5,2
38-00	9,7±0,4	43,8±17,1	132,3±6,8	39,2±1,3	15,7±0,5	24,4±1,4	13,2±1,5	26,0±8,6	0±0	26,0±8,6
39-00	12,0±0,4	58,6±11,3	155,7±6,3	39,2±1,2	15,7±0,5	21,9±1,3	20,2±1,4	48,3±12,1	1,0±0,3	49,3±12,0
40-00	11,1±0,4	16,6±10,6	130,7±5,9	33,2±1,2	16,3±0,5	24,0±1,2	13,1±1,3	9,6±6,5	0,1±0,1	9,7±6,6
44-00	12,0±0,4	99,0±0,4	140,1±5,9	38,5±1,2	12,3±0,5	22,5±1,2	13,7±1,3	76,0±7,2	0±0	76,0±7,2
46-00	10,4±0,4	97,6±0,4	157,5±5,9	39,0±1,2	15,0±0,5	24,8±1,2	14,9±1,3	73,6±4,5	0±0	73,6±4,5
47-00	11,5±0,3	97,1±0,5	119,8±5,3	40,8±1,0	13,8±0,4	26,1±1,1	15,2±1,2	63,0±2,2	19,7±3,8	82,7±6,4
Среднее	10,8±0,1	78,3±4,2	139,7±3,0	40,3±0,5	14,4±0,2	22,3±0,6	17,5±0,9	54,1±3,4	2,2±0,8	56,4±3,5
Контрольные формы										
МК01	12,1±0,1	99,3±0,3	166,6±1,9	45,7±0,4	14,6±0,4	27,1±0,5	21,1±0,5	119,4±2,9	10,1±4,8	129,5±4,0
А619	10,9±0,3	91,1±1,9	139,8±3,2	43,7±0,4	15,3±0,3	17,7±0,6	15,6±0,9	53,9±3,3	0±0	53,9±3,3

Таблица А24. Гибридная комбинация МК01×А619, серия МА-0, дигаплоидные линии (2004 год)

ДН-линия	От сева до цветения метелок, дн.	От сева до цветения початков, дн.	Разрыв цветения, дн.	Цветение початка- созревание, дн.	От сева до созревания, дн.	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междоузлия, мм	Число узлов
ДН-2	86,2±0,5	90,2±0,5	4,0±0,3	38,5±0,9	128,7±1,0	147,5±2,7	120,7±2,6	26,8±0,7	16,6±0,6	10,8±0,2
ДН-3	81,5±0,7	86,2±0,8	4,7±0,4	40,0±1,2	126,2±1,4	147,7±3,8	120,3±3,7	27,3±1,0	18,2±0,9	10,8±0,3
1-2	84,4±0,5	86,3±0,5	1,8±0,3	42,8±0,9	129,0±1,0	135,2±2,6	102,5±2,5	32,7±0,7	19,9±0,6	9,5±0,2
2-2	81,3±0,7	85,2±0,8	3,8±0,4	37,2±1,2	122,3±1,4	154,2±3,8	122,3±3,7	31,8±1,0	17,2±0,9	11,3±0,3
3-2	83,3±0,5	84,9±0,6	1,6±0,3	45,0±0,9	129,9±1,1	139,4±3,0	110,7±2,9	28,7±0,8	18,6±0,7	11,5±0,3
4-2	80,5±0,8	83,3±0,9	2,8±0,5	38,8±1,5	122,0±1,7	163,8±4,7	133,8±4,5	30,0±1,2	19,8±1,1	9,3±0,4
5-2	76,0±0,6	79,5±0,7	3,5±0,4	36,8±1,1	116,3±1,2	147,0±3,8	114,2±3,7	32,8±1,0	18,7±0,9	8,7±0,3
6-2	83,2±0,7	84,8±0,8	1,7±0,4	35,7±1,2	120,5±1,4	111,5±3,8	80,7±3,7	30,8±1,0	17,7±0,9	9,7±0,3
7-2	84,0±0,7	86,7±0,8	2,7±0,4	43,5±1,2	130,2±1,4	127,1±2,7	98,6±2,6	28,5±0,7	17,8±0,6	10,6±0,2
8-2	87,8±0,6	91,6±0,7	3,9±0,4	30,6±1,1	122,3±1,2	139,1±3,3	113,0±3,2	26,1±0,9	15,9±0,8	10,0±0,3
9-2	81,5±0,5	85,6±0,6	4,1±0,3	38,7±0,9	124,3±1,1	135,7±3,0	107,9±2,9	27,8±0,8	15,4±0,7	10,0±0,3
10-2	81,1±0,6	84,1±0,7	3,0±0,4	20,9±1,1	105,0±1,3	100,0±3,6	72,3±3,4	27,7±0,9	13,3±0,8	8,0±0,3
3-00	86,9±0,4	87,4±0,5	0,6±0,3	36,1±0,8	123,5±0,9	135,4±2,8	109,7±2,7	25,6±0,8	15,5±0,7	10,9±0,2
3а	82,5±0,8	86,8±0,9	4,3±0,5	36,8±1,5	123,5±1,7	147,3±4,7	119,5±4,5	27,8±1,2	18,3±1,1	10,5±0,4
4-00	86,1±0,5	87,3±0,6	1,2±0,3	35,8±0,9	123,1±1,1	145,3±3,0	116,9±2,9	28,4±0,8	16,1±0,7	11,1±0,3
11-00	88,7±0,7	90,8±0,8	2,2±0,4	44,7±1,2	135,5±1,4	139,0±3,8	110,2±3,7	28,8±1,0	16,3±0,9	9,0±0,3
