

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-76-89

УДК 633.1

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

С. Б. Лепехов

Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Россия, 656910, Барнаул-51, Научный городок, д. 35,
e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

МЕТОДЫ ПОДБОРА ПАР ДЛЯ СКРЕЩИВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ НА УРОЖАЙНОСТЬ У САМООПЫЛЯЮЩИХСЯ КУЛЬТУР

Ключевые слова:

гибридизация, подбор пар для скрещивания, селекция, гетерозис, трансгрессия, урожайность

Поступление:

31.07.2017

Принято:

17.11.2017

В своем арсенале селекционер имеет два инструмента управления формообразовательным процессом: подбор пар для скрещивания и отбор. Успех селекции растений в большой степени определяется правильным выбором родительских форм для гибридизации. Методы подбора пар менялись со временем и прошли за последний век путь от эколого-географического принципа до сложных математических методов генетического несходства родительских сортов. Оценка родительских компонентов по их комбинационной способности и на основе продуктивности ранних поколений трудоемка, основана на мелкоделяночных, однолетних и, зачастую, бесповторных опытах, что снижает ее точность. Накоплено большое количество данных, показывающих, что величина урожайности F_1 отражает реальную величину, которая может быть достигнута некоторыми чистыми линиями из данной комбинации скрещивания. Однако удачная гибридная популяция в таком случае не предсказывается заранее, а ищется среди уже осуществленных скрещиваний. Вышеназванные методы не решают проблему получения перспективной гибридной популяции только на основании изучения родительских форм. Многомерный анализ исходного материала в некоторой степени способен предсказать возникновение положительных трансгрессий. Оценка дивергенции родителей по фенотипическим признакам не всегда отражает соответствующие генетические различия. Различия сортов, выявленные посредством молекулярных маркеров, не тождественны генетическим отличиям агрономических признаков. Существующие методы подбора пар для скрещивания позволяют повысить частоту получения желаемых форм, но не способны надежно указать на конкретные комбинации скрещивания, в которых произойдет улучшение. Ретроспективный анализ селекционного процесса для сравнения различных методов подбора пар осложнен тем, что не изучается забракованный материал. Анализ литературных данных свидетельствует о том, что проблема подбора пар для скрещивания во многом остается нерешенной.

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-79-89

ORIGINAL ARTICLE

S. B. Lepekhov

Altai Research Institute of Agriculture,
35 Nauchny Gorodok, Barnaul-51,
656910, Russia,
e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

Key words:

hybridization, choosing parental pairs for crosses, plant breeding, heterosis, transgression, yield

Received:

31.07.2017

Accepted:

17.11.2017

METHODS OF CHOOSING PARENTAL PAIRS FOR CROSSES IN THE BREEDING OF SELF-POLLINATING CROPS FOR YIELD

A plant breeder has at his disposal two main tools to manage the process of morphogenesis: matching of pairs for crosses and selection. Plant breeding progress is for the most part achieved by a correct choice of parental forms for crosses. The methods of choosing parental pairs have changed in the course of time: in the past century they shifted from the ecogeographical approach to complex mathematical methods based on genetic dissimilarity between parental varieties. Assessment of parents according to their combinability and productivity of early generations is labor-consuming and relies upon small-plot, one-year and often non-replicated experiments with low accuracy. Many scientific papers report that some pure lines can reach the heterotic level of the F_1 hybrids in yield. In this case, however, a promising segregating population is not predicted but searched for among the already accomplished crosses. The aforesaid methods do not solve the problem of obtaining a promising hybrid population solely on the basis of a study of parental forms. Multivariate analysis of source material may to some extent predict positive transgressions. Evaluation of parental divergence by phenotypic traits does not always reflect the corresponding genetic differences. Cultivar differences spotted by molecular markers are not identical with genetic differences in agronomic traits. Contemporary methods of choosing parental pairs make it possible to increase the frequency of obtaining desirable forms, but fail to reliably identify the specific combination where an improvement occurs. Retrospective analysis of the breeding process in order to compare different methods of pair matching is complicated by the fact that the discarded material is not studied. Analysis of publications suggests that the problem of choosing parental pairs for hybridization remains largely unresolved..

Большое число комбинаций скрещиваний, практикуемых в современной селекции, свидетельствует об отсутствии сколько-нибудь точного представления о том, к чему приведет то или иное сочетание родительских форм. Обоснование принципов подбора компонентов скрещиваний до сих пор остается ключевой проблемой селекции зерновых культур (Kogobejnikov, 2000). Детальный обзор современных принципов подбора пар для скрещиваний сделан в работах В. А. Зыкина (Zykin, 1984) и В. В. Сюкова (Syukov, 2014). В данной статье мы ставим своей целью расширенное рассмотрение роли гетерозиса и зерновой продуктивности в F₁ при оценке перспективности комбинаций скрещивания, а также методов оценки несходства родителей.

Наибольшую известность среди селекционеров получил эколого-географический принцип подбора пар для гибридизации, основоположником которого является И. В. Мичурин (Michurin, 1949). Суть его сводится к тому, чтобы объединить в новом сорте признаки и свойства, разобщенные между географически либо экологически удаленными родительскими формами. Принцип подбора пар по эколого-географическому происхождению является следствием закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (Vavilov, 1922). Он основан на том, что изолированно эволюционировавшие в разных эколого-географических нишах формы имеют большую генетическую дивергенцию, следовательно, у экологически удаленных форм может быть наибольшее количество локусов, по которым они различаются, а от скрещивания таких форм в потомстве можно ожидать получение положительных трансгрессий (Vyushkov, 2004). Яровые и озимые сорта рассматриваются как эколого-географически отдаленные формы. Высокий эффект гетерозиса по признакам продуктивности наблюдается при гибридизации сортов разных сортосмен (Maksudov, Engalychev, 1985). Н. И. Вавилов писал: «...Мы постоянно видим, что в образовании лучших сортов участвовали разные географические формы...» (Vavilov, 1966, с. 123).

Важно, чтобы сорта, используемые в любых типах скрещиваний, были наиболее приспособлены к местным почвенно-климатическим условиям (Busch et al., 1974; Moiseenko et al., 2008; Mal'chikov, 2009; Davydova, Kazachenko, 2013). Использование в качестве одной из родительских форм географически отдаленного сорта, плохо адаптированного к местным условиям, ведет к тому, что большая часть потомства имеет низкую продуктивность (Souza, Sorrells, 1991). Непременным условием при включении образца в скрещивание является наличие у него наименьшего числа нежелательных признаков (Lobanov, 1983; Movchan et al., 1988; Satibalov, 2013).

Выведение сортов-шедевров резко изменило характер селекционного процесса. Эти сорта стали широко вовлекать в гибридизацию, что позволило в короткий срок поднять урожайность пшеницы во многих регионах. В эволюционном плане создание сортов-шедевров представляет собой процесс преобразования онтогенетических корреляций развития и основано на нарушении существующего и создании нового варианта интегрированности генома (Fesenko, Martynenko, 1992).

