

НАСЛЕДОВАНИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МАССЫ ЗЕРНА
С КОЛОСА У ЯЧМЕНЯ

Д. О. Долженко, С. Н. Шевченко

Реферат. Цель исследования – изучение систем генетического контроля признака «масса зерна с главного колоса» у ярового ячменя в системе диаллельных скрещиваний для оптимизации селекционного процесса на продуктивность. В качестве родительских форм использовали шесть сортов ячменя: голозёрные Condor и Омский голозёрный 1, плёнчатые Margret, Лунь, Нутанс 553 и Анна. Скрещивания по полной диаллельной схеме выполняли в 2008 и 2009 гг. Полевые эксперименты проводили в лесостепи Пензенской области в контрастные по гидротермическому режиму 2009 и 2010 гг. Масса зерна с колоса у большинства гибридных популяций наследовалась по типу сверхдоминирования и полного доминирования родителя с большим значением признака. Анализ комбинационной способности по В. Griffing показал, что в контроле признака присутствовали как аддитивные, так и неаддитивные эффекты; соотношение их варьировало по годам и генотипам. Коэффициенты корреляции между общей комбинационной способностью (*ОКС*) и выраженностью признака у родительских сортов ($r=0,76\dots 0,96$) указывают на то, что подбор пар для скрещиваний можно проводить на основании высоких значений массы зерна с колоса, особенно в засушливый год. Результаты генетического анализа по В. Науман указывают на преобладание в контроле признака эффектов сверхдоминирования, в 2009 г. отмечен также комплементарный эпистаз. Сверхдоминирование и неаддитивное влияние в контроле признака затрудняет отбор в ранних поколениях, что подтверждается различиями между величинами коэффициентов наследуемости в широком смысле ($H^2=0,79\dots 0,94$) и в узком смысле ($h^2=0,24\dots 0,59$). Наибольшим числом доминантных генов, контролирующих массу зерна с колоса в оба года исследований характеризовался сорт Margret, в засушливый год – Анна. Эти сорта выделились также стабильно положительными эффектами *ОКС* и рекомендованы в качестве доноров признака для селекции.

Ключевые слова: ячмень (*Hordeum vulgare* L.), диаллельный анализ, масса зерна с колоса, генетические системы, комбинационная способность, коэффициент наследуемости.

Введение. В селекции на урожайность зерновых культур, в том числе ячменя, важную роль отводят повышению продуктивности колоса [1, 2]. Положительный вклад массы зерна с колоса в урожайность зерна отмечали многие исследователи [3, 4, 5], иногда – только в засушливый год [6]. Это даёт основание включать признак «масса зерна с колоса» в разрабатываемые селекционерами модели сортов. Так, в модели двурядного сорта ячменя для Волго-Вятского региона определены величины этого признака, равные 1,0...1,5 г [7], для Среднего Поволжья – 0,6...0,7 г (скороспелый) и 0,8...1,0 г (среднеспелый) [8], для Южного Урала – 0,7...1,0 г [4], для Кузнецкой котловины – 0,85...0,90 г (среднеранний) и 0,95...1,10 г (среднеспелый) [9].

Как и другие элементы структуры урожая, масса зерна с колоса – количественный признак со сложным полигенным контролем. Успех в селекционном улучшении таких признаков в значительной степени обусловлен наличием информации о характере его наследования и генетического контроля [10, 11, 12]. Известно, что массу зерна с колоса у ячменя могут контролировать многие гены с разным типом действия и взаимодействиями [13]. На сегодняшний день локусы количественных признаков (*QTL*), определяющие массу зерна с колоса, обнаружены во всех хромосомах ячменя [14, 15].

Преобладание аддитивных эффектов в наследовании признака у ячменя было показано в Сербии [16], Индии [17], казахстанском

Приуралье [18]. Иногда в дополнение к аддитивности обнаруживали комплементарный эпистаз [19]. Преобладание доминантных эффектов наблюдали в лесостепи Украины [20] и Центральном Черноземье [13]. Неполное доминирование и сверхдоминирование отмечали в исследованиях в Приморье [21] и в лесостепи Украины [22]. Расхождения в результатах различных исследований могут быть связаны с генотипическими особенностями анализируемых образцов, почвенно-климатическими условиями региона исследований, а также с применёнными методами генетического анализа.

Один из наиболее эффективных инструментов изучения генетического контроля количественных признаков – диаллельный анализ [23]. Он даёт наиболее полную информацию об особенностях наследования признака, а также позволяет выявлять доноров с эффективными генами и определёнными системами генетического контроля в конкретных условиях региона, для которого ведётся селекция [11, 24, 25].

Цель исследования – изучение генетического контроля массы зерна с главного колоса на выщелоченном чернозёме лесостепи Среднего Поволжья для оптимизации селекционного процесса с яровым ячменём на продуктивность.

