

УДК 633.1

С. Б. Лепехов

Федеральный Алтайский научный центр
агробиотехнологий, 656910, Россия,
Барнаул-51, Научный городок, 35,
e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

Ключевые слова:

косвенный отбор, раннее
тестирование урожайности,
гибридная популяция,
селекционный критерий, масса
1000 зерен, коэффициент
хозяйственного использования
фотосинтеза, взаимодействие
генотип-среда, наследуемость,
изменчивость, конкуренция
растений, корреляция

Поступление:

19.06.2018

Принято:

10.12.2018

**ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА В РАННИХ
ПОКОЛЕНИЯХ ГИБРИДОВ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ПО
УРОЖАЙНОСТИ И ПРИЗНАКАМ ПРОДУКТИВНОСТИ
(обзор)**

Несмотря на успехи молекулярной генетики, подавляющее большинство российских селекционеров продолжает вести отбор растений по фенотипу. Самый распространенный способ выявления признаков для отбора заключается в расчете коэффициентов корреляции их с урожайностью. Однако мировая наука накопила обширный опыт по прямому отбору в ранних поколениях гибридных популяций по различным признакам с целью повышения урожайности. В связи с этим, цель работы заключалась в информировании российского научного сообщества о результатах таких экспериментов и их анализе для выявления наиболее эффективных селекционных критериев. Анализу подверглись 67 научных работ по отбору в ранних поколениях. В 33 работах сообщается о положительных результатах. Наибольшее соотношение положительных результатов исследований к отрицательным относится к массе 1000 зерен и биомассе, наименьшее – к $K_{хоз}$ и урожайности (продуктивности). Учитывая высокую наследуемость и простоту измерения массы 1000 зерен, этот признак может быть рекомендован к использованию в практической селекции. Данный результат вступает в противоречие с некоторыми сообщениями об эволюции признаков продуктивности в практической селекции. Выделено 5 причин, снижающих эффективность отбора в ранних поколениях: взаимодействие генотип-среда, гетерозиготность, низкая наследуемость количественных признаков, межгенотипическая конкуренция, полигенная природа признаков продуктивности. Главный вывод исследования состоит в том, что перспективные растения часто возникают в ходе селекционного процесса, но из-за несовершенства методов отбора многие из них не могут быть идентифицированы. Нерешенной фундаментальной проблемой остается прогноз гибридной популяции, отбор в которой по конкретному селекционному критерию приведет к появлению перспективной линии.

S. B. Lepekhov

Federal Altai Scientific Center of
Agrobiotechnologies, 35, Nauchny
Gorodok, Barnaul-51, 656910, Russia;
e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

Key words:

indirect selection, early yield testing,
hybrid population, selection criterion,
1000 kernel weight, harvest index,
genotype-environment interaction,
heritability, variability, plant
competition, correlation

Received:

19.06.2018

Accepted:

10.12.2018

**EFFICIENCY OF SELECTION IN EARLY GENERATIONS
OF CROP HYBRIDS FOR HIGH YIELD AND YIELD
COMPONENTS (a review)**

Despite the success of molecular genetics, overwhelming majority of Russian breeders still rely on selection based on plant phenotype. The most common way of identifying traits for such selection is calculation of their correlation with yield. However, the world science has accumulated extensive experience in direct selection among early generations of hybrid populations for different traits with the purpose to increase yield. The aim of this study was to inform Russian scientific community about the results of such experiments and analyze them in order to find the most efficient selection criteria. Sixty-seven scientific papers on direct or indirect selection in early generations have been analyzed. Thirty-three papers have reported positive results. The highest ratio of positive research results to negative ones refers to 1000 kernel weight and biological yield (aboveground biomass), and the lowest ratio of positive research results to negative ones is found in harvest index and yield. Taking into account high heritability of 1000 kernel weight and simplicity of measuring, this trait is recommended for use in breeding practice. This result contradicts some reports on the evolution of productivity traits in plant breeding. Five efficiency-reducing factors have been identified for early generation selection: genotype-environment interaction, heterozygosity, low heritability of quantitative traits, intergenotype competition, and polygenic nature of productivity traits. The main conclusion of the study is that promising plants often emerge in the process of breeding, but many of them cannot be identified due to imperfect selection techniques. A still unresolved fundamental problem is making prognoses for hybrid populations where selection according to a definite selection criterion may lead to the appearance of a promising line.