Определение комбинационной способности сортообразцов может предшествовать гибридизации. Сорта и линии, проявившие высокую общую комбинационную способность, могут повторно вовлекаться в скрещивания. Как известно, первоначально идея определения комбинационной способности сортов в селекции возникла применительно к перекрестноопыляющимся растениям, а позже была перенесена на самоопыляющиеся культуры. Комбинационная ценность любой родительской формы выражается средней величиной гетерозиса по всем комбинациям скрещивания и значением этой величины в конкретной комбинации. Первая характеризует общую комбинационную способность (ОКС) данной родительской формы, вторая – специфическую (СКС). Комбинационная способность выявляется обычно в диаллельных скрещиваниях различных модификаций, топ- и поликроссах. Последовавшие многочисленные

опыты позволили заключить, что использование метода оценки комбинационной способности родительских форм в системе диаллельных скрещиваний несущественно для предсказания перспективных комбинаций скрещивания или трансгрессий (Surma, 1996). Подбор родителей для гибридизации с максимальной урожайностью либо выраженностью элементов продуктивности является достаточно надежным основанием для получения гибридов с высокими среднепопуляционными значениями признаков и эффективного отбора на урожайность (Hamblin, Evans, 1976; Konovalov, Vlasenko, 1981; Zagvazdin, 1983; Obukhova et al., 2012) независимо от того, по какому типу этот признак наследуется (доминантному, рецессивному или промежуточному) (Voronkova, 1982).

Расчеты ОКС основываются на варьирующих по годам и географическим точкам количественных признаках. В той же степени изменяются эффекты ОКС и характер наследования признаков (Piskarev et al., 2008; Aniskov, 2010; Yusov et al., 2012). Проявление последних зависит также от условий проведения опытов, набора сортов, схемы скрещивания, площади питания растений, объема выборки, особенностей сортов, взятых за отцовскую или материнскую форму (Cil'ke, 1982). С другой стороны, многолетняя трудоемкая работа по определению ОКС методически не вписывается в принятую схему селекционного процесса, что создает большое техническое неудобство для селекционера (Simakov, 1990). Отбор гибридов на основе констант СКС лишен какого-либо практического смысла из-за слабой корреляции этого параметра со значениями признаков у гибридов (Korobejnikov, 2000).

Поскольку комбинировать множество современных сортов и линий во всех возможных сочетаниях скрещивания не представляется возможным, в качестве альтернативы диаллельным скрещиваниям был предложен метод топкросса, который подразумевает скрещивание анализируемых линий с общим тестером. Jenkins и Brunson (1932) пришли к

выводу, что топкросс позволяет отсеять половину инбредных линий кукурузы перед основной гибридизацией. Тем не менее, у данного способа имеются слабые места. Например, высокоурожайные линии, отобранные по их комбинационной способности с тестером, не всегда демонстрируют удовлетворительные результаты при скрещивании с другими линиями (Bertan et al., 2007).

Еще одним методом, позволяющим делать выводы о перспективности конкретной комбинации скрещивания апостериори, является изучение величины гетерозиса (Shinde, Deshmukh, 1989) и урожайности в F₁ либо в F₂ (Nass, 1979; Kotzamanidis et al., 2008; Gogas, Koutsika-Sotiriou, 2014). Некоторые селекционеры используют значения гетерозиса при отборе перспективных гибридных популяций, поскольку предполагается, что они вероятнее всего дадут трансгрессии (Gouli-Vardinoudi, Koutsika-Sotiriou, 1999). Однако по данному вопросу не существует единого мнения среди исследователей. Отмечается, что величина гетерозиса у гибридов F₁ не всегда позволяет прогнозировать отбор высокопродуктивных растений в расщепляющемся потомстве (Shayakh-metov, Nikonov, 1985; Konovalov, Sidorenko, 1990), как и использование величины урожайности первого поколения для предсказания этого показателя в последующих поколениях (Sikka et al., 1959). Для такой цели подходят гибридные популяции F₂–F₃, результаты оценки урожайности которых целесообразно использовать в качестве критерия для решения вопроса о масштабной селекционной проработке одних гибридных комбинаций и выбраковке либо резкого сокращения объема работ по другим (Korobejnikov, 2005). Однако данный факт свидетельствует о том, что оценка родительских компонентов для гибридизации растягивается на несколько лет, что нежелательно, кроме того, не гарантирует успех, поскольку разрешающая способность бесповторных опытов низка, всегда присутствует взаимодействие генотипа со средой. Ча-

сто урожайность потенциальной гибридной популяции можно предсказать заранее, используя среднюю урожайность родителей (Hamblin, Evans, 1976; Nass, 1979; Kotzamanidis et al., 2008), поэтому важно ее точное определение перед гибридизацией (Hamblin, Evans, 1976).

Оценка перспективности гибридной комбинации по данным ранних поколений варьирует по нескольким причинам. Гетерозис в F_1 – F_2 маскирует различия в аддитивных генетических эффектах продуктивности, которые интересуют селекционера. Практически всегда присутствует взаимодействие генотип – среда. Высокая урожайность не может быть единственной мерой ценности комбинации скрещивания, также важна изменчивость. Даже если тестирование в ранних поколениях предоставляет полезную информацию, то оно не будет использоваться на практике, если не оправдывает дополнительных затрат на ее получение (Knott, 1994).

Несмотря на противоречивость результатов и невысокую ценность эффектов ОКС, СКС, урожайности F_1 и гетерозиса для определения ценности родительских форм в практической селекции самоопыляющихся культур, перечислим некоторые факты, касающиеся первого гибридного поколения. Проведено множество исследований, выясняющих возможность сохранения уровня продуктивности гетерозисного гибрида линиями поздних поколений. У большинства из них обнадеживающие результаты. Smith (1952) продемонстрировал возможность получения селекционной линии *Nicotiana rustica*, которая бы превышала лучшего родителя или F_1 по большинству признаков. Williams (1959) сообщил, что отбор в F_4 позволил получить линии томата, которые по урожайности были близки к F_1 . Желаемые рекомбинанты появлялись с частотой 1 на 1000–1500 растений F_2 . Похожие результаты получены в опытах на ячмене (Wienhues, 1968; Polok et al., 1997), горохе (Sarawat et al., 1994), рисе (Balachandran et al., 1994) и пшенице (Cregan, Busch, 1978; Uddin et al., 1994a; Uddin et al., 1994b;

Suenaga, 1994). В опыте Bong и Swaminathan (1995) 61 дигаплоидная линия риса, полученная из культуры пыльников от трех гибридов, была оценена по урожайности и ее структуре. Результаты показали, что дигаплоидные линии, у которых значения признаков выражены преимущественно аддитивными генетическими эффектами, достигали уровня гетерозисных гибридов. Для признаков, включая урожайность, обусловленных преимущественно доминантными эффектами, значения дигаплоидных линий были существенно ниже, чем у соответствующих гибридов.