Условия, материалы и методы. Эксперименты выполняли в 2008–2010 гг. в лесостепи Пензенской области. Объект исследования – полный диаллельный комплекс от скрещива-

Таблица 1 – Масса зерна с главного колоса у родительских сортов и в среднем по гибридным популяциям

Год, поколение	Родители/ гибриды	Омский голозёрный 1	Condor	Margret	Лунь	Нутанс 553	Анна	НСР ₀₅
2009 F ₁	родители	1,21	1,04	1,24	1,12	0,94	1,11	0,08
	гибриды	1,29	1,16	1,25	1,08	1,12	1,27	
2010 F ₁	родители	0,98	0,68	0,92	0,84	0,78	1,08	0,12
	гибриды	1,05	1,03	1,08	1,04	1,05	1,10	
2010 F ₂	родители	0,92	0,65	0,95	0,86	0,77	1,10	0,12
	гибриды	1,03	1,01	1,06	1,06	1,06	1,11	
Среднее	родители	1,04	0,79	1,04	0,94	0,83	1,09	
	гибриды	1,13	1,07	1,13	1,06	1,07	1,16	

ния шести сортов: Омский голозёрный 1 (Омская область), Condor (Канада), Margret (Германия), Лунь (Пензенская область), Нутанс 553 (Саратовская область) и Анна (Оренбургская область). Скрещивания проводили в 2008 и 2009 гг. Гибриды F₁, F₂ и родительские формы изучали в полевом опыте в 2009 и 2010 гг. Предшественник – чистый пар. Схема опыта включала два рендомизированных блока; площадь делянок составляла 0,4 м² (F₁) и 1,0 м² (родители и F₂), площадь питания одного растения – 5×20 см. Анализ элементов структуры урожая выполняли на 30 растениях с каждого повторения, убранных вручную с корнями.

Наличие генотипических различий между гибридами и сортами устанавливали с использованием однофакторного дисперсионного анализа по Б. А. Доспехову [26]. Генетический анализ в системе диаллельных скрещиваний проводили по методу В. И. Науман [23] с интерпретацией относительно бесспорных параметров методики, рекомендованных В. А. Драгавцевым с соавторами [27], комби-

национную способность определяли по I методу В. Griffing [28], коэффициент наследуемости в широком и узком смысле – по М. А. Федину с соавторами [29].

Метеоусловия в годы исследований были контрастными. За вегетацию ячменя в 2009 г. выпало 206 мм осадков, ГТК составил 1,4 (достаточное увлажнение). За период вегетации культуры в 2010 г. выпало 18,7 мм осадков, ГТК был равен 0,13 (острая засуха), причём в период формирования и налива зерна осадков не было совсем, а максимальные дневные температуры воздуха достигали 30,0...39,5 °С.

Результаты и обсуждение. Родительские сорта различались по массе зерна с главного колоса (табл. 1). Самой высокой в 2009 г. она была у сортов Омский голозёрный 1 (1,21 г) и Margret (1,24 г), в 2010 г. – Омский голозёрный 1 (0,92...0,98 г), Margret (0,92...0,95 г) и Анна (1,08...1,10 г). Стабильно низкой массой зерна с главного колоса отличались сорта Нутанс 553 (в 2009 г. – 0,94 г, в 2010 г. – 0,77...0,78 г) и Condor (1,04 г и 0,65...0,68 г соответ-

Таблица 2 – Комбинационная способность сортов для признака «масса зерна с главного колоса»¹

Сорт	F ₁ (2009 г.)			F ₁ (2010 г.)			F ₂ (2010 г.)		
	эффект ОКС g _i	варианса ОКС σ ² _{gi}	варианса СКС σ ² _{si}	эффект ОКС g _i	варианса ОКС σ ² _{gi}	варианса СКС σ ² _{si}	эффект ОКС g _i	варианса ОКС σ ² _{gi}	варианса СКС σ ² _{si}
Омский голозёрный 1	0,10 ^c	0,0000	0,0098	0,01 ^b	0,0000	0,0014	-0,01 ^b	0,0000	0,0007
Condor	-0,04 ^b	0,0014	0,0016	-0,06 ^a	0,0030	0,0067	-0,08 ^a	0,0055	0,0032
Margret	0,07 ^{dc}	0,0045	0,0016	0,02 ^{bc}	0,0004	0,0047	0,02 ^b	0,0001	0,0037
Лунь	-0,10 ^a	0,0092	0,0048	-0,02 ^{ab}	0,0006	0,0013	0,00 ^b	0,0000	0,0018
Нутанс 553	-0,09 ^a	0,0086	0,0014	-0,02 ^{ab}	0,0005	0,0027	-0,02 ^b	0,00004	0,0025
Анна	0,06 ^{cd}	0,0034	0,0041	0,07 ^c	0,0048	0,0012	0,08 ^c	0,0064	0,0029
Среднее		0,0045	0,0039		0,0016	0,0030		0,0020	0,0025
НСР ₀₅	0,035			0,050			0,052		
r между эффектами ОКС и величинами признака у родителей	0,76±0,32			0,95±0,16*			0,96±0,14*		

¹варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются незначимо по критерию Дункана. Коэффициенты корреляции, отмеченные звездочкой, достоверно отличаются от нуля на уровне значимости p≤0,05.