Специалисты по селекции растений находятся в постоянном поиске новых способов идентификации перспективных линий в ранних поколениях гибридных популяций. Первичная оценка отдельных растений может быть дана уже в F₂. Критериями, используемыми для этой цели, являются признаки или комплекс признаков. Они также применяются в тех случаях, когда по ряду причин не может быть учтена урожайность. Начиная с F₃, в распоряжении селекционера появляется достаточное количество семян для первого тестирования урожайности.

Среди всего разнообразия методов поиска селекционных критериев можно выделить 3 главные направления.

1) прослеживание эволюции признаков растений путем сравнения сортов разных лет районирования. Хорошо известно, что увеличение урожайности было в большой степени связано с увеличением $K_{хоз}$ (Slafer, Andrade, 1993), в то время как увеличение биомассы было несущественным (Royo et al., 2007). Austin et al. (1980) полагают, что потенциально $K_{хоз}$ может быть увеличен до 60%, поэтому важно определить признаки растений, которые будут способствовать такому росту. Отмечается превосходство новых сортов над старыми по количеству зерен на единице площади посева (Feil, 1992).

Обнаружение признаков, связанных с урожайностью, при сравнении старых и новых сортов затруднено, поскольку селекция на устойчивость к болезням, полеганию, засухе, качеству зерна, зимостойкости также оказывает влияние на характеристики продуктивности сортов. Чтобы прояснить физиологическую основу прогресса урожайности, эти изменения необходимо тщательно отделить от улучшений, которые фактически отвечают за увеличение урожайности зерна (Feil, 1992).

Как отмечает Rasmusson (1987), идентификация отдельных признаков, которые универсально увеличивали урожайность хотя бы в ограниченном наборе сред, – трудная задача. Это хорошо проиллюстрировал Marshall (1991) при рассмотрении остистости у пшеницы и ячменя. Несмотря на многочисленные исследования, показывающие, что ости увеличивают урожайность, большинство современных европейских сортов – безостые. Вторая проблема связана с существенным возрастанием количества признаков, с которыми должен работать селекционер. Каждое увеличение количества рассматриваемых признаков, если они контролируются одним геном, при условии поддержания прогресса по остальным признакам, должно сопровождаться удвоением размера популяции. Если признак контролируется 2 генами, то гибридная популяция должна быть увеличена в 4 раза и т. д.

2) корреляционный анализ селекционных критериев с урожайностью. В ряде исследований установлена существенная взаимосвязь урожайности с биомассой и/или $K_{хоз}$ (Fischer, Kertesz, 1976; Sharma et al., 1991), с количеством колосьев на 1 м² (Okuyama et al., 2004), с озерненностью колоса и/или массой 1000 зерен (Sinha, Sharma, 1979; Gebeyehou et al., 1982). Quail et al. (1989) заключили, что имеется хорошее соответствие между размером коэффициента корреляции исследуемого признака с урожайностью и селекционным прогрессом. Селекционный критерий с коэффициентом корреляции от 0 до 0,3–0,4 целесообразен, если размер гибридной популяции не будет сокращаться более чем на 50%.

В качестве физиологических критериев отбора, положительно коррелирующих с урожайностью, предложена степень снижения температуры растительного покрова (Reynolds, 1998), степень снижения массы 1000 зерен при терминальной засухе или развитии листовых болезней по сравнению с благоприятными условиями (Sharma et al., 2008), соотношение озерненности колоса и длины соломины (Pedró et al., 2012). Физиологические критерии отбора не всегда используются на практике из-за больших затрат труда, времени, однако они могут быть полезны при изучении исходного материала.