Jost и Hayward (1980) заключили, что все гены, от которых зависит гетерозис, не могут быть зафиксированы в последующих чистых линиях. Они сравнили 32 линии F_7 в двух географических точках с родителями и F_1 и обнаружили, что большинство линий существенно уступали F_1 за исключением двух линий, которые в одной точке имели урожайность чуть выше F_1 . Исследователи не исключили возможность потери желаемых трансгрессий в процессе отбора, что и привело к противоречивым результатам при сравнении лучших линий и F_1 .

Приведенные выше примеры свидетельствуют о том, что величина урожайности F_1 является важным показателем ценности комбинации скрещивания в селекции самоопыляющихся культур, поскольку отражает реальную величину, которая может быть достигнута некоторыми чистыми линиями, отобранными из нее. Случаи превосходства чистых линий над гибридом F_1 с отрицательным гетерозисом к лучшему родителю, из которого они были получены, редки (Busch et al., 1971). Следует заметить, что для практической селекции важно превосходство гибрида не над средне-родительской урожайностью и не над лучшим родителем, а над районированным стандартным сортом.

Хотя в области биотехнологии и биоинформатики достигнуты некоторые успехи, на практике селекционеры предпочитают подбирать пары на основе их

фенотипических характеристик. Считается, что путем рекомбинации генетических систем лучших районированных сортов, различающихся по относительной выраженности элементов продуктивности растений, и направленным отбором можно повысить урожайность (Shevtsov, 1979; Cil'ke et al., 1987). В то же время, Ю. Б. Коноваловым и Н. М. Власенко показано, что селекционная ценность гибридных комбинаций у яровой пшеницы не зависит от контрастности элементов продуктивности колоса у родительских форм (Коновалов, Vlasenko, 1981).

В последние годы, в результате широкого обмена селекционным материалом, географическая удаленность утратила первоначальный смысл в подборе пар по эколого-географическому принципу (Vogoevic, 1984), поэтому современные методы определяют не географическую, а генетическую отдаленность родителей с помощью разнообразных генетико-статистических показателей. Cowen и Frey (1987) справедливо отмечают, что прямым генетическим тестом степени расхождения двух родителей является варьирование признаков в F_2 . При таком подходе оценка родительских компонентов для гибридизации растягивается на несколько лет, что нежелательно. Как в случае с комбинационной способностью и продуктивностью ранних поколений, о перспективности родительских форм судят по их потомству, а не наоборот, что отрицает саму идею осознанного подбора пар, возможность селекционера задавать необходимое направление формообразовательного процесса. Удачная комбинация скрещивания не предсказывается заранее, а ищется среди уже осуществленных скрещиваний.

С. П. Мартыновым (Martynov, 1986) был предложен алгоритм, оценивающий две компоненты качества скрещивания: дивергентность родительских форм и выраженность хозяйственно полезных признаков у гибридной популяции в целом. Ограничением двукомпонентного алгоритма является предположение об аддитивном наследовании признака и отсутствии доминирования и эпистаза.

Тем не менее, ретроспективный анализ показал, что реальная эффективность гибридных комбинаций может быть оценена априори по данным анализа родительских форм (Цжина, Martynov, 1986).

Современным инструментом, используемым при оценке генетических расстояний между родителями, является многомерный анализ. Он позволяет объединять несколько переменных, как правило, фенотипических значений признаков, в один анализ (Bertan et al., 2007). Bhatt (1973) сравнил различные методы подбора пар для скрещивания и установил, что метод многомерного анализа подбора пар для гибридизации более эффективен, чем метод подбора пар по эколого-географическому принципу.

Д. Н. Гольшев, П. И. Степочкин, используя радиально-базисную искусственную нейронную сеть для оценки селекционной ценности образцов пшеницы, пришли к выводу, что продуктивность гибридных комбинаций может быть оценена априори по результатам анализа количественных признаков родительских форм (Golyshev, Stepochkin, 2007). Б. Н. Воробьев, А. В. Исачкин использовали для прогнозирования перспективности комбинаций скрещивания несходство главных компонент родителей (Vogobjev, Isachkin, 1997). Главные компоненты представляют собой линейные комбинации значений признаков в соответствии с их вкладом в общую дисперсию, они независимы и образуют убывающий ранжированный ряд, в котором первая компонента описывает самую большую часть дисперсии изучаемых признаков, вторая – большую часть оставшейся дисперсии и т. д. Для анализа достаточно иметь 2–3 компоненты, которые описывают 70–90% изменчивости.

А. В. Смиряев и др. (Smiryaev et al., 1999) оценивали генетическое несходство пары родительских сортов коэффициентами родства, вычисленными по родословным сортов (R) и оценкой евклидова расстояния (E) в пространстве признаков. Чем ниже R или выше E, тем менее сходен, как предполагается, аллельный состав двух родительских сортов, а

их гибрид F_1 имеет более высокую долю гетерозиготных локусов. Помимо евклидова расстояния, несходство родителей может быть определено метрикой Махаланобиса (M). В некоторых случаях евклидово расстояние между родительскими формами, рассчитанное на основе измерения количественных признаков, существенно коррелировало с зерновой продуктивностью в F_1 (Ali et al., 1995) и урожайностью гибридных популяций F_2 (Cox, Murphy, 1990). В других исследованиях не удалось выявить взаимосвязь между фенотипическими отличиями родительских форм и гетерозисом (Krystkowiak et al., 2009). Разнообразные сочетания аллелей в локусах с различной локализацией могут вести к схожему фенотипическому проявлению признаков у сортов. Метрики M и E этого не учитывают: в них близость родительских форм по величинам количественных признаков подразумевает сходство этих форм по аллельному составу (Smiryaev et al., 2013). В то же время, за фасадом фенотипического однообразия на самом деле может скрываться огромное генетическое разнообразие (Mather, Jinks, 1985).

Jinks и Pooni (1976) заключили, что урожайные генотипы в потомстве появляются в том случае, когда оба родителя схожи по урожайности, но отличаются по генетическому происхождению. Это предсказание верно при отсутствии взаимодействия генотип – среда, эпистаза и сцепления генов, ответственных за изучаемые признаки. Самые лучшие гибриды F_1 – F_3 появляются при скрещивании высокоурожайных родителей с наибольшими генетическими различиями (Singh, Singh, 1971).

Мазер и Джинкс (Mather, Jinks, 1985) предположили, что скрещивание с равномерным распределением «+» аллелей между родителями, контролирующими развитие какого-либо признака, приводит к высокой частоте трансгрессий, в то время как в скрещивании, в котором «+» аллели находятся у одного из родителей, частота трансгрессий практически равна нулю. Поэтому в случае выбора родителей, вовлекаемых в скрещивания для получения

трансгрессий, внимание должно быть уделено распределению аллелей между родителями (Chahota et al., 2007).