ственно)

У родительских форм в засушливом году наблюдали снижение величины признака на 2,7...37,5 %, самым резким оно было у сорта Condor, наименьшим – у сортов Анна (2,7%) и Нутанс 553 (17,0 %).

В целом гибриды формировали большую массу зерна с колоса, по сравнению с родительскими формами. Особенно это выражено у популяций с сортами Condor и Нутанс 553: превышение составило в среднем 0,28 г (35,4 %) и 0,24 г (28,9 %) соответственно. Самой низкой была средняя прибавка у гибридов с сортом Анна – 0,07 г, или 6,4 %. Гибриды с участием этого сорта проявляли большую степень доминирования в благоприятном 2009 г., и слабую – в засушливом 2010 г. Обратную картину наблюдали по сортам Margret и Лунь: гибриды с их участием превосходили родителей в засушливый год, а в благоприятный – в среднем оставались на уровне родительского сорта.

При анализе гибридных популяций по отдельности установлено, что в большинстве случаев в наследовании проявлялось доминирование большей массы зерна с колоса с преобладанием эффектов сверхдоминирования. Положительное сверхдоминирование отмечено в 64 случаях из 90, положительное доминирование – в 17 случаях, промежуточное наследование – в 3 случаях. В 2009 г. отмечены 2 случая отрицательного доминирования (Condor/Лунь и Лунь/Нутанс 553) и 4 случая депрессии (Омский голозерный 1/Лунь, Лунь/Margret, Нутанс 553/Лунь, Condor/Нутанс 553).

Анализ комбинационной способности по В. Griffing показал существенность эффектов общей (ОКС) и специфической (СКС) комби-

национной способности в общей дисперсии массы зерна с колоса и недостоверность реципрокного эффекта. В 2009 г. усреднённая дисперсия ОКС ($4,5 \times 10^{-3}$) превышала дисперсию СКС ($3,9 \times 10^{-3}$), что указывает на небольшое преобладание аддитивных эффектов в наследовании признака, тогда как в 2010 г. большую роль играли неаддитивные эффекты ($\sigma^2_{si} > \sigma^2_{gi}$ в обоих поколениях) (табл. 2).

В исследованиях, проведённых в лесостепи Украины, сравнение дисперсий ОКС и СКС показало преобладание неаддитивных эффектов генов в контроле массы зерна с колоса у всех изученных сортов [30] или у некоторых из них [31]. В нашем эксперименте неаддитивные эффекты стабильно преобладали только у сорта Омский голозерный 1. У сортов Margret, Лунь и Нутанс 553 в благоприятный год большую роль играли аддитивные эффекты, в засушливый – неаддитивные, а у сорта Анна – наоборот. Соотношение дисперсий ОКС и СКС у сорта Condor менялось не только по годам, но и по поколениям, демонстрируя преобладание аддитивных эффектов в F_1 в оба года исследований и неаддитивных – в F_2 .

Стабильно положительными высокими значениями ОКС характеризовался сорт Анна (0,06...0,08). Меньшими в засушливый год, но также стабильными эффектами ОКС отличался сорт Margret (0,02...0,07). У сортов Condor и Нутанс 553 эффекты ОКС были отрицательными в оба года исследований (-0,04...-0,08 и -0,02...-0,09 соответственно).

Коэффициенты корреляции между эффектами ОКС и выраженностью признака у родительских сортов были высокими ($r=0,76...0,96$) и в 2010 г. достоверно отличными от нуля, следовательно, подбор пар на увеличение и уменьшение признака можно проводить

Таблица 3 – Анализ генетических параметров для признака «масса зерна с главного колоса»

Генетический параметр	F_1 (2009 г.)	F_1 (2010 г.)	F_2 (2010 г.)
<i>D</i>	0,0125*	0,0183*	0,0213*
<i>F</i>	-0,0077	0,0102	0,0170
H_1	0,0595*	0,0412*	0,0474*
H_2	0,0435*	0,0391*	0,0424*
<i>E</i>	0,0017	0,0037*	0,0037*
<i>f_r</i> Омский голозерный 1	0,0107	0,0026	0,0189
<i>f_r</i> Condor	0,0115	-0,0250	-0,0257
<i>f_r</i> Margret	-0,0072	0,0407*	0,0540*
<i>f_r</i> Лунь	-0,0115	0,0052	0,0211
<i>f_r</i> Нутанс 553	-0,0294*	0,0015	-0,0100
<i>f_r</i> Анна	-0,0200	0,0363*	0,0413*
(П6) $\sqrt{H_1/D}$	2,18	1,50	1,49
(П9) $H_2/4H_1$	0,18	0,24	0,22
(П13) $\sqrt{4DH_1+F}/\sqrt{4DH_1-F}$	0,75	1,46	1,74
<i>r</i> между X_p и W_r+V_r	-0,46	-0,79*	-0,89*
<i>b</i> w_r/v_r	0,33	0,75	0,80
Прогноз полностью доминантной линии	1,30	1,09	1,09
Прогноз полностью рецессивной линии	0,97	0,53	0,46
Наследуемость в широком смысле (H^2)	0,94	0,80	0,79
Наследуемость в узком смысле (h^2)	0,59	0,27	0,24

* достоверно на уровне значимости $p \leq 0,05$.