3) эксперименты с прямым или косвенным отбором по урожайности в ранних поколениях гибридных популяций F₂ и F₃. Два вышеописанных направления поиска критериев отбора, как правило, основываются на изучении сортов и чистотинейного материала в больших выборках, делянках достаточной площади с количеством повторностей, позволяющих прийти к надежным выводам. Однако отбор в ранних поколениях имеет ряд особенностей: он осложнен влиянием сверхдоминирования, малого размера делянки, нетипичной плотности посева.

Из-за низкой наследуемости урожайности предполагается, что косвенный отбор, основанный на одном или нескольких высоконаследуемых признаках, коррелирующих с урожайностью, может быть более эффективен, чем прямой отбор по урожайности (Falconer, 1960). Помимо высокой наследуемости и корреляции с урожайностью, такие вторичные признаки должны быть подвержены быстрому и простому измерению, стабильному проявлению в разнообразных условиях (Lonbani, Arzani, 2011).

Было показано, что компоненты урожайности обладают большей наследуемостью, чем урожайность (Sidwell et al., 1976), а генетические эффекты, определяющие фенотипическую выраженность различных признаков, особенно высоты растения, массы 1000 зерен и массы зерна с растения, имеют аддитивный тип наследования (Ahmed et al., 2007). Следовательно, положительный результат отбора по данным признакам может быть достигнут уже через несколько циклов.

Цель исследования заключалась в анализе публикаций об эффективности тестирования ранних поколений сельскохозяйственных растений по селекционным критериям.

Было проанализировано 67 статей об экспериментах по оценке и отбору растений в F₂ и/или F₃. Результаты разделены на 3 группы: положительные, отрицательные и неоднозначные. Оценка результативности приводимых ниже экспериментов не основана на единых критериях, поскольку состоит из работ, выполненных по различным методикам.

Результаты исследования

Итоги исследования представлены в таблице 1.

Таблица 1. Главные выводы работ по прямому или косвенному отбору на урожайность в ранних поколениях
Table 1. Main results of direct or indirect yield-oriented selection in early generations

Результат (вывод) исследования	Источник
Положительные результаты отбора в ранних поколениях	
В результате 5 циклов массового отбора по ширине зерновки, популяция F ₇ характеризовалась более тяжеловесным зерном и прибавкой урожайности 9%.	(Frey, 1967)
Массовый механический отбор по размеру зерна у трех популяций пшеницы привел к увеличению урожайности в среднем на 33% за цикл отбора.	(Derera, Bhatt, 1972)
Отбор растений F ₂ по зерновой продуктивности имел небольшой, но статистически значимый эффект по урожайности в потомствах F ₃ .	(Knott, 1972)
Обнаружена низкий, но значимый коэффициент корреляции ($r=0,21$) между продуктивностью колоса в F ₂ и урожайностью зерна в F ₄ .	(Alessandrini, Scalfati, 1973)
Низкорослые растения ячменя F ₃ с короткими листьями в разреженном посеве характеризовались высокой урожайностью в F ₅ .	(Hamblin, Donald, 1974)
Косвенный отбор по урожайности на основе массы 1000 зерен более эффективен, чем прямой отбор по урожайности.	(Sidwell, 1975)
Косвенный отбор по урожайности зерна на основе K _{хоз} был на 43% эффективнее прямого отбора.	(Rosielle, Frey, 1975)
Отбор растений в ранних поколениях по массе 1000 зерен – наиболее важный фактор в селекции по увеличению урожайности.	(Sidwell et al., 1976)