Л. В. Пашина (Pashina, 1995) предположила, что мерой генетических различий родительских пар может служить характер изменчивости признака по годам. Разный характер изменчивости признака у родителей, отражающий их генетические системы, способствует получению определенной доли высокоэффективных гибридов. Близкую по смыслу идею высказал В. Ф. Акулиничев. Если сорта различаются по аллелям, которые взаимодействуют с экологическими факторами и оказывают влияние на урожайность, то они должны неодинаково реагировать на определенные условия среды. И, очевидно, экологическая корреляция урожайности таких сортов, рассчитанная для большого числа экологических точек, должна стремиться к минус единице. При подборе пар для скрещивания на основе предлагаемого принципа минимальной экологической корреляции, то есть на основе максимального несходства адаптивных свойств, селекционер вправе ожидать в расщепляющейся популяции увеличения изменчивости по признакам адаптивности (Akulinichev, 1995). Данное предложение, несомненно, содержит в себе рациональное зерно, однако два адаптированных к конкретным условиям сорта вряд ли будут обладать альтернативными реакциями на часто встречающиеся в этих условиях лимитирующие факторы среды. По сути, подбор пар на основе максимального несходства адаптивных свойств будет выявлять различные экотипы.

В последние десятилетия генетическое несходство родителей стало возможно определять с помощью показателей, основанных на сравнении генетических маркеров RFLP, AFLP, SSR и т. п. Зачастую исследования об эффективности их использования в селекции содержат противоречивые результаты, или свидетельствуют о слабой и несущественной корреляции генетического расстояния между родителями и гетерозисом, продуктивностью потомств, частотой трансгрессий (Martin et al., 1995; Barbosa-Neto et al., 1996; Bohn

et al., 1999; Kuczyn'ska et al., 2007). В связи с этим, Kotzamanidis et al. (2008), А. В. Смиряев и др. (Smiryaev et al., 2013) отмечают, что даже если имеется информация о большем несходстве нуклеотидных цепочек экспрессирующихся генов, нет гарантии, что большее генетическое расстояние родителей вызовет дополнительную изменчивость конкретных признаков в популяции потомства. Это несходство у двух пар родителей может касаться разных участков одних или разных генов. Следует учесть, что часто при косвенной оценке дивергенции учитываются различия родительских форм лишь по некоторым «удобным для изучения» нуклеотидным последовательностям, составляющим незначительную часть генома. Таким образом, генетическая изменчивость, оцененная посредством молекулярных маркеров, часто не отражает генетической изменчивости агрономических признаков.

Итак, анализ литературных данных свидетельствует о том, что проблема подбора пар для скрещивания во многом остается нерешенной. Хотя В. А. Драгавцев (Dragavtsev, 2009) пишет, что теория подбора пар, в основном, создана, и для надежного получения трансгрессий достаточно скрещивать не 1000 сортов, а лишь 5–6 родителей, прошедших строгий эколого-генетический подбор, но в то же время не подкрепляет это заявление эмпирическими данными. Со времен В. И. Мичурина не возникло нового метода, который бы получил такое же широкое распространение, как подбор пар на основе эколого-географического принципа.

Некоторые из методов, описанных выше, позволяют повысить частоту получения желаемых форм, но не способны надежно указать конкретные комбинации скрещивания, в которых произойдет улучшение. В обзоре Rieseberg et al. (1999) сообщается, что только в 3-х из 13 исследований не удалось обнаружить трансгрессий у растений хотя бы по одному признаку. Таким образом, трансгрессия – это правило, а не исключение. Однако трансгрессия имеет вероятностную природу и обнаруживается среди значительного по объему числа растений, который не всегда

возможно качественно проработать при традиционной селекции. Высокоурожайные растения могут быть попросту утрачены из-за браковки в ранних поколениях (Atkins, Murphy, 1949). Даже если кандидаты для скрещивания прошли через надежную процедуру многолетнего изучения, то данные по гетерозису или продуктивности ранних поколений по-прежнему зависят от конкретных погодных условий. Более того, сама надежность сравнения различных методов подбора пар в изменчивых условиях низка и поэтому требует организации повторности по годам, либо экологическим точкам. Вероятно, поэтому в некоторых исследованиях не удается обнаружить достоверной взаимосвязи между характеристиками количественных признаков родителей и гибридных популяций (Nguen et al., 2010). Методы подробного изучения гибридного потомства требуют значительных затрат времени и труда и, порой, плохо вписываются в селекционный процесс, который при ретроспективном анализе заведомо содержит в себе ошибку выжившего, поскольку не учитывается селекционный материал, забракованный в поле после визуальной оценки. Может быть дан следующий ответ о соотношении между количеством комбинаций скрещивания и качеством работы с ними: если вероятность потери положительных трансгрессивных форм не опережает рост числа комбинаций скрещивания при снижении качества проработки каждой комбинации, то увеличение количества ежегодных комбинаций скрещиваний возможно.

Молекулярные маркеры зачастую не отражают генетической изменчивости агрономических признаков, поскольку важна изменчивость конкретных генов, которые затрагивает искусственный отбор. Большие надежды в данном случае можно возлагать на геномную селекцию, которая не требует знаний о генах, влияющих на признаки. С помощью ДНК-маркеров можно отбирать устойчивые генные сети, сохраняющиеся в поколениях (Khlestkina, 2013).

В заключении считаем нужным привести мнение о селекционной ценности

комбинации скрещивания. Главный показатель селекционной ценности – это наличие у отбираемых растений признаков улучшения. В этом должна заключаться принципиальная основа критерия селекционной ценности. Критерием ее не может служить частота встречаемости выдающихся форм, так как имеет значение не только число этих ценных растений, но и степень выраженности у них селективируемых признаков. Критерием селекционной ценности не может

быть факт обязательного выведения с участием определенной формы районированного сорта, так как, во-первых, появление его (пример особенно удачного отбора) зависит от методики, объема, условий работы и личности исследователя; а во-вторых, селекционная ценность нерайонированного сорта может реализоваться ступенчато в процессе улучшения вновь создаваемого материала (Simakov, 1990).