12-00	88,6±0,6	100,6±0,7	2,0±0,4	19,3±1,1	119,9±1,3	163,1±3,3	131,8±3,2	31,4±0,9	15,8±0,8	9,0±0,3
13-00	83,8±0,7	85,5±0,8	1,7±0,4	39,3±1,2	124,8±1,4	124,0±4,7	94,0±4,5	30,0±1,2	15,5±1,1	9,0±0,4
14-00	84,5±0,7	86,7±0,8	2,2±0,4	40,3±1,2	127,0±1,4	152,8±3,8	122,3±3,7	30,5±1,0	19,8±0,9	9,5±0,3
17-00	81,6±0,6	87,9±0,7	6,3±0,4	36,4±1,1	124,3±1,2	113,8±3,3	84,6±3,2	29,1±0,9	15,3±0,8	7,9±0,3
18-00	85,1±0,5	86,8±0,6	1,7±0,3	31,1±1,0	117,9±1,1	110,1±3,1	84,6±3,0	25,6±0,8	12,0±0,7	9,3±0,3
19-00	81,7±0,5	86,3±0,6	4,5±0,3	34,8±0,9	121,1±1,0	138,2±2,8	107,8±2,7	30,4±0,8	14,4±0,7	9,3±0,2
20-00	81,2±0,7	86,0±0,8	4,8±0,5	29,2±1,3	115,2±1,5	134,6±4,2	104,4±4,0	30,2±1,1	14,6±1,0	9,0±0,4
22-00	87,1±0,5	89,9±0,6	2,8±0,3	45,2±0,9	135,1±1,1	157,8±3,0	130,1±2,9	27,7±0,8	21,4±0,7	12,2±0,3
22а	80,5±0,5	87,1±0,5	6,6±0,3	42,1±0,9	129,2±1,0	136,1±2,7	106,8±2,6	29,3±0,7	19,1±0,6	9,4±0,2
23-00	84,5±0,5	86,8±0,6	2,3±0,3	36,2±0,9	123,0±1,0	146,4±2,8	110,6±2,7	35,7±0,8	18,5±0,7	10,7±0,2
27-00	80,3±0,5	88,2±0,6	7,9±0,3	39,6±1,0	127,8±1,1	126,8±3,1	99,8±3,0	27,0±0,8	16,6±0,7	9,2±0,3
29-00	82,4±0,6	84,4±0,7	2,0±0,4	33,9±1,1	118,3±1,2	140,0±4,7	112,8±4,5	27,3±1,2	18,8±1,1	10,5±0,4
30-00	80,7±0,9	83,3±1,1	2,7±0,6	41,7±1,7	125,0±1,9	14,03±5,4	107,3±5,2	35,7±1,4	24,0±1,3	9,3±0,5
32-00	81,8±0,7	88,2±0,8	6,3±0,4	40,0±1,2	128,2±1,4	156,7±3,8	128,2±3,7	28,5±1,0	19,3±0,9	10,3±0,3
33-00	82,4±0,7	83,4±0,8	1,0±0,5	42,6±1,3	126,0±1,5	150,6±4,2	117,6±4,0	33,0±1,1	21,0±1,0	11,4±0,4
34-00	83,0±0,5	89,4±0,6	6,4±0,3	43,9±0,9	133,3±1,1	107,0±3,3	80,9±3,2	26,1±0,9	16,8±0,8	9,1±0,3
35-00	82,0±0,9	85,3±1,1	3,3±0,6	30,7±1,7	116,0±1,9	140,0±5,4	113,3±5,2	26,7±1,4	19,3±1,3	9,7±0,5
36-00	85,5±0,4	91,5±0,5	6,0±0,2	36,9±0,7	128,5±0,8	154,0±3,0	122,3±2,9	31,7±0,8	17,8±0,7	10,0±0,3
37-00	84,2±0,7	85,8±0,8	1,7±0,4	37,5±1,2	123,3±1,4	122,8±3,8	93,0±3,7	29,8±1,0	16,0±0,9	9,2±0,3
38-00	79,3±0,7	81,2±0,8	1,8±0,4	33,7±1,2	114,8±1,4	127,7±3,6	98,4±3,4	29,3±0,9	15,1±0,8	8,6±0,3
39-00	80,7±0,7	83,8±0,8	3,2±0,4	34,8±1,2	118,7±1,4	180,8±3,8	150,0±3,7	30,8±1,0	21,8±0,9	11,3±0,3
40-00	84,7±0,5	89,8±0,5	5,1±0,3	36,8±0,8	126,6±0,9	182,7±3,8	142,0±3,7	40,7±1,0	24,0±0,9	10,2±0,3
44-00	85,1±0,6	85,4±0,7	0,3±0,4	37,6±1,1	123,0±1,3	164,0±4,7	138,8±4,5	25,3±1,2	19,0±1,1	11,8±0,4
46-00	82,4±0,7	82,4±0,8	0±0,5	39,6±1,3	122,0±1,5	167,4±4,2	132,0±4,0	35,4±1,1	24,0±1,0	10,0±0,4
47-00	87,8±0,8	88,8±0,9	1,0±0,5	48,3±1,5	137,0±1,7	160,3±4,7	129,8±4,5	30,5±1,2	19,3±1,1	11,0±0,4
Среднее	83,3±0,4	86,7±0,5	3,1±0,3	37,4±0,9	124,1±1,0	141,8±2,9	112,1±2,7	29,7±0,5	17,9±0,4	10,0±0,2
Контрольные формы										
МК01	86,6±1,4	91,0±1,4	4,4±0,4	45,4±1,0	136,4±2,0	161,8±2,3	130,8±2,0	31,0±0,7	19,3±0,7	11,0±0,2
А619	84,9±0,4	87,4±0,4	2,6±0,2	34,1±0,4	121,5±0,5	154,7±2,1	126,7±1,9	28,1±0,6	16,7±0,5	10,2±0,1