Косвенный отбор урожайности на основе $K_{хоз}$ более эффективен, чем прямой отбор по урожайности.	(Bhatt, 1977)
Отбор по массе 1000 зерен и по озерненности колоса привёл к росту урожайности в сравнении со среднеродительской на 11 и 16% соответственно.	(McNeal et al., 1978)
Тестирование урожайности нута в ранних поколениях эффективнее, чем визуальный отбор.	(Dahiya et al., 1984)
Обнаружена существенная корреляция между визуальным отбором в F_3 и урожайностью в F_6 . Различия по урожайности между линиями F_3 сохраняются и в более поздних поколениях ($r = 0,51 - 0,85$).	(Ntare et al., 1984)
Косвенный отбор по урожайности на основе биомассы в совокупности с $K_{хоз}$ был более эффективен в увеличении урожайности овса, чем прямой отбор по урожайности.	(Helsel, 1985)
Наибольшее количество самых урожайных линий F_4 было получено в варианте визуального отбора и в варианте отбора по массе 1000 зёрен в сравнении со случайным отбором.	(Nass, 1987)
Отбор растений по индексу Smith- Hazel, основанном на семи морфобиологических признаках был эффективен для повышения урожайности.	(Mahdy, 1988)
Отбор отдельных растений по надземной биомассе в F_2 выделил больше высокоурожайных потомств F_3 и F_4 , чем отбор по продуктивности растений (10 и 8 штук против 5 и 6 соответственно).	(Ndoni, 1988)
После двух циклов рекуррентного отбора по массе зерна колоса в двух популяциях F_2 и F_3 , урожайность увеличилась на 16,5% в одной популяции и на 27% во второй.	(Parlevliet, Van Ommeren, 1988)
Наивысшая корреляция признаков растений F_3 с урожайностью их потомств F_7 и F_8 была получена для высоты растений, массы 1000 зерен, $K_{хоз}$, угла наклона листа и количества колосьев. Примерно половина критериев отбора (из 50) в F_3 позволяет получить повышенную частоту урожайных линий в сравнении со случайным отбором.	(Quail et al., 1989)
Средняя урожайность семян популяций F_4 , полученная после отбора по ветвистости, количеству бобов с растения и сухой биомассе в F_2 , была существенно выше, чем от популяций, полученных в результате случайного отбора.	(Thurling, Ratinam, 1989)
Обнаружена сильная корреляция между массой 1000 зёрен отдельных растений в F_2 , F_3 и урожайностью в F_4 при сотовом способе посева.	(Lungu et al., 1990)
Популяции, имеющие самую низкую продуктивность колоса, массу 1000 зерен за 3-летний период репродуцирования и получившие наименьшую оценку в питомнике отбора, могут быть забракованы без риска потери ценных генотипов.	(Коновалов и др., 1991)
Косвенный отбор по урожайности на основе количества бобов и массы 1000 семян более эффективен, чем прямой отбор по урожайности.	(Kumar, Bahl, 1992)
Корреляция между продуктивностью растений F_2 и урожайностью их потомств F_3 составила 0,466–0,688.	(Matuz et al., 1992)
Прибавка урожайности в результате отбора растений F_2 по массе 1000 зёрен была больше, чем от прямого отбора по урожайности линий F_3 .	(Saadalla, 1994)
Во всех вариантах опыта установлено, что количество семян с растения было наилучшим косвенным селекционным критерием урожайности.	(Board et al., 1997)
Косвенный отбор по массе 1000 зерен оказался так же эффективен, как и прямой отбор по урожайности.	(Haryanto et al., 1998)
Отбор отдельных растений в F_2 на основе надземной биомассы оказался наиболее эффективен. Тестирование урожайности в F_3 было умеренно эффективно для идентификации высокоурожайных потомств в F_4 .	(Singh, Balyan, 2003)
В ходе 4 циклов рекуррентного отбора у бобов по урожайности получена средняя ежегодная прибавка 5,7%.	(Ramalho et al., 2005)
Косвенный отбор в ранних поколениях у риса по массе 1000 зерен был также эффективен, как и прямой отбор по урожайности.	(Sürek, Beşer, 2005)
Подход, основанный на одновременном учете нескольких признаков (масса зерна колоса, количество колосьев на растении, масса зерна растения и $K_{хоз}$) и селекционных индексах, был эффективен для увеличения урожайности.	(Lalić et al., 2010)
40% самых продуктивных потомств F_3 были получены от растений F_2 , отобранных по высокому количеству бобов с растения.	(Talapada, Monpara, 2014)
Отбор растений из группы с высокой первоначальной скоростью роста привёл к повышению урожайности на 18%.	(Rebetzke et al., 2017)