References/Литература

- Akulinichev V. F.* About parental pairs for crossing (O podbore par dlya skreshchivaniya) // Selekcija i semenovodstvo. 1995, no. 3, pp. 14–18 [in Russian] (*Акулиничев В. Ф.* О подборе пар для скрещивания // Селекция и семеноводство. 1995. №3. С. 14–18).
- Aniskov N. I.* Selective and genetic aspects in barley feature inheritance in the western Siberia conditions // Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2010, no. 6, pp. 51–55 [in Russian] (*Анисков Н. И.* Селекционно-генетические аспекты в наследовании признаков ячменя в условиях Западной Сибири // Вестник КрасГАУ. 2010. №6. С. 51–55).
- Borojevic S.* Principles and methods of plant breeding (Principy i metody selekcii rastenij), Moscow: Kolos, 1984, 343 p. [in Russian] (*Бороевич С.* Принципы и методы селекции растений. Москва: Колос, 1984. 343 с).
- Vavilov N. I.* The law of homologous series in variation // Journal of genetics, 1922, vol. 12, iss. 1, pp. 47–89. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02983073>
- Vavilov N. I.* Selected papers. Genetics and breeding (Izbrannye sochineniya. Genetika i selekcija). Moscow, 1966, 559 p. [in Russian] (*Вавилов Н. И.* Избранные сочинения. Генетика и селекция. Москва: Колос. 1966. 559 с).
- Vorobjev B. N., Isachkin A. V.* Selection of parents for bullace plum based on the main component // Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy, 1997, no. 3, pp. 68–73 [in Russian] (*Воробьев Б. Н., Исачкин А. В.* Подбор родительских пар сливы домашней на основе анализа главных компонент // Известия ТСХА. 1997. Вып. 3. С. 68–73).
- Voronkova N. Ye.* Some approaches to breeding value rating of wheat varieties and hybrids // Sel'skohozyajstvennaya biologiya, 1982, vol. 17, no. 4, pp. 458–462 [in Russian] (*Воронкова Н. Е.* Некоторые подходы к оценке селекционной ценности сортов и гибридов пшеницы // Сельскохозяйственная биология, 1982. Т. XVII. № 4. С. 458–462).
- V'yushkov A. A.* Breeding of spring wheat in Middle Povolzh'e (Selekcija yarovoj pshenicy v Srednem Povolzh'e). 2004, Samara, 224 p. [in Russian] (*Вьюшков А. А.* Селекция яровой пшеницы в Среднем Поволжье. – Самара, 2004. 224 с.).
- Golyshev D. N., Stepanchik P. I.* Prediction of wheat breeding value through artificial neural network (Prognoz selekcionnoj cennosti pshenicy s pomoshch'yu iskusstvennoj nejronnoj seti) // Dostizheniya nauki i tekhniki APK – Advances in science and technology agriculture, 2007, no. 2, pp. 52–53 [in Russian] (*Гольшев Д. Н., Степанчик П. И.* Прогноз селекционной ценности пшеницы с помощью искусственной нейронной сети // Достижения науки и техники АПК. 2007. № 2. С. 52–53).
- Davydova N. V., Kazachenko A. O.* Features of starting material selection for spring soft wheat selective breeding in the central Nechernozemie (nonblack soil zone) // Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2013, no. 5 (103), pp. 5–9 [in Russian] (*Давыдова Н. В., Казаченко А. О.* Особенности подбора исходного материала для селекции яровой мягкой пшеницы в условиях центрального Нечерноземья // Вестник АГАУ. 2013. № 5 (103). С. 5–9).
- Dragavtsev V. A.* Problems of overcoming gaps between genes and characteristics in present

- selection // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2009, iss. 2, pp. 110–122 [in Russian] (*Драгавцев В. А.* Проблемы преодоления разрывов между генами и признаками в современной селекции // *Известия ТСХА*. 2009. № 2. С. 110–122).
- Zagvazdin G. N.* Identify of variety combining ability in different conditions (Vyuvlenie kombinacionnoj sposobnosti sortov v raznyh usloviyah vyrashchivaniya) // *Selekcija i semenovodstvo*. 1983, no. 3, pp. 18–20 [in Russian] (*Загваздин Г. Н.* Выявление комбинационной способности сортов в разных условиях выращивания // *Селекция и семеноводство*. 1983. № 3. С. 18–20).
- Zykin V. A.* System analysis of problem in parental choice for hybridization (Sistemnyj analiz problemy podbora par dlya gibrizacii) // *Selekcija i semenovodstvo sel'skohozyajstvennyh kul'tur v Zapadnoj Sibiri - Breeding and seed production of crops in Western Siberia*, 1984. VASKHNIL, Sibirskoe otdelenie. Novosibirsk, pp. 3–12 [in Russian] (*Зыкин В. А.* Системный анализ проблемы подбора пар для гибридизации // *Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Западной Сибири*. ВАСХНИЛ Сибирское отделение. Новосибирск, 1984. С. 3–12).
- Цылина Л. Г., Мартынов С. П.* Retrospective verification of two-component algorithm of planning crosses in spring wheat // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*, 1986, no. 6, pp. 97–100 [in Russian] (*Ильина Л. Г., Мартынов С. П.* Ретроспективная проверка двукомпонентного алгоритма планирования скрещиваний на яровой пшенице // *Сельскохозяйственная биология*. 1986. № 6. С. 97–100).
- Konovalov Yu. B., Vlasenko N. M.* On matching pairs for crossing in soft spring wheat while performing selection for productivity // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 1981, no. 1, pp. 40–46 [in Russian] (*Коновалов Ю. Б., Власенко Н. М.* О подборе пар для скрещивания у мягкой яровой пшеницы при селекции на продуктивность // *Известия ТСХА*. 1981. № 1. С. 40–46).
- Konovalov Yu. B., Sidorenko V. S.* Heterosis and efficiency of filling the grain in spring barley hybrids // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*, 1990, no. 1, pp. 51–56 [in Russian] (*Коновалов Ю. Б., Сидоренко В. С.* Гетерозис и эффективность налива зерна у гибридов ярового ячменя // *Известия ТСХА*. 1990. Вып. 1. С. 51–56).
- Korobejnikov N. I.* Spring soft wheat breeding for yield in Altai krai conditions: methodical decisions and new variety (Selekcija yarovoj myagkoj pshenicy na urozhajnost' v usloviyah Altajskogo kraja: metodicheskie resheniya i novye sorta) // *Sovremennye problemy sel'skogo hozyajstva i puti ih resheniya - Modern problems of agriculture and ways of their solution*. 2000, RASKHN, Sibirskoe otdelenie, Barnaul, pp. 102–116 [in Russian] (*Коробейников Н. И.* Селекция яровой мягкой пшеницы на урожайность в условиях Алтайского края: методические решения и новые сорта // *Современные проблемы сельского хозяйства и пути их решения*. 2000. РАСХН. Сибирское отделение. Барнаул. С. 102–116).
- Korobejnikov N. I.* Efficiency of prediction of spring soft wheat intraspecific hybrids breeding value based on analysis of early generations (Effektivnost' prognoza selekcionnoj cennosti vnutrividovyh gibridov yarovoj myagkoj pshenicy po rezul'tatam analiza rannih pokolenij). Barnaul, 2005, 36 p. [in Russian] (*Коробейников Н. И.* Эффективность прогноза селекционной ценности внутривидовых гибридов яровой мягкой пшеницы по результатам анализа ранних поколений. Барнаул, 2005. 36 с.).
- Lobanov N. A.* Directions and methods of selection (Napravleniya i metody selekcii) // *Selekcija i semenovodstvo*. 1983, no. 8, pp. 20–21 [in Russian] (*Лобанов Н. А.* Направления и методы селекции // *Селекция и семеноводство*. 1983. № 8. С. 20–21).
- Mather K., Jinks J. L.* Biometricheskaya genetika. 1985, Moscow [in Russian] (*Мазер К., Джинкс Дж.* Биометрическая генетика. М., 1985. 463 с.).
- Maksudov Z. Yu., Engalychev O. Kh.* Combining ability for productivity and early maturing and heritability of these features in ecologically remote hybrids of cotton varieties // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*, 1985, no. 4, pp. 22–27 [in Russian] (*Максудов З. Ю., Енгальчев О. Х.* Комбинационная способность по продуктивности и скороспелости и наследуемость этих признаков у гибридов экологически отдаленных сортов хлопчатника // *Сельскохозяйственная биология*. 1985. № 4. С. 22–27).
- Mal'chikov P. N.* Selection of parental genotypes for hybridization in breeding summer wheat durum // *Dostizheniya nauki i tehniki APK - Advances in science and technology agriculture*. 2009, no. 10, pp. 62–64