Таблица А24 (окончание)

ДН- линия	Число веточек в метелке	Избыток обертки, см	Озернен- ность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес 100 зерен, г	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продук- тивность, г
ДН-2	14,8±0,7	9,3±0,5	69,7±6,3	107,4±4,7	42,8±0,5	15,3±0,4	26,0±1,2	13,7±1,0	37,8±7,0	1,9±1,9	39,8±7,1
ДН-3	7,8±1,1	6,2±0,8	100	147,7±6,6	46,3±0,8	13,3±0,5	28,7±1,8	19,7±1,5	109,3±7,3	0±0	109,3±7,3
1-2	16,1±0,7	4,7±0,5	98,9±0,9	129,9±4,7	43,4±0,5	14,3±0,4	26,1±1,2	14,7±1,0	75,9±4,8	7,1±3,6	83,0±5,2
2-2	8,2±1,1	3,0±0,9	96,3±0,8	173,7±6,6	41,5±0,8	14,0±0,5	21,7±1,8	26,3±1,5	85,3±4,0	0±0	85,3±4,0
3-2	18,1±0,8	3,4±0,6	65,5±5,4	162,3±5,1	41,3±0,6	15,2±0,4	25,8±1,4	19,4±1,1	56,3±5,5	11,5±4,7	67,8±6,6
4-2	8,5±1,3	8,3±0,9	98,8±1,3	132,5±8,1	41,3±0,9	12,5±0,6	32,7±2,1	14,5±1,8	79,8±7,4	0±0	79,8±7,4
5-2	7,3±1,1	8,7±0,8	100	129,8±5,7	38,3±0,7	10,5±0,4	32,5±1,5	13,1±1,3	67,4±3,0	0±0	67,4±3,0
6-2	8,7±1,1	4,8±0,9	96,0±0,6	139,3±6,6	39,7±0,8	15,3±0,5	17,3±1,8	11,7±1,5	51,7±5,7	0±0	51,7±5,7
7-2	15,6±0,7	3,0±0,8	74,0±6,0	163,0±7,3	38,0±0,8	15,2±0,6	22,1±1,9	16,4±1,6	50,2±4,5	0±0	50,2±4,5
8-2	5,4±0,9	4,2±0,8	82,2±11,7	125,8±5,7	40,2±0,8	14,0±0,4	17,5±1,5	10,3±1,3	38,4±3,8	0±0	38,4±3,8
9-2	15,5±0,8	4,9±0,6	93,0±2,7	122,7±5,1	42,9±0,6	14,8±0,4	25,8±1,4	15,6±1,1	57,7±4,3	0±0	57,7±4,3
10-2	1,6±1,0	4,4±0,8	48,0±5,8	112,0±6,6	31,3±0,8	12,3±0,5	11,2±1,8	6,5±1,5	9,6±0,9	0±0	9,6±0,9
3-00	9,1±0,8	0,5±0,5	99,1±0,7	138,7±4,3	38,6±0,5	11,6±0,3	23,1±1,1	10,8±1,0	61,3±2,5	0±0	61,3±2,5
3а	19,8±1,3	2,5±0,9	98,8±1,3	137,3±8,1	39,3±0,9	13,0±0,6	19,0±2,1	14,3±1,8	59,3±1,4	0,5±0,5	59,8±1,6
4-00	6,3±0,8	3,0±0,6	98,8±0,5	129,3±5,1	42,5±0,6	13,8±0,4	23,6±1,4	14,2±1,1	68,4±5,7	0±0	68,4±5,7
11-00	5,7±1,1	4,8±0,8	76,7±7,5	131,0±6,6	40,3±0,8	12,3±0,5	28,4±1,8	17,8±1,5	50,0±6,1	1,8±1,2	51,8±5,9
12-00	6,4±0,9	6,6±0,7	1,7±0,9	115,6±6,1				12,3±1,4	1,2±0,6	0±0	1,2±0,6
13-00	14,3±1,3	3,7±0,8	96,7±1,7	113,5±6,6	36,8±0,8	13,3±0,5	20,2±1,8	8,0±1,5	53,2±6,3	2,0±2,0	55,2±7,5
14-00	9,7±1,1	0±0,8	99,5±0,3	160,2±6,6	40,5±0,8	13,3±0,5	23,7±1,8	18,3±1,5	80,7±2,8	3,8±2,4	84,5±3,8
17-00	15,4±0,9	4,6±0,7	97,5±0,6	119,9±5,7	40,2±0,8	14,0±0,4	22,4±1,5	7,1±1,3	48,4±1,7	0±0	48,4±1,7
18-00	12,1±0,9	7,3±0,6	82,2±7,7	98,1±5,4	33,7±0,6	12,9±0,4	19,2±1,4	5,7±1,2	24,6±3,4	0±0	24,6±3,3
19-00	5,5±0,8	7,0±0,6	77,3±5,9	135,6±4,9	41,7±0,6	15,1±0,4	23,5±1,3	14,4±1,1	52,0±4,7	0±0	52,0±4,7
20-00	9,6±1,2	5,3±0,9	82,8±8,8	126,0±7,3	38,0±0,9	13,6±0,6	19,9±1,9	8,6±1,6	33,8±4,2	0±0	33,8±4,2
22-00	10,9±0,8	0±0,6	96,6±1,0	179,1±5,1	42,4±0,6	16,0±0,4	23,9±1,4	19,9±1,1	80,8±7,9	0±0	80,8±7,9
22а	11,3±0,7	5,3±0,5	57,5±7,9	144,8±4,7	41,7±0,5	12,8±0,4	28,6±1,2	21,8±1,0	43,0±6,2	4,4±3,3	47,4±8,0
23-00	13,7±0,8	4,5±0,6	99,4±0,3	158,3±4,9	42,1±0,6	14,0±0,4	22,5±1,3	12,3±1,1	99,1±8,7	4,5±3,9	103,6±10,2
27-00	10,8±0,9	6,4±0,6	68,3±9,0	128,3±5,4	41,0±0,6	12,4±0,4	28,0±1,4	18,2±1,2	40,4±7,1	0±0	40,4±7,1
29-00	11,5±1,3	3,6±0,7	100±0	133,3±5,7	40,0±0,7	12,0±0,4	21,3±1,5	17,3±1,3	70,9±3,3	11,4±3,9	82,3±5,0
30-00	18,0±1,5	0,7±1,1	80,0±5,0	205,0±9,4	45,3±1,1	18,0±0,7	24,9±2,5	27,0±2,1	90,3±8,8	0±0	90,3±8,8
32-00	13,2±1,1	2,2±0,8	94,0±2,9	150,2±6,6	44,2±0,8	14,0±0,5	23,0±1,8	20,8±1,5	66,2±6,4	0,8±0,7	67,0±6,7
33-00	12,6±1,2	5,4±0,8	100	138,8±7,3	46,2±0,8	16,0±0,6	27,0±1,9	17,0±1,6	108,0±8,8	0±0	108,0±8,8
34-00	17,0±0,9	3,6±0,6	55,3±11,9	144,6±5,1	36,3±0,6	11,8±0,4	19,3±1,4	15,3±1,1	30,0±5,8	0±0	30,0±5,8
35-00	7,7±1,5	3,7±1,1	95,7±0,7	129,7±9,4	41,3±1,1	14,7±0,7	17,3±2,5	13,3±2,1	42,3±7,8	0±0	42,3±7,8
36-00	7,5±0,8	4,5±0,5	9,7±2,8	129,6±4,1	44,0±1,9	15,0±0,5	20,5±1,1	14,8±0,9	6,2±1,5	0±0	6,2±1,5
37-00	10,7±1,1	6,0±0,8	99,5±0,5	117,7±6,6	42,8±0,8	15,7±0,5	18,3±1,8	10,8±1,5	49,0±3,4	0±0	49,0±3,4
38-00	5,3±1,0	3,5±0,8	85,0±3,2	146,3±6,6	37,7±0,8	14,7±0,5	19,8±1,8	8,3±1,5	39,8±2,4	0±0	39,8±2,4
39-00	9,8±1,1	6,2±0,8	84,7±3,8	161±6,6	42,5±0,8	15,0±0,5	24,4±1,8	18,8±1,5	79,7±4,4	0±0	79,7±4,4
40-00	12,5±1,1	7,2±0,5	33,5±7,1	172,2±4,5	38,4±0,6	16,0±0,3	26,3±1,2	25,9±1,0	28,0±4,6	0±0	28,0±4,6
44-00	15,3±1,3	2,1±0,7	99,6±0,3	151,3±6,1	40,7±0,7	12,6±0,5	24,0±1,6	14,6±1,4	92,1±5,6	0±0	92,1±5,6
46-00	13,2±1,2	0,4±0,8	100	151,0±7,3	39,2±0,8	14,4±0,6	28,5±1,9	15,6±1,6	85,6±4,2	0±0	85,6±4,2
47-00	12,3±1,3	3,3±0,9	95,8±2,2	124,0±8,1	41,3±0,9	14,0±0,6	26,9±2,1	16,5±1,8	64,0±9,5	6,5±3,3	70,5±12,6
Среднее	11,1±0,7	4,4±0,4	82,6±3,7	139,4±3,3	40,6±0,5	14,0±0,2	23,4±0,7	15,2±0,8	57,7±4,0	1,4±0,5	59,1±4,1
Контрольные формы											
МК01	15,9±1,1	6,0±0,3	100±0	149,1±3,7	43,8±0,9	13,6±0,4	27,6±2,7	18,4±1,7	104,3±7,2	2,2±2,2	106,5±7,4
А619	6,7±0,4	4,6±0,5	98,2±0,6	133,2±4,0	44,3±0,7	15,2±0,3	20,2±0,7	12,3±0,8	63,5±4,4	0±0	63,5±4,4