Отбор в ранних поколениях у чечевицы по количеству бобов с растения с учётом ветвления эффективен для увеличения продуктивности.	(Reddy, 2017)
Отрицательные результаты отбора в ранних поколениях	
Средняя урожайность линий F ₃ существенно не превышала среднюю урожайность исходной популяции. Следовательно, критерии, используемые при выделении лучших растений в F ₂ , были неэффективны.	(DePauw, Shebeski, 1973)
Корреляция между продуктивностью отдельных растений и урожайностью поздних поколения низка.	(Utz et al., 1973)
Селекционные критерии (количество бобов, количество семян в бобе, масса 100 семян и урожайность) у гибридных популяций фасоли, сои и гороха противоречивы и малоэффективны в обнаружении потенциально урожайных генотипов.	(Rubaihayo, 1976)
Обнаружена несущественная взаимосвязь между K _{х03} отобранных растений F ₂ и урожайностью F ₃ и F ₄ .	(Okolo, 1977)
Отбор по урожайности на делянках малой площади в F ₃ оказался неэффективен.	(Seitzer, Evans, 1978)
Косвенный отбор по урожайности на основе K _{х03} не более эффективен, чем прямой отбор по урожайности.	(Whan et al., 1981)
В ходе 4 циклов рекуррентного отбора по массе 1000 зерен не произошло увеличение урожайности.	(Busch, Kofoid, 1982)
Отбор по K _{х03} в ранних поколениях для увеличения урожайности был неэффективен.	(Whan et al., 1982)
Линии, полученные в результате отбора по количеству побегов с растения, либо не превосходили стандарт по урожайности, либо различия были незначимыми.	(Benbelkacem et al., 1984)
Интенсивный отбор по K _{х03} привёл к росту K _{х03} , но не к увеличению урожайности.	(Takeda, Frey, 1985)
Корреляция между продуктивностью отдельных растений и урожайностью их потомств (F ₂ -F ₃ , F ₂ -F ₄ и F ₃ -F ₄) у 6 комбинаций нута была несущественной, поэтому отбор по данному признаку в ранних поколениях будет неэффективен.	(Rahman, Bahl, 1986)
K _{х03} в F ₃ хороший показатель для прогноза K _{х03} в F ₄ , но плохой – для прогноза урожайности в F ₄ .	(Sharma, Smith, 1986)
Влияние отбора на раннеспелость и количество колосьев на м ² в F ₅ на урожайность ячменя было несущественным.	(Balkema-Boomstra, 1988)
Отбор по урожайности в ранних поколениях F ₂ и F ₃ оказался неэффективен. Эффективность отбора не возросла, когда для косвенной оценки использовались признаки и селекционные индексы.	(Stelling, Ebmeyer, 1990)
Все коэффициенты корреляции отдельных признаков у растений овса F ₂ с урожайностью их потомств F ₃ были низки.	(Hill et al., 1991)
Отбор как по весу зерна с метелки и по количеству метелок отдельно, так и по обоим признакам вместе был неэффективен в увеличении урожайности риса.	(Gravois, McNew, 1993)
K _{х03} в ранних поколениях представляет ограниченную ценность как индикатор урожайности в последующих поколениях.	(Borghi et al., 1998)
После двух циклов отбора по размеру зерновки у проса произошло увеличение данного признака на 18% без изменения урожайности.	(Bidinger, Raju, 2000)
В ходе 8 циклов рекуррентного отбора по массе 1000 зерен происходило увеличение этого признака на 4,5% за цикл, но урожайность не увеличилась.	(Wiersma et al., 2001)
Косвенный отбор, основанный на массе 1000 зерен, был эффективен для улучшения самого признака, но не для выявления потенциально высокоурожайных генотипов.	(Benin et al., 2005)
Косвенная оценка урожайности на основе надземной биомассы и K _{х03} в F ₂ и F ₃ была не более эффективна и не более постоянна, чем прямая оценка по урожайности.	(Benmahammed et al., 2008)
Линии, отобранные на основе значения признаков, близкого к идеотипу, не обладали большей урожайностью, чем линии, отобранные по урожайности в оптимальных условиях.	(Yuan et al., 2011)
Использование признаков отдельных растений F ₂ и F ₃ в селекции на урожайность неэффективно.	(Singh, 2015)
Неоднозначные результаты	
Косвенный отбор по урожайности на основе его компонентов в некоторых случаях очень эффективен, но не может быть рекомендован в качестве рутинного способа работы.	(Rasmusson, Cannell, 1970)