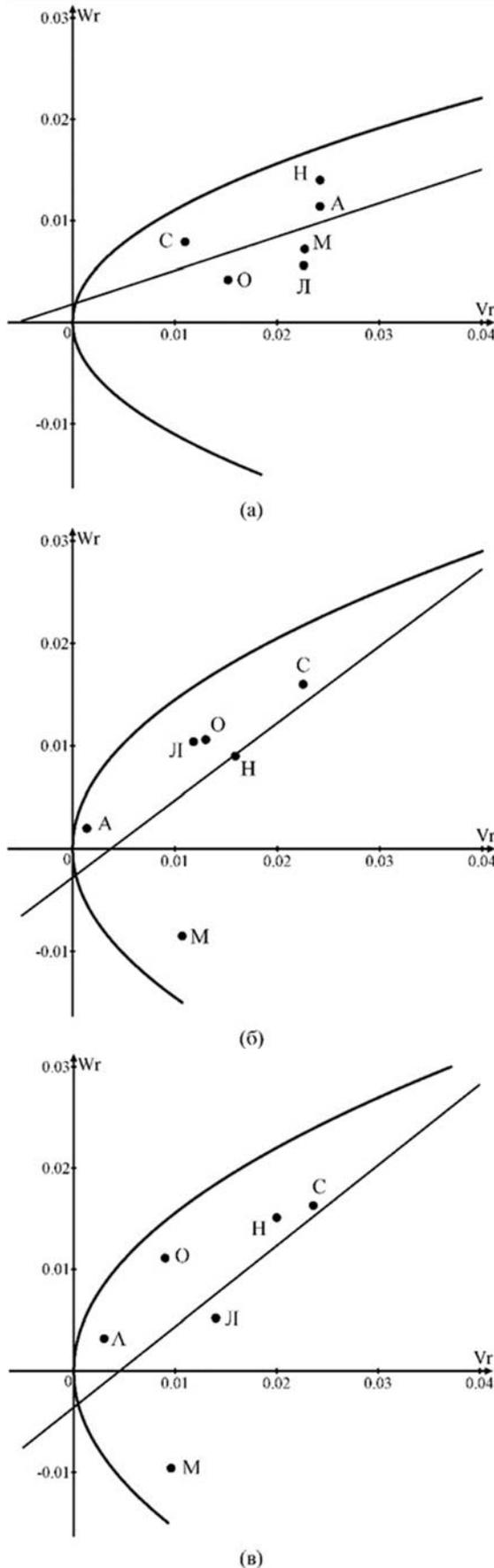


Рисунок – Графики Хеймана W_r/V_r для признака «масса зерна с главного колоса»: а) F_1 в 2009 г., б) F_1 в 2010 г., в) F_2 в 2010 г.

на основании его выраженности, особенно в засушливый год.

Анализ по Хейману показал существенность аддитивного (D) и доминантных эффектов (H_1, H_2) в оба года исследований и в обоих поколениях, в 2010 г. оказался значимым паратипический компонент дисперсии (E) (табл. 3).

Величина параметра $Пб > 1$ однозначно указывает на преобладание эффектов сверхдоминирования в наследовании массы зерна с колоса. Это согласуется с результатами исследований, проведенных на ячмене в Московской области [32] и в лесостепи Украины [22].

Кроме того, наблюдали асимметричность доминантных и рецессивных генов в среднем по лokusам ($П9 = 0,18 \dots 0,24$), с превалированием у родительских сортов в 2010 г. доминантных генов ($П13 > 1$), в 2009 г. – рецессивных ($П13 < 1$).

В 2009 г. проявился комплементарный эпистаз с неполным доминированием в лokusах, которое в 2010 г. сменилось сверхдоминированием.

Коэффициент корреляции между средними значениями родителей и суммой $W_r + V_r$ был отрицательным в оба года исследований, то есть признак увеличивают преимущественно доминантные гены. Следовательно, ценность комплементарного эпистаза для селекции в этом случае сомнительна – его наличие снижает вероятность отбора генотипов с большей массой зерна с колоса, чем у родительских сортов. Однако недостоверность упомянутого коэффициента корреляции в 2009 г. может свидетельствовать о ненаправленном доминировании.

Несоответствие показателя доминирования $Пб$ в первом поколении 2009 г. и графической информации объясняется доказанной асимметрией доминантных и рецессивных генов у родительских сортов. В этом случае анализ по Хейману сводится к анализу графической информации и некоторых генетических параметров, не вызывающих сомнения.