**Таблица А25. Гибридная комбинация МК01×А619, серии МА-0 и МА-100,
дигиплоидные линии (2013 год)**

ДН- линия	От сева до цветения метелок, дн.	От сева до цветения початков, дн.	Разрыв цвете- ния, дн.	Цветение початка- созрева- ние, дн.	От сева до созре- вания, дн.	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междо- узлия, мм
Серия МА-0									
ДН-2	64,9±0,5	67,7±0,5	2,7±0,4	38,8±0,7	106,5±0,4	166,8±2,2	134,4±2,4	32,4±0,4	21,9±0,4
ДН-3	68,7±1,0	72,7±1,1	4,0±0,3	37,7±0,8	110,5±1,0	151,4±2,3	118,3±2,4	33,1±0,6	23,3±0,5
1-2	69,9±1,1	70,7±1,3	0,7±0,9	38,5±1,2	109,2±1,2	126,0±4,5	91,6±4,1	34,4±0,9	23,2±0,8
2-2	65,0±0,6	69,9±0,5	4,9±0,4	41,5±0,6	111,4±0,4	148,4±3,1	112,5±3,3	35,9±0,6	23,7±0,4
5-2	60,9±1,1	63,2±1,1	2,3±0,5	34,5±0,6	97,7±0,9	170,5±5,1	135,6±4,6	34,9±0,6	21,5±0,5
7-2	66,5±0,8	68,8±0,8	2,2±0,3	41,1±1,0	109,8±1,2	123,0±2,5	89,4±2,9	33,6±0,6	22,5±0,8
8-2	74,3±1,7	76,7±1,9	2,4±0,6	29,5±1,0	106,2±1,2	135,0±3,0	104,4±3,2	30,6±0,7	19,2±1,0
3-00	68,6±1,0	68,4±0,9	-0,3±0,4	35,4±0,9	103,2±0,4	128,7±3,4	101,0±3,4	27,7±1,2	20,3±0,9
4-00	67,4±0,8	67,3±0,8	-0,1±0,2	37,5±0,6	104,8±0,8	169,5±1,8	137,1±3,6	32,4±2,3	24,5±0,4
6-00	63,8±0,7	64,9±0,8	1,1±0,3	41,6±0,7	106,4±1,1	138,4±2,1	103,1±2,2	35,2±0,5	20,4±0,5
11-00	68,2±0,9	70,6±1,0	2,4±0,3	39,7±0,8	110,4±0,8	134,0±2,6	101,6±2,8	32,3±1,0	22,2±0,6
12-00	65,7±0,5	74,9±0,6	9,1±0,6	20,7±0,9	95,6±0,8	191,6±3,2	152,4±3,1	39,2±0,6	23,8±0,7
13-00	65,2±0,9	67,1±0,8	1,9±0,6	34,9±2,7	102,1±2,3	105,6±2,2	72,9±2,0	32,7±0,6	18,0±0,4
14-00	69,6±0,8	71,6±0,5	2,0±0,4	35,3±1,4	106,9±1,7	141,9±5,3	106,6±5,7	35,3±0,7	23,2±0,9
17-00	64,6±0,6	66,5±0,6	1,9±0,4	35,4±1,0	101,9±1,0	130,8±4,2	96,2±3,0	34,6±1,6	22,6±0,6
19-00	64,3±0,6	69,7±0,8	5,4±0,5	31,1±0,9	100,8±0,7	152,4±3,2	115,9±3,5	36,4±0,6	21,3±0,5
22-00	67,7±1,3	72,4±1,2	4,6±0,4	39,8±1,3	112,2±1,7	150,2±4,6	116,9±4,3	33,2±0,9	25,7±1,0
22a	63,2±0,7	68,9±1,3	5,7±0,9	39,6±1,8	108,5±1,2	151,7±2,7	120,8±2,6	31,0±0,9	23,0±0,5
27-00	61,5±0,5	68,7±0,6	7,1±0,6	38,7±1,1	107,4±0,8	149,2±2,2	117,0±2,1	32,2±0,4	22,8±0,4
28-00	65,9±1,1	68,8±1,1	3,5±1,5	29,6±1,4	98,4±0,8	127,9±4,0	94,8±3,6	33,1±0,8	18,4±0,7
29-00	67,7±0,8	68,6±0,7	1,0±0,2	33,0±0,6	101,7±0,7	144,8±3,2	115,2±3,1	29,5±0,7	23,3±0,7
30-00	61,8±0,6	65,5±0,8	3,7±0,6	37,2±0,9	102,7±0,6	151,2±4,7	111,7±5,1	39,5±0,6	23,5±0,5
32-00	65,6±0,6	70,9±0,5	5,5±0,4	37,5±0,7	108,4±0,5	145,6±3,1	113,5±3,1	32,1±0,7	23,7±0,3
33-00	66,0±0,7	66,8±1,0	0,8±1,3	42,3±1,1	109,1±1,2	148,4±3,3	111,3±3,4	37,1±0,8	25,1±0,7
34-00	67,1±0,8	72,4±0,8	5,2±0,6	37,2±1,1	109,6±0,8	128,1±4,8	89,7±4,4	38,4±0,5	25,4±0,8
38-00	64,3±0,4	65,6±0,6	1,3±0,5	36,0±1,2	101,6±1,1	140,8±4,7	102,9±4,6	37,9±1,0	19,7±0,7
39-00	69,3±0,5	71,5±0,5	2,2±0,3	33,8±1,1	105,4±0,8	181,0±2,5	142,5±2,9	38,5±1,2	23,7±0,4
44-00	66,8±0,6	67,5±0,7	0,7±0,3	41,4±0,8	109,0±0,7	153,2±1,2	124,9±1,4	28,3±0,5	23,5±0,7
46-00	68,8±1,2	70,6±1,1	1,7±0,5	41,8±0,9	112,4±1,7	163,1±4,8	128,1±6,1	35,0±2,8	27,6±0,7
47-00	72,4±1,4	74,6±1,3	2,2±0,7	43,8±0,8	118,4±1,6	131,7±3,3	99,2±2,9	32,5±0,8	20,2±1,0
Среднее	66,5±0,6	69,4±0,6	2,9±0,4	36,8±0,9	106,3±0,9	146,0±3,3	112,1±3,2	34,0±0,6	22,6±0,4
Серия МА-100									
МА-101	68,7±2,1	73,4±2,2	4,7±0,3	40,8±1,7	114,2±1,3	150,2±2,7	113,5±2,7	36,8±0,5	26,7±1,1
МА-102	68,3±1,4	69,6±1,3	1,2±0,3	39,1±2,0	108,7±1,1	158,4±2,8	116,0±2,6	42,4±1,0	25,6±0,5
МА-103	68,3±0,9	68,8±0,7	0,5±0,5	36,4±1,3	105,2±1,5	137,7±4,9	105,4±5,2	32,2±0,8	19,4±0,5
МА-104	66,7±1,1	69,9±0,9	3,3±0,3	41,4±0,6	111,3±1,0	169,7±2,3	133,6±2,1	36,1±0,8	25,2±0,7
МА-105	61,9±0,7	68,5±0,7	6,6±0,4	35,4±1,0	103,9±1,0	190,4±2,3	155,4±2,0	35,1±0,7	23,0±0,5
МА-106	65,5±0,7	70,9±0,9	5,3±0,3	35,6±1,0	106,4±0,9	179,8±2,2	146,2±2,3	33,6±0,6	21,9±0,3
МА-107	67,9±1,1	72,1±1,1	4,2±0,4	40,4±1,2	112,5±0,9	143,4±2,9	111,4±2,9	32,1±0,6	24,5±0,7
МА-108	64,6±0,8	69,0±1,0	4,4±0,5	35,6±1,3	104,6±1,5	138,3±2,1	105,3±2,4	33,0±0,6	20,8±0,3
МА-109	67,0±0,9	72,6±0,7	5,6±0,3	40,9±1,5	113,5±1,7	173,2±4,6	142,1±3,5	31,1±2,1	23,8±0,5
МА-111	64,9±0,6	70,4±0,5	5,5±0,4	45,3±1,5	115,8±1,8	183,1±2,4	140,6±2,3	42,5±0,7	22,9±0,5
МА-112	61,3±0,7	66,0±0,7	4,7±0,3	43,6±0,5	109,6±0,7	149,5±3,6	114,0±3,7	35,5±0,6	20,3±0,7
Среднее	65,9±0,8	70,1±0,6	4,2±0,6	39,5±1,0	109,6±1,3	161,3±5,7	125,8±5,4	35,5±1,2	23,1±0,7
Контрольные формы									
МК01	66,1±0,7	71,1±0,8	5,0±0,3	40,4±0,7	111,4±0,4	159,2±1,5	122,8±1,6	36,4±0,4	24,3±0,3
А619	69,7±0,6	72,9±0,6	3,2±0,4	33,9±0,5	106,8±0,6	142,6±2,5	110,1±2,5	32,5±0,4	21,6±0,5