Положительная корреляция между урожайностью делянок F ₃ и F ₅ отмечена только в один год из трёх.	(Briggs, Shebeski, 1971)
Отбор по урожайности оказался эффективен только в популяциях с широким диапазоном изменчивости в F ₃ .	(O'Brien et al., 1978)
При отборе растений в F ₂ на основе морфологических признаков, в группу высокоурожайных потомство попало только 17 из 53 потомств. Множественный регрессионный анализ оказался немного более эффективным (24 потомства из 53).	(McVetty, Evans, 1980)
Хотя отбор растений, основанный на высоком значении K _{хоз} в F ₂ при низкой плотности посева, может быть использован для поиска высокоурожайных растений, он не был столь же эффективен при производственной плотности посева.	(Nass, 1980)
Отбор по массе зерна колоса и K _{хоз} не имел никаких преимуществ перед отбором на основе визуальной оценки в первой комбинации скрещивания. Во второй комбинации визуальный отбор имел наибольшую эффективность, выделяя высокоурожайные линии F ₄ .	(Nass, 1983)
Отбор по массе 1000 зёрен способствовал увеличению урожайности, однако прямой отбор по урожайности был столь же эффективен. Некоторые лучшие линии не были идентифицированы на основе каких-либо признаков в F ₂ и F ₃ .	(Alexander et al., 1984)
Средняя урожайность линий F ₄ была всегда выше в группе отбора растений F ₃ с высокой биомассой. Однако отдельные линии из группы с высокой биомассой имели урожайность ниже, чем линии из группы с низкой биомассой, так как имели меньший K _{хоз} .	(Sharma, 1993)
Из отобранных 10 высоко-, средне- и низкопродуктивных линий F ₃ было идентифицировано примерно по 5 высоко- и 5 низкопродуктивных линий сои поздних поколений.	(Hegstad et al., 1999)
Отбор в ранних поколениях F ₂ фасоли по продуктивности растений был эффективен, главным образом, для устранения худших семей, что сокращало, таким образом, работу селекционера в поздних поколениях.	(Rosal et al., 2000)
Эффективность отбора по урожайности в стрессовых и благоприятных условиях варьирует от популяции к популяции.	(Bayoumi, 2006)

Таким образом, из 67 рассмотренных исследований 33 имеют положительный результат, 23 – отрицательный и 11 – неоднозначный. Наибольшее соотношение положительных результатов исследований к отрицательным относится к массе 1000 зерен и биомассе, наименьшее – к K_{хоз} и урожайности (продуктивности) (табл. 2).