В 2009 г. все сорта были расположены в доминантной зоне графика Хеймана (см. рисунок); достоверно наименьшим количеством доминантных генов, контролирующих признак, обладал сорт Нутанс 553. У родительского сорта масса зерна с колоса составила 0,94 г, что примерно соответствует прогнозу для полностью рецессивного генотипа (0,97 г). Ни один из сортов в этот год не сформировал 1,30 г зерна с колоса (прогноз для полностью доминантного сорта), но приближались к этому значению Омский голозёрный 1 (1,21 г) и Margret (1,24 г).

Из расположения сортов на графиках за 2010 г. следует, что в засушливых условиях наибольшим числом доминантных генов, контролирующих массу зерна с колоса, обладали сорта Margret и Анна. Это подтверждают величины и существенность соответствующих компонентов генетической дисперсии f_r . При чем сорт Анна по выраженности признака (в

среднем 1,09 г) соответствовал генотипу с максимальной концентрацией доминантных аллелей, увеличивающих массу зерна с колоса. Сорта Condor и Нутанс 553 в 2010 г., в поколениях F_1 и F_2 , смещены ближе к рецессивной зоне, не обладая при этом всеми рецессивными генами снижения признака.

Таким образом, сорта Margret и Анна, выделенные ранее по значениям эффектов *ОКС*, подтверждают свою ценность в качестве доноров в селекции на увеличение продуктивности колоса.

Показатель наследуемости в узком смысле мал ($h^2=0,24...0,59$) и значительно меньше коэффициента наследуемости в широком смысле ($H^2=0,79...0,94$), что не позволяет сделать заключение о высокой эффективности отбора по фенотипу, по крайней мере, в засушливых условиях.

Выводы. В генетическом контроле массы зерна с главного колоса у ячменя в изученном диаллельном комплексе существенны аддитивные и доминантные компоненты генетической дисперсии, однако преобладают эффекты сверхдоминирования. Массу зерна с колоса увеличивают преимущественно доминантные гены, поэтому комплементарный эпи-

стаз, отмеченный в 2009 г., не представляет ценности для селекции на повышение признака. Сверхдоминирование и неаддитивное влияние в контроле признака затрудняет отбор в ранних поколениях. Это подтверждает сравнение коэффициентов наследуемости в широком смысле ($H^2=0,79...0,94$) и в узком смысле ($h^2=0,24...0,59$). Судя по расположению сортов на графиках Хеймана, селекция на увеличение признака в целом возможна, хотя в засушливый год доминантных генов сорта Анна достаточно для проявления высоких показателей массы зерна с главного колоса. Этот сорт, как и сорт Margret, выделены также по значениям *ОКС* и присутствию аддитивных эффектов в контроле признака и рекомендуются в качестве доноров в селекции на увеличение массы зерна с главного колоса. При использовании в скрещиваниях сорта Нутанс 553 следует учитывать вероятный нежелательный эффект снижения массы зерна с колоса. Коэффициенты корреляции между эффектами *ОКС* и выраженностью признака у родительских сортов ($r=0,76...0,96$) указывают на то, что подбор пар для гибридизации можно проводить на основании высоких значений массы зерна с колоса, особенно в засушливый год.

Литература

1. Натрова З., Смочек Я. Продуктивность колоса зерновых культур. М.: Колос, 1983. 45 с.
2. Сурин Н. А., Никитина В. И. Изменчивость и наследование массы зерна с растения у ярового ячменя в лесостепных районах Восточной Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2002. № 1–2. С. 17–23.
3. Budakli Carpici E., Celik N. Correlation and path coefficient analyses of grain yield and yield components in two-rowed of barley (*Hordeum vulgare* convar. *distichon*) varieties // Notulae Scientiae Biologicae. 2012. Vol. 4. No. 2. P. 128–131.
4. Прядун Ю. П. Моделирование интенсивных идиотипов сортов ярового ячменя для Уральского региона // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2020. № 4. С. 57–63.
5. Корреляционный и регрессионный анализ элементов продуктивности голозерного ячменя / Н. И. Васьюк, А. Г. Наумов, П. Н. Солонечный и др. // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. 2018. № 3. С. 134–138.
6. Рівень прояву та кореляція врожайності, морфологічних ознак і елементів структури врожаю ячменю ярого (*Hordeum vulgare* L.). / О. А. Демидов, В. М. Гудзенко, С. П. Васильківський и др. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. 2017. Т. 13. № 2. С. 190–197.
7. Щенникова И. Н. Модели сортов ярового ячменя для условий Волго-Вятского региона // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2015. № 6. С. 9–14.
8. Глуховцев В. В. Яровой ячмень в Среднем Поволжье (селекция, агротехника, сорта). Самара: Поволжский НИИ селекции и семеноводства, 2001. 151 с.
9. Пакуль В. Н. Селекция ярового ячменя в условиях рискованного земледелия // Достижения науки и техники АПК. 2009. № 9. С. 11–13.
10. Косенко С. В., Кривобочек В. Г. Комбинационная способность и генетический контроль массы зерна с растения озимой мягкой пшеницы в диаллельных скрещиваниях // Аграрный научный журнал. 2017. № 10. С. 15–19.
11. Мухордова М. Е. Генетический анализ длины колоса в диаллельных скрещиваниях мягкой озимой пшеницы // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2018. № 1. С. 18–23.
12. Менибаев А. И., Зуева А. А., Шевченко С. Н. Наследование признака «масса 1000 зерен» яровой мягкой пшеницы в диаллельных скрещиваниях // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2020. № 3. С. 98–104.
13. Горшкова В. А., Рымарь В. Т. Яровой ячмень. Каменная Степь: [б/и], 1998. 312 с.
14. Hussain S. S. Barley genetics and genomics: a review // Proc. Pakistan Acad. Sci. 2006. Vol. 43. No. 1. P. 63–84.
15. QTL underlying some agronomic traits in barley detected by SNP markers / J. Wang, G. Sun, X. Ren, et al. // BMC Genet. 2016. Vol. 17. Article number: 103. URL: <https://bmcgenomdata.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12863-016-0409-y> (дата обращения: 30.06.2021).
16. Combining abilities for spike traits in a diallel cross of barley / M. Madic, D. Djurovic, D. Knezevic, et al. // Journal of Central European Agriculture. 2014. Vol. 15. No. 1. P. 108–116.
17. Genetic variability and direct selection criterion for seed yield in segregating generations of barley (*Hordeum vulgare* L.) / S. Yadav, A. Singh, P. Pandey, et al. // American Journal of Plant Sciences. 2015. Vol. 6. No. 9. P. 1543–1549.