- [in Russian] (*Мальчиков П. Н.* Подбор родительских генотипов для гибридизации в селекции яровой твердой пшеницы // *Достижения науки и техники АПК.* 2009. №10. С. 62–64).
- Martynov S. P.* Two-component algorithm for planning simple and complex crosses // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*, 1986, no. 2, pp. 110–114 [in Russian] (*Мартынов С. П.* Двухкомпонентный алгоритм планирования простых и сложных скрещиваний в селекции самоопыляющихся культур // *Сельскохозяйственная биология.* 1986. № 2. С. 110–114).
- Michurin I. V.* Results of sixty years works (Itogi shestidesyatiletnih rabot). 1949, 5-th ed., Moscow, 671 p. [in Russian] (*Мичурин И. В.* Итоги шестидесятилетних работ. 5-е изд. М., 1949. 671 с.).
- Movchan V. K., Krivobochek V. G., Shek G. O., Malyutina O. M., Rud' O. I.* Direction, methods and results of selection for stability of yield (Napравlenie, metody i rezul'taty selekcii na stabil'nost' urozhajnosti) // *Sorta i teoreticheskie issledovaniya po selekcii v Severnom Kazahstane – Varieties and theoretical research for breeding in North Kazakhstan.* Celinograd, 1988. 103 p. [in Russian] (*Мовчан В. К., Кривобочек В. Г., Шек Г. О., Малютина О. М., Рудь О. И.* Направление, методы и результаты селекции на стабильность урожайности // *Сорта и теоретические исследования по селекции в Северном Казахстане.* Целиноград, 1988. 103 с.).
- Moiseenko L. M., Klykov A. G., Timoshinov R. V.* Selection work with crops in Primorsk krai (Selekcionnaya rabota s zernovymi kul'turami v Primorskom krae) // *Dostizheniya nauki i tekhniki APK – Advances in science and technology agriculture* 2008, no. 6, pp. 13–15 [in Russian] (*Моисеенко Л. М., Клыков А. Г., Тимошинов Р. В.* Селекционная работа с зерновыми культурами в Приморском крае // *Достижения науки и техники АПК.* 2008. № 6. С. 13–15).
- Nguyen T T., Smiryayev A. V., Bazhenova S. S.* Evaluation of effectiveness in methods of parental pairs choice for example in spring soft wheat (Oценка ehffektivnosti metodov podbora roditel'skih par na primere myagkoj yarovoj pshenicy) // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy.* 2010, iss. 6, pp. 67–74. [in Russian] (*Нгуен Т Т., Смирязев А. В., Баженова С. С.* Оценка эффективности методов подбора родительских пар на примере мягкой яровой пшеницы // *Известия ТАСХА.* 2010. Вып. 6. С. 67–74).
- Obukhova A. V., Omelyanyuk L. V., Popolzhkina N.A.* Combinational ability of field pea in diallel crossing system in terms of seed yield components // *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2012, no. 12 (98), pp. 14–17 [in Russian] (*Обухова А. В., Омелянюк Л. В., Поползухина Н. А.* Комбинационная способность гороха посевного в системе диаллельных скрещиваний по элементам семенной продуктивности // *Вестник АГАУ.* 2012. № 12 (98). С. 14–17).
- Pashina L. V.* The use of graphical analysis in selection of flax fiber (Ispol'zovanie graficheskogo analiza v selekcii l'na-dolgunca). *Selekcija i semenovodstvo.* 1995, no. 3, pp. 14–18 [in Russian] (*Пашина Л. В.* Использование графического анализа в селекции льна-долгунца // *Селекция и семеноводство.* 1995. № 3. С. 14–18).
- Piskarev V. V., Cil'ke R. A., Timofeev A. A., Moskalenko V. M.* Inheritance of grain weight per spike in different eco-climatic conditions (Nasledovanie massy zerna kolosa v razlichnyh ehkologo-klimaticheskikh usloviyah) // *Dostizheniya nauki i tekhniki APK – Advances in science and technology agriculture.* 2008, no. 1, pp. 26–27 [in Russian] (*Пискарев В. В., Цильке Р. А., Тимофеев А. А., Москаленко В. М.* Наследование массы зерна колоса в различных эколого-климатических условиях // *Достижения науки и техники АПК.* 2008. № 1. С. 26–27).
- Satibalov A. V.* Breeding of pear with taking into consideration the agrobiological requirements of modern horticulture // *Plodovodstvo i vinogradarstvo YUga Rossii – Fruit growing and viticulture of South Russia.* 2013, no. 21 (3), pp. 15–30 [in Russian] (*Сатибалов А. В.* Селекция груши с учетом агробиологических требований современного садоводства // *Плодоводство и виноградарство Юга России.* 2013. № 21 (3). С. 15–30).
- Simakov G. A.* About breeding value (O selekcionnoj cennosti) // *Selekcija i semenovodstvo*, 1990, no. 3, pp. 8–11 [in Russian] (*Симаков Г. А.* О селекционной ценности // *Селекция и семеноводство.* 1990. № 3. С. 8–11).
- Smiryayev A. V., Martynov S. P., Tolstova O. V.* Predict of heterosis and comparison of heterozygosity in self-pollinating hybrids F₁