Таблица А25 (окончание)

ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г
Серия МА-0						
ДН-2	95,2±2,8	126,2±6,8	50,3±0,8	18,3±0,4	20,7±1,6	92,0±8,0
ДН-3	96,4±1,6	151,5±5,4	47,7±0,6	13,8±0,2	24,0±1,2	115,3±8,0
1-2	95,6±3,3	133,1±3,2	43,6±0,9	15,6±0,5	12,5±0,4	72,6±4,8
2-2	69,7±7,2	165,3±5,2	44,7±0,6	15,1±0,3	33,9±1,2	76,6±9,9
5-2	98,1±0,6	146,3±3,6	40,1±0,6	13,1±0,6	16,4±1,0	80,0±4,8
7-2	65,8±5,7	153,9±4,4	41,1±0,8	16,4±0,5	19,7±1,1	65,0±6,2
8-2	84,0±6,6	117,3±6,8	35,7±1,8	12,4±0,7	8,7±1,0	37,3±5,6
3-00	95,2±2,6	147,1±4,0	38,0±0,8	12,7±0,5	13,4±1,2	62,8±5,2
4-00	98,9±0,3	179,3±3,5	49,8±0,5	14,7±0,6	35,9±1,2	124,7±3,6
6-00	91,7±4,7	152,7±7,5	41,7±0,4	16,1±0,5	20,2±1,4	68,7±4,7
11-00	57,5±8,7	141,3±6,0	42,4±1,3	13,0±0,3	18,0±1,2	53,0±11,2
12-00	4,0±1,1	155,8±5,6	35,0±0,5	16,9±0,4	17,2±1,2	1,8±0,5
13-00	82,5±9,1	119,3±5,1	36,1±0,6	15,7±0,6	11,2±0,6	48,9±7,2
14-00	86,1±9,5	153,8±4,4	40,4±1,0	14,3±0,4	18,1±0,9	62,7±8,8
17-00	94,8±1,3	154,4±5,3	41,4±0,7	16,3±0,4	15,5±1,0	76,1±3,7
19-00	66,0±7,9	158,5±6,1	41,5±1,3	15,7±0,2	17,9±1,0	50,7±7,2
22-00	96,6±1,4	178,2±7,4	46,2±1,3	18,9±0,8	26,4±1,8	115,1±8,8
22a	49,2±10,2	148,6±3,6	41,8±0,6	13,8±0,6	24,8±1,7	37,8±8,4
27-00	44,7±8,7	149,9±4,1	43,1±0,8	13,6±0,4	24,6±1,9	42,8±9,8
28-00	70,0±10,0	119,9±6,1	36,2±0,5	13,6±0,4	7,8±1,4	20,7±4,9
29-00	96,2±0,8	146,5±2,0	40,0±0,4	13,1±0,3	18,0±0,9	72,7±2,0
30-00	89,5±2,5	206,3±6,1	44,1±0,6	17,0±0,4	27,6±1,9	91,2±4,2
32-00	93,4±1,6	171,5±4,1	44,9±0,4	15,3±0,4	14,5±0,9	88,8±4,4
33-00	98,8±1,1	133,9±4,6	47,5±0,5	15,6±0,4	19,6±1,0	104,5±7,2
34-00	50,0±8,4	166,6±7,1	40,5±1,5	13,1±0,5	24,3±2,3	46,2±10,6
38-00	84,2±4,5	166,5±5,3	41,1±0,9	16,9±0,4	15,2±2,6	53,3±7,6
39-00	86,2±3,3	186,8±5,6	44,3±0,6	16,6±0,4	26,3±1,7	104,6±9,0
44-00	100±0	139,8±3,1	44,0±0,5	13,9±0,4	19,6±0,8	104,6±3,7
46-00	99±0,4	159,5±3,5	42,8±0,5	14,7±0,5	17,0±1,2	96,7±5,9
47-00	77,4±6,6	109,9±6,7	39,3±0,9	13,9±0,4	13,5±1,2	44,9±7,5
Среднее	80,5±4,0	151,3±3,9	42,2±0,7	15,0±0,3	19,4±1,2	70,4±5,4
Серия МА-100						
МА-101	61,7±7,2	174,5±6,2	44,2±1,0	16,6±0,5	35,0±1,9	69,6±11,7
МА-102	98,0±0,7	171,4±8,2	45,0±0,9	14,6±0,7	21,4±1,1	113,4±12,4
МА-103	89,8±6,8	114,2±4,6	40,5±0,6	13,6±0,3	12,1±0,8	59,3±6,8
МА-104	46,1±11,6	145,2±5,5	46,0±0,1	14,4±0,5	25,8±2,5	46,7±13,3
МА-105	93,3±3,0	139,8±5,4	47,4±0,7	14,4±0,4	22,7±1,2	90,7±7,5
МА-106	93,4±3,2	168,8±4,3	42,6±0,7	13,3±0,3	27,1±0,8	97,0±6,7
МА-107	97,0±1,2	162,5±3,1	47,3±0,5	12,4±0,4	28,2±0,9	107,1±6,1
МА-108	94,8±2,0	178,4±6,2	43,0±0,6	14,7±0,6	23,0±1,4	94,1±6,5
МА-109	80,3±4,9	140,9±7,5	39,2±0,5	12,6±0,3	19,7±1,4	61,5±6,3
МА-111	61,1±5,5	148,9±5,2	43,8±1,0	15,6±0,5	26,0±1,5	63,4±7,9
МА-112	99,5±0,2	166,7±4,1	41,3±0,4	11,6±0,3	25,7±1,2	102,5±4,3
Среднее	83,2±5,6	155,6±5,9	43,7±0,8	14,0±0,4	24,2±1,7	82,3±6,8
Контрольные формы						
МК01	99,7±0,2	157,3±3,8	47,3±0,3	15,3±0,3	21,5±0,8	120,2±3,9
А619	94,9±2,1	133,0±4,8	43,6±0,7	14,5±0,2	13,4±0,9	63,8±4,7