18. Тохетова Л. А. Изучение комбинационной способности сирийских генотипов ярового ячменя с использованием топкроссных скрещиваний // III Междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы современной науки». Т. 8. Днепропетровск: «Наука и образование», 2007. С. 78–84.
 19. Пухальский В. А. Разработка системного подхода в определении генов, детерминирующих количественные и качественные признаки / В. А. Пухальский // Сельскохозяйственная биология (сер. Биология растений). 1992. № 1. С. 17–22.
 20. Важенина О. Е., Козаченко М. Р., Васько Н. И. Генетические компоненты наследуемости и корреляции признаков продуктивности и содержания белка у гибридов ярового ячменя // Генетичні ресурси рослин. 2008. № 5. С. 169–176.
 21. Павлова Н. А., Муругова Г. А., Клыков А. Г. Наследование хозяйственно ценных признаков у гибридов F₁ ярового ячменя в насыщающих скрещиваниях // Дальневосточный аграрный вестник. 2017. №4. С. 69–74.
 22. Гудзенко В. Н. Уровень проявления и генетический контроль массы зерна с колоса ячменя озимого в лесостепи Украины // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. 2018. № 1. С. 41–44.
 23. Hayman B. I. The theory and analysis of diallel crosses // Genetics. 1954. Vol. 10. P. 235–244.
 24. Пискарев В. В., Тимофеев А. А., Бойко Н. И. Крупность зерна пшеницы мягкой яровой: особенности формирования и генетический контроль в условиях Западной Сибири // Достижения науки и техники АПК. 2017. Т. 31. № 9. С. 16–21.
 25. Селекционно-генетическая ценность выделенных из коллекции сортообразцов озимой тритикале для селекции культуры в Центральном Нечерноземье / С. И. Воронов, А. М. Медведев, В. В. Осипов и др. // Российская сельскохозяйственная наука. 2019. № 1. С. 3–8.
 26. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
 27. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири / В. А. Драгавцев, Р. А. Цильке, Б. Г. Рейтер и др. // Новосибирск, 1984. 229 с.
 28. Griffing V. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Australian Journal of Biological Sciences. 1956. Vol. 9. P. 463–493.
 29. Федин М. А., Силис Д. Я., Смирязев А. В. Статистические методы генетического анализа. М.: Колос, 1980. 207 с.
 30. Комбинационная способность сортов ячменя ярового в системе прямых диаллельных скрещиваний / Е. В. Компанец, М. Р. Козаченко, Н. И. Васько и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 5. С. 537–544.
 31. Козаченко М. Р., Заїка О. В., Васько Н. И. Особенности и сравнение общей и специфической комбинационной способности современных сортов ярового ячменя у F₁ диаллельных гибридов // Генетичні ресурси рослин. 2008. № 6. С. 90–95.
 32. Королева Л. И. Использование данных диаллельного анализа для оценки источников хозяйственно полезных признаков ячменя // Растительные ресурсы в селекции важнейших сельскохозяйственных культур нечерноземной зоны РСФСР. Сб. научных трудов по прикл. бот., ген. и сел. Ленинград, 1988. Т. 122. С. 104–109.
- Сведения об авторах:**
 Долженко Дмитрий Олегович – кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: ddolzhenko75@yandex.ru
 Шевченко Сергей Николаевич – академик РАН, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, e-mail: samniish@mail.ru
 Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н. М. Тулайкова – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Самарского федерального исследовательского центра РАН, пос. Безенчук, Самарская обл., Россия