Таблица 2. Распределение результатов отбора по селекционным критериям
Table 2. Distribution of selection results according to selection criteria

Критерий отбора	Результат отбора (количество случаев)		
	положительный	отрицательный	неоднозначный
урожайность (продуктивность)	6	6	6
биомасса	3	1	1
K _{хоз}	4	7	2
коэффициент кустистости / ветвистости	5	3	0
масса 1000 семян	13	5	1
озернённость колоса	2	1	0
прочие критерии	8	6	2

В 7 исследованиях из 12, сравнивающих косвенный отбор по урожайности с прямым, установлено преимущество первого.

Обсуждение

Отбор в ранних поколениях не всегда эффективен из-за ряда факторов. Среди причин неудачных результатов большинство исследователей перечисляет следующие.

1. Взаимодействие генотип-среда. Исследования с использованием моделей показали, что решающее влияние на отбор в ранних поколениях оказывает негенетическая изменчивость, состоящая, в основном, из взаимодействия генотипа со средой (Weber, 1984). Условия разреженного посева, в котором оцениваются растения

ранних поколений, отличаются от производственных условий возделывания сорта (Fasoulas, 1973; Islam et al., 1985), что ведет к ошибочным прогнозам перспективности комбинации скрещивания (Van Oeveren, 1991). По оценкам Barić и Šarčević (1998) наследуемость озерненности колоса и биомассы растения при плотности посева 100 и 400 растений на м кв. различалась на 0,311 и 0,252 соответственно. В исследовании Ю. Б. Коновалова и В. А. Климачевой (Kononov, Klimacheva, 1975) не удалось обнаружить одни и те же признаки у растений с делянок малой площади, которые существенно и постоянно были бы связаны с урожайностью тех же генотипов на делянках большой площади. Неустранимой сложностью является влияние погодных условий различных лет при испытании генотипов последующих поколений.

2. Гетерозиготность и изменчивость внутри линий. Сверхдоминирование затрудняет точную идентификацию аддитивных эффектов генов, роль которых преобладает у растений поздних поколений (Wricke, Weber, 1986; Ndoni, 1988).

3. Низкая наследуемость многих количественных признаков и, в частности, урожайности вызвана почвенной неоднородностью, характерной для мелкоделяночных бесповторных опытов (Fasoulas, 1973). Эффективность отбора не в последнюю очередь ограничена высокой экспериментальной ошибкой измерения у отдельных растений и микроделянок по сравнению с делянками нормальных размеров (Stelling et al., 1990b). Yonezawa (1983) считает, что большая точность измерения не всегда оправдана и использование сравнительно простого селекционного критерия среди большого количества генотипов предпочтительнее использования трудозатратного и дорогостоящего критерия среди меньшего количества генотипов.

4. Межгенотипическая конкуренция. В данном случае речь идет об аллоконкуренции, то есть, конкуренции растений, различающихся по генотипу. Предполагается, что перспективные индивидуумы могут быть забракованы селекционером из-за негативного влияния на их фенотип соседних растений (Singh, 2015). Van Ooijen (1989) на основе исследований смесей сортов мягкой пшеницы заключил, что оценка генетических параметров по урожайности сильно смещена из-за межгенотипической конкуренции и ведет к ненадежным прогнозам.

5. Полигенная природа признаков продуктивности. Наличие компенсации признаков создаёт проблемы в селекции по компонентам урожайности. Это связано с тем, что элементы урожайности последовательно детерминируются на определенных стадиях вегетационного периода. Следовательно, фенотипическая выраженность каждого компонента – это функция соответствующих условий, фенотипически зафиксированная в предыдущих стадиях структуры урожая и эффекта взаимной компенсации (Stelling, Ebmeyer, 1990a). Улучшение по одному признаку может иметь мало смысла, если одновременно не будут улучшены другие признаки (Yonezawa, 1983). В эксперименте Alexander et al. (1984) самая урожайная линия была получена от растения из группы с наименьшим коэффициентом кустистости в F_2 и F_3 , не принадлежащего ни к какой крайней группе по выраженности других признаков (озерненность колоса, масса 1000 зерен и урожайность). Таким образом, высокая урожайность может быть достигнута при оптимальном сочетании признаков продуктивности без яркой выраженности одного из них.