**Таблица А26. Гибридная комбинация МК01×А619, серии МА-100 и МА-200,
дигаплоидные линии (2016 год)**

ДН- линия	От сева до цветения метелок, дн.	От сева до цветения початков, дн.	Разрыв цвете- ния, дн.	Цветение початка- созрева- ние, дн.	От сева до созре- вания, дн.	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина метелки, см	Диаметр нижнего междо- узлия, мм
Серия МА-100									
МА-103	77,0±1,4	76,4±1,4	-0,6±0,2	39,0±1,2	115,4±1,8	137,6±3,4	106,2±2,4	31,4±1,2	19,6±0,7
МА-104	77,0±0,9	80,0±0,8	3,0±0,3	40,0±2,6	120,0±3,0	154,5±4,5	117,3±4,1	37,2±0,7	23,2±1,1
МА-105	72,9±1,9	80,1±2,3	7,3±0,7	29,0±2,3	109,1±3,2	179,1±8,3	143,5±6,6	35,6±1,8	21,3±1,1
МА-108	71,2±0,7	76,7±0,7	5,5±0,4	40,6±1,8	117,4±2,3	140,6±2,3	108,1±1,9	32,5±0,7	22,1±0,5
МА-109	76,0±1,4	81,6±1,8	5,6±0,8	44,1±1,3	125,7±1,1	166,3±4,5	133,4±3,8	32,9±1,2	22,3±1,2
МА-111	74,4±1,0	80,4±0,9	6,0±0,4	43,1±1,3	123,0±1,2	181,5±4,1	137,4±4,0	44,1±0,8	21,9±0,6
МА-112	68,9±0,4	73,3±0,7	4,4±0,5	36,8±1,1	110,1±1,4	165,0±3,7	131,1±3,5	33,9±0,5	20,7±0,6
Среднее	73,9±1,2	78,4±1,1	4,5±1,0	39,0±1,9	117,2±2,4	160,7±6,5	125,3±5,6	35,4±1,6	21,6±0,4
Серия МА-200									
МА-201	76,6±0,5	81,1±0,7	4,5±0,5	28,9±1,2	110,0±1,0	182,0±3,3	140,5±3,0	41,5±0,6	24,3±0,6
МА-202	74,5±0,6	77,5±0,9	3,1±0,5	40,2±1,2	117,7±1,2	147,5±3	106,6±3,0	40,8±0,6	26,5±0,6
МА-203	74,3±1,6	78,6±1,5	4,4±0,5	33,1±2,2	111,8±3,2	163,0±2,5	133,3±2,8	29,8±0,7	21,6±0,6
МА-204	78,8±1,1	79,9±1,1	1,1±0,2	40,0±2,1	119,9±2,9	187,1±3,3	150,1±2,9	37,0±0,8	22,1±1,0
МА-206	73,2±1,3	76,1±1,2	2,9±0,5	34,9±0,9	111,0±1,5	169,7±1,8	138,0±1,5	31,7±0,5	21,0±0,5
МА-207	71,7±1,1	75,0±1,5	3,3±0,5	38,0±1,1	113,0±2,3	175,3±4,4	138,7±4,7	36,6±0,5	26,3±0,4
МА-208	74,7±1,1	78,3±1,5	3,5±0,8	46,0±1,4	124,3±1,4	136,9±2,8	108,5±2,9	28,4±0,5	17,7±0,4
МА-209	81,2±2,4	86,2±1,8	5,0±1,1	35,4±1,9	120,4±0,9	143,7±4,1	110,7±5,7	33,0±4,1	25,3±1,0
МА-210	71,9±1,3	73,6±1,4	1,7±0,6	32,1±1,3	105,7±1,9	162,6±3,3	123,9±3,6	38,7±0,9	23,1±1,1
МА-211	73,5±0,5	77,3±0,8	3,8±0,4	34,9±1,2	112,2±1,0	121,8±4,5	91,6±4,3	30,2±0,4	19,4±0,6
МА-212	79,0±0,8	80,3±0,7	1,3±0,4	33,9±2,8	114,1±3,1	149,1±1,8	114,9±1,5	34,3±0,6	26,0±0,9
МА-213	72,2±0,9	74,0±1,0	1,8±0,2	37,3±1,6	111,3±1,7	150,6±2,4	119,3±2,1	31,3±0,5	19,3±0,7
МА-214	74,8±0,4	77,8±0,5	3,0±0,4	33,3±1,7	111,2±1,6	160,3±2,6	125,1±2,7	35,2±0,5	26,3±0,4
МА-215	76,3±0,6	77,9±0,6	1,6±0,3	36,2±1,6	114,1±1,8	132,2±5,2	103,3±4,8	28,9±0,6	22,5±0,7
МА-216	75,8±0,9	77,7±0,9	1,9±0,4	40,1±1,4	117,8±2,0	147,8±2,5	118,7±2,4	29,1±0,3	21,1±0,7
МА-217	74,6±0,6	75,3±0,6	0,8±0,3	28,6±2,3	103,9±2,2	176,9±2,8	149,8±2,6	27,1±0,6	28,8±0,6
МА-218	72,4±0,5	77,8±0,4	5,4±0,3	36,7±1,3	114,5±1,2	159,9±2,4	125,6±2,5	34,3±0,6	20,3±0,7
МА-219	75,8±0,5	79,8±0,4	3,9±0,3	36,1±0,8	115,8±0,7	161,7±2,3	128,3±2,0	33,4±0,5	24,3±0,9
МА-221	75,5±1,0	79,0±1,4	3,5±0,6	37,6±2,6	116,6±2,0	167,7±4,2	135,4±4,3	32,3±0,7	25,0±0,8
МА-222	76,9±1,3	80,6±1,6	3,7±0,7	36,8±1,8	117,4±1,9	124,8±4,1	94,0±3,7	30,8±0,7	23,3±0,7
Среднее	75,2±0,6	78,2±0,6	3,0±0,3	36,0±0,9	114,1±1,1	156,0±4,1	122,8±3,8	33,2±0,9	23,2±0,7
Контрольные формы									
МК01	70,9±0,4	76,9±0,5	6,0±0,2	36,6±0,7	113,7±0,8	155,0±1,3	118,3±1,3	36,7±0,4	24,7±0,4
А619	75,8±0,6	79,3±0,7	3,5±0,3	29,8±1,2	109,1±1,0	143,5±2,3	109,2±2,2	34,3±0,5	22,8±0,6
ДН-3	71,4±0,5	76,9±0,5	5,5±0,4	41,1±2,0	118,0±2,1	159,4±1,4	126,2±1,2	33,3±0,6	23,9±0,4
44-00	74,2±0,5	75,3±0,6	1,1±0,2	40,7±0,8	116,0±0,8	149,8±1,4	121,0±1,5	28,8±0,3	23,2±0,4