**INHERITANCE AND GENETIC ANALYSIS OF GRAIN WEIGHT PER SPIKE IN BARLEY
 D.O. Dolzhenko, S.N. Shevchenko**

Abstract. The aim of the study was to investigate the systems of genetic control of the trait “grain weight per main spike” in spring barley in the system of diallel crosses to optimize the breeding process for yield. Six varieties of barley were used as parental forms: Condor and Omskiy naked 1 (hullless), Margret, Lun, Nutans 553, and Anna (hulled). Crosses according to the full diallelic scheme were performed in 2008 and 2009. Field experiments were carried out in the forest-steppe of Penza region in 2009 and 2010 with contrasting hydrothermal regimes. In most hybrid populations, the grain weight per spike was inherited according to the type of overdominance and complete dominance of the parent with a high value of the trait. The analysis of the combining ability by B.Griffing showed that both additive and non-additive effects were present in the control of the trait; their balance varied by years and genotypes. The correlation coefficients between the general combining ability (GCA) and the degree of the trait in parental varieties ($r=0.76...0.96$) indicate that the selection of pairs for crosses can be carried out on the basis of high values of grain weight per spike, especially in a dry year. Genetic analysis by B.Hayman showed the prevalence of the effects of overdominance in the control of the trait; in 2009, complementary epistasis was also registered. Overdominance and non-additive effects in the control of a trait complicates selection in early generations, which is confirmed by the differences between the values of heritability coefficients in the broad sense ($H^2=0.79...0.94$) and in the narrow sense ($h^2=0.24...0.59$). The largest number of dominant genes controlling the grain weight per spike was found in Margret in both years of research and Anna in the dry year. These varieties are also distinguished for the consistently positive effects of GCA and are recommended as donors of the trait for breeding.

Key words: barley, diallel analysis, grain weight per spike, genetic system, combining ability, heritability

References

1. Natrova Z, Smochek Ya. Produktivnost' kolosa zernovykh kul'tur. [Productivity of an ear of grain crops]. Moscow: Kolos. 1983; 45 p.
2. Surin NA, Nikitina VI. [Variability and inheritance of grain weight per plant in spring barley in the forest-steppe