- based on Euclidean distance // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*, 1999, iss. 3, pp. 51–57 [in Russian] (Смиряев А. В., Мартынов С. П., Толстова О. В. Прогноз гетерозиса и сравнение гетерозиготности гибридов F₁ самоопылителей с помощью евклидова расстояния // *Известия ТСХА*. 1999. Вып. 3. С. 51–57).
- Smiryayev A. V., Divashuk M. G., Khupatsaryay T. I., Bazhenova S. S., Nguen T. T. Effectiveness forecast of offspring selection in populations based on different indirect estimates of parents genetic divergence on the example of soft spring wheat // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2013, iss. 1, pp. 57–70 [in Russian] (Смиряев А. В., Дивашук М. Г., Хупацария Т. И., Баженова С. С., Нгуен Т. Т. Прогноз эффективности отбора в популяциях потомства по косвенным оценкам генетической дивергенции родителей на примере мягкой яровой пшеницы // *Известия ТСХА*. 2013. Вып. 1. С. 57–70).
- Syukov V. V. Methods of choice in parental pairs for hibridization (Metody podbora roditel'skikh par dlya gibridizacii u samoopylyayushchihysya rastenij) // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN – Izvestiya of the Samara Scientific Center of RAS*. Samara, 2014, 81 p. [in Russian] (Сюков В. В. Методы подбора родительских пар для гибридизации у самоопыляющихся растений // *Известия Самарского научного центра РАН*. Самара, 2014. 81 с.).
- Fesenko N V., Martynenko G. Ye. Evolutional aspects of buckwheat and wheat breeding // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*, 1992, no. 3, pp. 3–12. [in Russian] (Фесенко Н. В., Мартыненко Г. Е. Эволюционные аспекты селекции растений // *Сельскохозяйственная биология*. 1992. № 3. С. 3–12).
- Khlestkina E. K. Molecular markers in genetic studies and breeding. Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii // *Vavilov journal of genetics and breeding*. 2013, vol. 17, no. 4–2, pp. 1044–1054 [in Russian] (Хлесткина Е. К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013. Т. 17. № 4–2. С. 1044–1054).
- Cil'ke R. A. Genetics of productiveness in spring soft wheat and problems of breeding in Western Siberia (Genetika produktivnosti myagkoj yarovoj pshenicy i zadachi selekcii v Zapadnoj Sibiri) // *Tezisy dokladov IV s'ezda VOGIS – Theses of IV-th congress VOGIS*. 1982, Kishinev, SHTiinca, Chapter. 3. pp. 247–248 [in Russian] (Цильке Р. А. Генетика продуктивности мягкой яровой пшеницы и задачи селекции в Западной Сибири // *Тезисы докладов IV съезда ВОГИС*. Ч. 3. Кишинев: ШТИинца, 1982. С. 247–248).
- Cil'ke R. A., Kovtun V. I., Timofeev A. A. Efficiency of recombinant breeding in spring soft wheat for grain yield (Ehffektivnost' rekombinacionnoj selekcii myagkoj yarovoj pshenicy po urozhajnosti zerna). Principy i metody selekcii intensivnyh sortov sel'skohozyajstvennyh rastenij – Principles and methods of breeding in intensive crop varieties. 1987, VASKHNIL, Sibiskoe otdelenie, Novosibirsk, 188 p. [in Russian] (Цильке Р. А., Ковтун В. И., Тимофеев А. А. Эффективность рекомбинационной селекции мягкой яровой пшеницы по урожайности зерна // *Принципы и методы селекции интенсивных сортов сельскохозяйственных растений*. 1987. ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. Новосибирск. 188 с.).
- Shayahmetov I. F., Nikonov V. I. On transgression of productivity parameters in spring hard wheat // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*, 1985, no. 6, pp. 50–53 [in Russian] (Шаяхметов И. Ф., Никонов В. И. О трансгрессии признаков продуктивности у гибридов яровой твердой пшеницы // *Сельскохозяйственная биология*. 1985. № 6. С. 50–53).
- Shevtsov V. M. Positive transgression in barley breeding // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*, 1979, vol. 14, no 1, pp. 15–21 [in Russian] (Шевцов В. М. Получение положительных трансгрессий в селекции ячменя // *Сельскохозяйственная биология*. 1979. Т. XIV. № 1. С. 15–21).
- Yusov V. S., Evdokimov M. G., Tatina B. M. Variability of combining ability in durum wheat depending on growth conditions // *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii – Vavilov journal of genetics and breeding*. 2012, vol. 16, no. 2, pp. 451–454 [in Russian] (Юсов В. С., Евдокимов М. Г., Татина Б. М. Изменчивость комбинационной способности твердой пшеницы в зависимости от условий выращивания // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16. № 2. С. 451–454).
- Ali M., Copeland L. O., Elias S. G., Kelly J. D. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits

- in winter canola (*Brassica napus* L.) // Theoretical and applied genetics. 1995, vol. 91, iss. 1, pp. 118–121. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00220867>.
- Atkins R. E., Murphy H. C. Evaluation of yield potentialities of oat crosses from bulk hybrid tests // Agronomis journal. 1949, vol. 41, iss. 1, pp. 41–45.
- Ba Bong B., Swaminathan M. S. Magnitude of hybrid vigor retained in double haploid lines of some heterotic rice hybrids // Theoretical and applied genetics. 1995, vol. 90, iss. 2, pp. 253–257. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00222210>.
- Balachandran S. M., Hoan N. T., Garg A. K., Sarma N. P., Siddiq E. A. Anther and somatic cell culture studies in rice // 7th Meeting Int, Program Rice Biotechnology. 1994. The Rockefeller Foundation, Bali, 278 p.
- Barbosa-Neto J. F., Sorrells M. E., Cisar G. Prediction of heterosis in wheat using coefficient of parentage and RFLP-based estimates of genetic relationship // Genome, 1996, vol. 39, iss. 6, pp. 1142–1149. DOI: <https://doi.org/10.1139/g96-144>
- Bertan I., de Carvalho F. I. F., de Oliveira A. C. Parental selection strategies in plant breeding programs // Journal of crop science and biotechnology, 2007, vol. 10, iss. 4, pp. 211–222.
- Bhatt G. M. Comparison of various methods of selecting parents for hybridization in common bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Australian Journal of Agricultural Research, 1973, vol. 24, iss. 4, pp. 457–464. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9730457>
- Bohn M., Utz H. F., Melchinger A. E. Genetic similarities among winter wheat cultivars determined on the basis of RFLPs, AFLPs, and SSRs and their use for predicting progeny variance // Crop Science, 1999, vol. 39, no. 1, pp. 228–237. DOI: 10.2135/cropsci1999.0011183X003900010035x.
- Busch R. H., Lucken K. A., Frohberg R. C. F₁ hybrids versus random F₅ line performance and estimates of genetic effects in spring wheat // Crop science. 1971, vol. 11, no. 3, pp. 357–361. DOI: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100030014x.
- Busch R. H., Janke J. C., Frohberg R. C. Evaluation of crosses among high and low yielding parents of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) and bulk prediction of line performance // Crop Science, 1974, vol. 14., no. 1, pp. 47–50. DOI: 10.2135/cropsci1974.0011183X001400010014x.
- Chahota R. K., Kishore N., Dhiman K. C., Sharma T. R., Sharma S. K. Predicting transgressive segregants in early generation using single seed descent method-derived micro-macrosperma genepool of lentil (*Lens culinaris* Medikus) // Euphytica, 2007, vol. 156, iss. 3, pp. 305–310. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9359-9>.
- Cowen N. M., Frey K. J. Relationships between three measures of genetic distance and breeding behavior in oats (*Avena sativa* L.) // Genome, 1987, vol. 29, no. 1, pp. 97–106. DOI: <https://doi.org/10.1139/g87-017>.
- Cox T. S., Murphy J. P. The effect of parental divergence on F₂ heterosis in winter wheat crosses // Theoretical and applied genetics, 1990, vol. 79, iss. 2, pp. 241–250. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00225958>.
- Cregan P. B., Busch R. H. Heterosis, inbreeding and line performance in crosses of adapted spring wheats // Crop Science, 1978, vol. 18, no. 2, pp. 247–51. DOI: 10.2135/cropsci1978.0011183X001800020013x.
- Gogas C. A., Koutsika-Sotiriou M. Yield ability and yield stability, the effective tools through selection procedure of classified wheat (*Triticum aestivum*) crosses // Journal of agricultural science, 2014, vol. 6, no. 2, pp. 90–102. DOI: <http://dx.doi.org/10.5539/jas.v6n2p90>.
- Gouli-Vardinoudi E., Koutsika-Sotiriou M. Early generation testing for isolating promising crosses in bread wheat // Rachis, 1999, vol. 18, iss. 2, pp. 25–30.
- Jenkins M. T., Brunson A. M. Methods of testing inbred lines of maize in crossbred combinations // Journal of the American society of agronomy, 1932, vol. 24, iss. 7, pp. 523–530. DOI: 10.2134/agronj1932.00021962002400070004x.
- Jinks J. L., Pooni H. S. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent // Heredity, 1976, vol. 36, pp. 253–266. DOI: 10.1038/hdy.1976.30.
- Jost M., Hayward C. F. F₁ hybrid versus 32 selected F₇ lines performance of common winter wheat (*Triticum aestivum* ssp. *vulgare*) // Theoretical and applied genetics, 1980, vol. 58, iss. 2, pp. 177–180. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00279711>
- Hamblin J., Evans A. M. The estimation of cross yield using early generation and parental yields in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.) // Euphytica, 1976, vol. 25, iss. 1, pp. 515–520. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00041586>
- Knott D. R. The use of bulk F₂ and F₃ yield tests to predict the performance of durum wheat