Таблица А26 (окончание)

ДН-линия	Озерненность початка, %	Длина початка, мм	Диаметр початка, мм	Число рядов зерен	Вес стержня початка, г	Вес зерна с первого початка, г	Вес зерна с прочих початков, г	Общая продуктивность, г
Серия МА-100								
МА-103	97,8±2,0	110,0±3,0	39,6±0,7	13,2±0,5	11,6±1,2	59,8±4,6	3,6±3,6	63,4±7,5
МА-104	2,5±0,7	121,8±1,8	31,4±0,9	14,4±0,7	10,4±1,1	1,8±0,5	0,5±0,3	2,3±0,8
МА-105	47,3±5,0	117,6±10,9	39,6±2,6	12,6±0,4	14,3±2,7	43,1±9,4	0,3±0,3	43,4±9,6
МА-108	55,3±7,8	158,5±5,9	40,8±1,0	14,5±0,3	24,8±1,7	50,8±7,7	0,2±0,2	51,0±7,6
МА-109	21,4±10,2	125,0±5,7	35,0±1,6	12,3±0,3	16,8±3,1	16,6±7,7	11,7±6	28,3±13,2
МА-111	24,4±10,8	115,7±6,2	37,3±1,8	14,6±0,4	15,4±2,4	18,4±8,6	4,7±3,4	23,1±10,2
МА-112	92,1±4,8	154,3±4,5	40,8±0,8	12,2±0,4	22,7±1,3	91,5±9,0	16,3±7,3	107,8±14,4
Среднее	48,7±13,6	129,0±7,3	37,8±1,3	13,4±0,4	16,6±2,0	40,3±11,6	5,3±2,4	45,6±12,8
Серия МА-200								
МА-201	5,4±3,3	122,3±9,2	36,0±1,4	16,0±0,8	13,8±2,7	4,1±2,8	0±0	4,1±2,8
МА-202	56,5±10,4	172,1±8,3	43,1±1,8	14,6±0,4	33,7±2,8	66,5±17,1	1,7±1,2	68,3±17,6
МА-203	71,0±11,7	143,3±4,5	42,4±1,0	13,3±0,5	18,8±1,1	59,4±10,3	5,6±2,9	65,0±10,6
МА-204	80,3±7,1	163,0±3,3	38,3±0,9	13,5±0,3	18,3±0,9	64,1±9,4	23,5±4,9	87,6±14,0
МА-206	73,8±12,9	151,5±2,3	42,5±1,8	13,0±0,5	17,2±0,9	84,2±15,5	4,4±2,7	88,6±15,7
МА-207	76,1±13,9	159,0±7,6	44,7±1,4	14,0±0,6	27,4±2,7	91,1±19,0	12,6±5,7	103,7±22,6
МА-208	72,6±9,6	122,6±4,1	36,2±1,7	10,2±0,6	12,8±1,2	49,5±10,8	5,0±2,5	54,5±10,9
МА-209	5,7±4,5	122,0±4,6	35,2±1,2	11,6±0,4	12,6±2,1	4,5±3,5	9,5±4,2	14,0±6,7
МА-210	98,0±1,1	149,3±3,8	45,7±1,0	12,9±0,4	17,4±2,0	98,4±11,5	0±0	98,4±11,5
МА-211	39,4±11,7	112,6±6,5	32,6±1,9	12,7±0,3	8,5±1,3	22,1±7,7	0,5±0,5	22,5±7,9
МА-212	13,6±2,1	135,9±0,7	38,8±1,1	16,0±0,6	21,9±1,2	10,0±2,0	10,4±1,3	20,4±3,2
МА-213	97,0±1,7	134,6±2,9	44,3±0,7	14,2±0,5	17,7±1,0	85,2±5,4	2,4±1,6	87,6±5,4
МА-214	73,5±7,2	151,6±3,6	38,9±0,8	14,2±0,4	20,7±1,4	58,4±8,2	0,5±0,3	58,9±8,1
МА-215	45,5±11,0	154,3±6,5	40,2±1,2	14,6±0,5	23,4±2,5	41,9±9,4	0±0	41,9±9,4
МА-216	78,9±10,3	145,9±2,5	40,2±1,0	13,5±0,3	17,3±0,5	64,5±9,2	5,0±3,4	69,5±9,4
МА-217	95,0±2,7	129,3±3,4	48,9±1,0	12,9±0,4	20,8±1,4	99,4±9,7	2,6±1,2	102,0±9,1
МА-218	63,4±10,1	139,0±3,2	38,5±1,0	12,7±0,4	18,3±1,6	44,3±7,7	1,6±0,8	45,9±7,4
МА-219	14,3±3,9	142,2±3,5	38,5±1,4	14,2±0,6	21,0±2,2	12,2±4,5	0±0	12,2±4,5
МА-221	68,7±12,3	137,4±5,6	39,5±1,8	11,4±0,3	16,4±1,7	56,8±12,5	0,5±0,3	57,3±12,5
МА-222	19,1±8,3	138,3±8,3	38,1±1,4	14,0±0,4	21,3±3,0	17,0±7,7	1,5±1,4	18,5±8,4
Среднее	57,4±6,9	141,3±3,4	40,1±0,9	13,5±0,3	19,0±1,2	51,7±7,1	4,4±1,3	56,0±7,3
Контрольные формы								
МК01	95,3±2,5	148,8±2,7	45,9±0,5	15,9±0,3	19,7±0,7	101,5±5,7	19,1±4,7	120,6±7,2
А619	38,3±8,3	132,3±5,3	38,9±1,5	13,7±0,3	15,4±1,7	26,9±6,0	0,3±0,3	27,2±6,0
ДН-3	77,3±6,5	147,1±4,0	45,3±0,9	13,1±0,4	25,7±1,3	85,2±9,9	0,8±0,4	86,1±10,1
44-00	93,6±3,4	139,2±1,7	42,7±0,8	13,0±0,3	17,1±0,6	90,1±6,1	2,7±2,0	92,7±5,7

Таблица А27. Неполная диаллельная схема в 1992 г.

♀ \ ♂	Rf7	MK109	23-245/77B	23-78B	P346	P502	W64	W643T	P092	MK01
Rf7	+	+	+	+	+	+	+	+		+
MK109	+	+	+	+		+	+	+		
23-245/77B	+	+	+	+	+	+	+	+		
23-78B				+						
P346		+	+		+	+			+	
P502	+	+	+	+	+	+	+	+		
W64				+			+			
W643T				+				+		
P092			+		+				+	+
MK01									+	+

Таблица А28. Неполная диаллельная схема в 1994 г.