- regions of Eastern Siberia]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki*. 2002; 1-2. 17-23 p.
3. Budakli Carpicci E, Celik N. [Correlation and path coefficient analyses of grain yield and yield components in two-rowed of barley (*Hordeum vulgare* convar. *distichon*) varieties]. *Notulae Scientia Biologicae*. 2012; Vol. 4. 2. 128-131 p.
 4. Pryadun YuP. [Modeling of intensive idiotypes of spring barley varieties for Ural region]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2020; 4. 57-63 p.
 5. Vas'ko NI, Naumov AG, Solonechnyi PN. [Correlation and regression analysis of the elements of productivity of naked barley]. *Vestnik Belorusskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii*. 2018; 3. 134-138 p.
 6. Demidov OA, Gudzenko VM, Vasil'kivs'kii SP. [Riven will show that correlation of vigor, morphological signs and elements of the structure, I grow ardent barley (*Hordeum vulgare* L.)]. *Sortovivchennya ta okhorona prav na sorti roslin*. 2017; Vol. 13. 2. 190-197 p.
 7. Shchennikova IN. [Models of spring barley varieties for the conditions of Volga-Vyatka region]. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka*. 2015; 6. 9-14 p.
 8. Glukhovtsev VV. Spring barley in the Middle Volga region (selection, agricultural technology, varieties). Samara: Povolzhskii NII selektsii i semenovodstva. 2001. 151 p.
 9. Pakul' VN. [Selection of spring barley in conditions of risky farming]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2009; 9. 11-13 p.
 10. Kosenko SV, Krivobochech VG. [Combining ability and genetic control of grain weight from a winter soft wheat plant in diallel crosses]. *Agrarnyi nauchnyi zhurnal*. 2017; 10. 15-19 p.
 11. Mukhordova ME. [Genetic analysis of ear length in diallelic crosses of soft winter wheat]. *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2018; 1. 18-23 p.
 12. Menibaev AI, Zueva AA, Shevchenko SN. [Inheritance of the trait "mass of 1000 grains" of spring soft wheat in diallel crosses]. *Vestnik Ul'yanovskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii*. 2020; 3. 98-104 p.
 13. Gorshkova VA, Rymar' VT. Yarovoi yachmen'. Kamennaya Step'. [Spring barley. Stone Steppe]. 1998; 312 p.
 14. Hussain SS. Barley genetics and genomics: a review. *Proceedings of Pakistan Academy of sciences*. 2006; Vol. 43. 1. 63-84 p.
 15. Wang J, Sun G, Ren X. [QTL underlying some agronomic traits in barley detected by SNP markers]. [Internet]. *BMC Genet*. 2016; Vol. 17. Article number: 103. [cited 2021, June 30]. Available from: <https://bmcgenomdata.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12863-016-0409-y>.
 16. Madic M, Djurovic D, Knezevic D. [Combining abilities for spike traits in a diallel cross of barley]. *Journal of Central European Agriculture*. 2014; Vol. 15. 1. 108-116 p.
 17. Yadav S, Singh A, Pandey P. [Genetic variability and direct selection criterion for seed yield in segregating generations of barley (*Hordeum vulgare* L.)]. *American journal of plant sciences*. 2015; Vol. 6. 9. 1543-1549 p.
 18. Tokhetova LA. Izuchenie kombinatsionnoi sposobnosti siriiskikh genotipov yarovogo yachmenya s ispol'zovaniem topkrossnykh skreshchivani. III Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Aktual'nye problemy sovremennoi nauki". [Study of the combinational ability of the Syrian genotypes of spring barley using topcross crosses. III International scientific and practical conference "Actual problems of modern science"]. Vol. 8. Dnepropetrovsk: Nauka i obrazovanie. 2007; 78-84 p.
 19. Pukhal'skii VA. [Development of a systematic approach in determining genes that determine quantitative and qualitative traits]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya (ser. Biologiya rastenii)*. 1992; 1. 17-22 p.
 20. Vazhenina OE, Kozachenko MR, Vas'ko NI. [Genetic components of heritability and correlation of productivity traits and protein content in spring barley hybrids]. *Genetichni resursi roslin*. 2008. 5. 169-176 p.
 21. Pavlova NA, Murugova GA, Klykov AG. [Inheritance of economically valuable traits in F1 hybrids of spring barley in saturating crosses]. *Dal'nevostochnyi agrarnyi vestnik*. 2017; 4. 69-74 p.
 22. Gudzenko VN. [The level of manifestation and genetic control of the mass of grain from an ear of winter barley in the forest-steppe of Ukraine]. *Vestnik Belorusskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii*. 2018; 1. 41-44 p.
 23. Hayman BI. [The theory and analysis of diallel crosses]. *Genetics*. 1954; Vol. 10. 235-244 p.
 24. Piskarev VV, Timofeev AA, Boiko NI. [Grain size of soft spring wheat: formation features and genetic control in Western Siberia]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2017; Vol. 31. 9. 16-21 p.
 25. Voronov SI, Medvedev AM, Osipov VV. [The selection and genetic value of winter triticale varieties isolated from the collection for crop breeding in the Central Non-Black Earth Region]. *Rossiiskaya sel'skokhozyaistvennaya nauka*. 2019; 1. 3-8 p.
 26. Dospel'kov BA. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovani). [Method of field experiment (with the basics of statistical processing of research results)]. Moscow: Agropromizdat. 1985; 351 p.
 27. Dragavtsev VA, Tsil'ke RA, Reiter BG. *Genetika priznakov produktivnosti yarovykh pshenits v Zapadnoi Sibiri*. [Genetics of productivity traits of spring wheat in Western Siberia]. Novosibirsk. 1984; 229 p.
 28. Griffing B. [Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems]. *Australian journal of Biological sciences*. 1956; Vol. 9. 463-493 p.
 29. Fedin MA, Silis DYa, Smiryaev AV. *Statisticheskie metody geneticheskogo analiza*. [Statistical methods of genetic analysis]. Moscow: Kolos. 1980; 207 p.
 30. Kompanets EV, Kozachenko MR, Vas'ko NI. [The combinative ability of spring barley varieties in the system of direct diallelic crosses]. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*. 2017; Vol. 21. 5. 537-544 p.
 31. Kozachenko MR, Zaika OV, Vas'ko NI. [Features and comparison of the general and specific combining ability of modern varieties of spring barley in F1 diallelic hybrids]. *Genetichni resursi roslin*. 2008; 6. 90-95 p.
 32. Koroleva LI. Ispol'zovanie dannykh diallelnogo analiza dlya otsenki istochnikov khozyaistvenno poleznykh priznakov yachmenya. *Rastitel'nye resursy v selektsii vazhneishikh sel'skokhozyaistvennykh kul'tur nechernozemnoi zony RSFSR*. Sb. nauchnykh trudov po prikl. bot., gen. i sel. [Using the data of diallelic analysis to assess the sources of economically useful traits of barley. Vegetable resources in the selection of the most important agricultural crops of the non-chernozem zone of the RSFSR. Collection of scientific articles on applied botany, genetics and breeding]. Leningrad. 1988; Vol. 122. 104-109 p.

Authors:

Dolzhenko Dmitry Olegovich – Ph.D. of Agricultural sciences, leading researcher, e-mail: ddolzhenko75@yandex.ru
 Shevchenko Sergey Nikolaevich – Academician of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Agricultural sciences, chief researcher, e-mail: samniish@mail.ru
 Samara Research Institute of Agriculture named after N.M. Tulaykov - branch of Federal State Budgetary Institution of Science of Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Bezenchuk village, Samara region, Russia