- crosses // Canadian journal of plant science, 1994, vol. 74, № 2, pp. 241–245. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps94-04>.
- Kotzamanidis S. T., Lithourgidis A. S., Mavromatis A. G., Chasioti D. I., Roupakias D. G.* Prediction criteria of promising F₃ populations in durum wheat: A comparative study // Field crops research, 2008, vol. 107, iss. 3, pp. 257–264. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.02.012>.
- Krystkowiak K., Adamski T., Surma M., Kaczmarek Z.* Relationship between phenotypic and genetic diversity of parental genotypes and the specific combining ability and heterosis effects in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica, 2009, vol. 165, iss. 3, pp. 419–434. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9761-y>.
- Kuczyn'ska A., Surma M., Kaczmarek Z., Adamski T.* Relationship between phenotypic and genetic diversity of parental genotypes and the frequency of transgression effects in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Plant Breeding, 2007, vol. 126, iss. 4, pp. 361–368. DOI: [10.1111/j.1439-0523.2007.01367.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01367.x).
- Martin J. M., Talbert L. E., Lanning S. P., Blake N. K.* Hybrid performance in wheat as related to parental diversity // Crop Science, 1995, vol. 35, no. 1, pp. 104–108.
- Nass H. G.* Selecting superior spring wheat crosses in early generations // Euphytica, 1979, vol. 28, iss. 1, pp. 161–167. DOI: [10.2135/crop-sci1995.0011183X003500010019x](https://doi.org/10.2135/crop-sci1995.0011183X003500010019x).
- Polok K., Szarejko I., Maluszynski M.* Barley mutant heterosis and fixation of F₁-performance in doubled haploid lines // Plant breeding, 1997, vol. 116, iss. 2, pp. 133–140. DOI: [10.1111/j.1439-0523.1997.tb02167.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1997.tb02167.x).
- Rieseberg L. H., Archer M. A., Wayne R. K.* Transgressive segregation, adaptation and speciation // Heredity, 1999, vol. 83, iss. 4, pp. 363–372. DOI: [10.1046/j.1365-2540.1999.00617.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00617.x).
- Sarawat P., Stoddard F. L., Marshall D. R., Ali S. M.* Heterosis for yield and related characters in pea // Euphytica, 1994, vol. 80, iss. 1, pp. 39–48. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00039296>.
- Shinde N. V., Deshmukh R. B.* Heterosis in urdbean // Indian journal of pulses research, 1989, no. 21, pp. 19–24.
- Sikka S. M., Jain K. B. L., Parmar K. S.* Evaluation of the potentialities of wheat crosses based on mean parental and early generation values // Indian journal of genetics and plant breeding, 1959, vol. 19, iss. 2, pp. 150–170.
- Singh K. B., Singh J. K.* Potentialities of heterosis breeding in wheat // Euphytica, 1971, vol. 20, iss. 4, pp. 586–590. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00034214>.
- Smith H. H.* Fixing transgressive vigour in *Nicotiana rustica* // In: Heterosis (Ed. J. W. Gowen.). Iowa State College: Ames, Iowa, USA, 1952, pp. 161–174.
- Souza E., Sorrells M. E.* Prediction of progeny variation in oat from parental genetic relationships // Theoretical and applied genetics, 1991, vol. 82, iss. 2, pp. 233–241. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00226219>.
- Suenaga K.* Doubled haploid system using the intergeneric crosses between wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*) // Bull. Natl. Inst. Agrobiol. Res., 1994, vol. 9, pp. 83–139.
- Surma M.* Biometryczno-genetyczna analiza cech ilooeciowych mieszcancow i linii podwojonych haploidow jeczmiienia jarego. Rozprawy i Monografie, Institute of Plant Genetics PAS, Poznan, 1996, vol. 3, 110 p.
- Uddin M. N., Ellison F. W., O'Brien H., Latter B. D. H.* The performance of pure lines derived from heterotic bread wheat hybrids // Australian journal of agricultural research, 1994, vol. 45, iss. 3, pp. 591–600. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9940591>.
- Uddin M. N., Ellison F. W., O'Brien H., Latter B. D.* Relationships among attributes of pure lines of bread wheat derived from heterotic F₁ hybrids // Australian journal of agricultural research, 1994, vol. 45, iss. 3, pp. 601–611. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9940601>.
- Wienhues F.* Long-term yield analyses of heterosis in wheat and barley: variability of heterosis, fixation of heterosis // Euphytica, 1968, vol. 17 (suppl. I), pp. 49–62.
- Williams W.* The isolation of pure lines from F₁ hybrids of tomato and the problem of heterosis in inbreeding crop species // Journal of agricultural science, 1959, vol. 53, iss. 3, pp. 34–53. DOI: <https://doi.org/10.1017/S00218596002075X>.