♀ \ ♂	Rf7	MK109	23-245/77B	23-78B	P346	P502	W64	P092
Rf7	+	+	+		+			
MK109	+	+	+		+			
23-245/77B	+	+	+		+			
23-78B				+	+			
P346	+	+	+	+	+	+	+	+
P502					+	+		
W64					+		+	
P092					+			+

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Акты о внедрении

А 2.1. Акт о внедрении в Институте Растениеводства "Порумбень"

APROB:
Directorul Institutului
de Fitotehnie "Porumbeni",
Vasile Maticiuc,
dr. în științe, conf. cercetător

ACT de implementare în practică

1. Denumirea propunerii de implementare: Metodă de creare a liniilor dihaploide la porumb.
2. Responsabil de implementare din partea Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor: dr. MIHAILOV Mihail, cercetător științific coordonator, Laboratorul Genetica rezistenței plantelor.
3. Locul implementării: Laboratorul de ameliorare a porumbului pentru zonele nordice, Institutul de Fitotehnie "Porumbeni".
4. Perioada implementării: anii 2014-2017.
5. Rezultatul implementării: Accelerarea procesului de creare a liniilor homozigote din diverse genotipuri de interes genetic și ameliorativ. Metoda este recomandată pentru programele de ameliorare ale porumbului cu utilizarea liniilor homozigote (dihaploide) cu productivitate avansată.

Responsabil pentru implementare,
Institutul de Fitotehnie Porumbeni

BOROZAN Pantelimon,
dr. șt. agr., conf. cerc.

Semnătura dlui BOROZAN Pantelimon o confirm,
secretar științific al Institutului de Fitotehnie Porumbeni

MISTREȚ Silvia, dr. șt. agr., conf. cerc.



A2.2. Акт о внедрении в Лаборатории генетических ресурсов Института генетики, физиологии и защиты растений

APROB

Directorul Institutului de Genetică,

Fiziologie și Protecție a Plantelor,

dr., conf. cerc. Larisa ANDRONIC



«10» martie 2020

ACT DE IMPLEMENTARE

Prin prezenta se confirmă transmiterea în depozitoriul Băncii de Gene a Laboratorului Resurse Genetice Vegetale a liniilor dihaploide de porumb, 9 – obținute din combinația hibridă Rf 7 x Ky 123 (rk-5, rk-6, rk-148, rk-206, rk-225, rk-228, rk-239, rk-433, rk-459) și 2 – din combinația MK 01 x A619 (MA-210 și MA-217), create prin evaluări și selectări individuale. Cercetările au fost realizate de către Mihailov Mihail, dr., cercetător științific coordonator în cadrul Laboratorului Genetica Rezistenței Plantelor. Liniile menționate, se evidențiază prin productivitate înaltă comparativ cu alte linii dihaploide și sunt prețioase în calitate de material inițial în programele de ameliorare a porumbului.

Șef Lab. Resurse Genetice Vegetale

GANEA Anatolie, dr., conf. cercet.

Șef Lab. Genetica Rezistenței
Plantelor

ȘIROMEATNICOV Iulia, dr., conf. cercet.

Cerc. șt. coordonator

MIHAILOV Mihail, dr., conf. cercet.

Декларация об ответственности

Я, нижеподписавшийся, заявляю под личную ответственность, что материалы, представленные в диссертации на соискание ученой степени доктора хабилитат, являются результатом личных научных исследований и разработок. Осознаю, что в противном случае буду нести ответственность в соответствии с действующим законодательством.

Михайлов Михаил Эрикович



23.10.2020

CURRICULUM VITAE



Фамилия, имя: Михайлов Михаил

Гражданство: Республика Молдова

Образование: биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета, 1978-1984, специальность "биолог-микробиолог"; заочная аспирантура Института генетики Академии Наук Республики Молдова, 1988-1992, специальность "генетика".

Стажировки: нет

Область научных интересов: генетика кукурузы, в особенности генетика количественных признаков, изучение гетерозиса, получение и удвоение гаплоидов, рекомбиногенез, селекция сахарной кукурузы

Участие в национальных и международных научных проектах:

- "Evaluarea de noi principii și tehnologii ameliorative, crearea de soiuri și hibrizi de plante cerealiere, leguminoase, legumicole și aromatice cu potențial înalt de productivitate, rezistență ecologică și calitate sporită" (2006-2010);
- "Elaborarea tehnologiilor de creare a soiurilor și hibrizilor valoroși de culturi agricole, cu potențial ereditar înalt pentru caracterele de producție, calitate și rezistență" (2011-2014);
- "Sisteme de inducere a variabilității și rezistenței plantelor, procedee tehnologice de sporire a productivității culturilor agricole" (2015-2019);
- "Valorificarea eficientă a resurselor genetice vegetale și biotehnologiilor avansate în scopul sporirii adaptabilității plantelor de cultură la schimbările climatice" (2020-2021).

Участие в научных форумах (национальных и международных):

- 18-я международная конференция «Maize and Sorghum Eucarpia», Белград, 2000;
- Национальная конференция с международным участием «Probleme actuale ale geneticii, biotehnologiei și ameliorării», Кишинев, 2005, 2008;
- 21-я международная конференция «Maize and Sorghum Breeding in the Genomics era», Бергамо, Италия, 2009;
- Национальная научная конференция «Genetica și Fiziologia Reistenței Plantelor», Кишинев, 2011;

- Национальный симпозиум с международным участием “Biotehnologii avansate - realizări și perspective”, Кишинев, 2013, 2016;
- 10-й международный конгресс генетиков и селекционеров, Кишинев, 2015;
- 6-я национальная конференция с международным участием «Genetica, Fiziologia și Ameliorarea Plantelor», Кишинев, 2017;
- "International congress on oil and protein crops" (meeting of the Eucarpia oil and protein crops section), Кишинев, 2018;
- Международный научный симпозиум "85 ani ai Facultății de Agronomie – realizări și perspective”, Кишинев, 2018;
- Международная научно-практическая конференция "Наука, производство, бизнес: современное состояние и пути инновационного развития аграрного сектора на примере агрохолдинга "Байсерке-Агро", Алматы, Казахстан, 2019;
- 2-я международная научная конференция "Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего", посвященная памяти акад. Е.И. Ермакова, Санкт-Петербург, 2019;
- 5-й международный научный симпозиум "Biotehnologii avansate – realizări și perspective", Кишинев, 2019;
- Международная научно-практическая конференция "Селекция, семеноводство и технология возделывания сельскохозяйственных культур", Тирасполь, 2020;
- 11-й международный конгресс генетиков и селекционеров, Кишинев, 2021.

Научные публикации: 71 научная работа: 1 монография, 1 автореферат кандидатской диссертации, 28 статей, 21 сообщение в Maize Newsletter Coop., 20 тезисов докладов.

Премии, награды, отличия, почетные звания и пр.: нет

Участие в научных обществах: научное общество генетиков и селекционеров Республики Молдова

Участие в редколлегиях научных журналов – нет

Знание языков: русский (свободно), румынский (удовлетворительно), английский (удовлетворительно)

Контакты: Кишинев, ул. Академическая 2, к.15; тел. 076-037-631;

e-mail: mihailov-me@mail.ru