В какой мере каждый из вышеперечисленных факторов влияет на результат отбора в ранних поколениях, не может быть установлено, поскольку их эффекты смешаны (Kramer et al., 1982). Эффективность отбора в ранних поколениях, следовательно, зависит от наличия действительно генетических различий между растениями (линиями), их постоянства в различных условиях (Islam, 1985). Bayoumi (2006) отмечает, что первостепенной важностью является уменьшение средовой вариации и, таким образом, увеличение наследуемости и стабильности проявления признаков продуктивности.

С целью снижения влияния вышеперечисленных факторов исследователи использовали различные подходы. Для того, чтобы раннее тестирование урожайности было более эффективным, оно должно быть проведено на делянках в F_3 , а не на отдельных растениях в F_2 (Ortiz et al., 2007). Knott (1972) предложил в бесповторном опыте выражать урожайность линий F_3 в процентах к ближайшему контролю, посеянному в каждом пятом рядке, или в процентах к скользящей средней, для снижения средовой вариации. DePauw и Shebeski (1973) продемонстрировали преимущество первого метода перед традиционным измерением урожайности в граммах. В случае, когда семян в F_3 достаточно для посева трёхрядковой делянки, Sneer (1977) предложил снизить влияние соседних делянок друг на друга путем сравнения урожайности среднего рядка делянки с ближайшими стандартами. Однако Kramer et al. (1982) выяснили, что удаление крайних рядков ради устранения влияния соседних делянок и краевых эффектов у трехрядковой делянки нежелательно, поскольку в таком случае точность оценки урожайности снижается ещё сильнее. Альтернативное решение заключается в увеличении расстояния между делянками. Корреляция между урожайностью линий разных поколений возрастает по мере продвижения к более поздним поколениям, поэтому желательно тестирование урожайности проводить в F_3 или F_4 (Whan et al., 1981) либо на протяжении двух лет или в различных условиях (Rosal, 2000).

При тестировании урожайности линий в F_3 или F_4 у селекционера появляется информация о размахе изменчивости и среднем значении урожайности в популяциях. Возникает вопрос о том, можно ли определить перспективность гибридных популяций на основе этих данных. Имеются противоречивые сведения о возможности использования изменчивости и среднепопуляционной урожайности в селекционном процессе.

Johnson (1963) классифицировал гибридные комбинации следующим образом: 1) высокая средняя урожайность и высокая изменчивость, 2) высокая средняя урожайность и низкая изменчивость, 3) низкая средняя урожайность и высокая изменчивость, 4) низкая средняя урожайность и низкая изменчивость. Гибриды из первой категории наиболее желательны, из четвертой – наименее желательны. Если нужно будет сделать выбор между второй и третьей категорией, то третья предпочтительна.

Singh et al. (1997) выяснили, что распределение наиболее урожайных линий пшеницы при использовании различных схем отбора было независимо от популяционной средней. В исследованиях O'Brien et al. (1978) и Lalić et al. (2003) отмечается, что хотя реакция на отбор может быть больше в популяциях с высокой генетической изменчивостью, но самые урожайные линии возникают в популяциях с меньшей генетической изменчивостью, но изначально более высокой среднепопуляционной урожайностью. Lupton (1961) и Bhatt (1973) показали, что некоторые комбинации с высоким стандартным отклонением и низкой средней урожайностью были более перспективны, чем высокоурожайные, но обладающие низкой изменчивостью. Таким образом, даже знание среднего значения урожайности в популяции и ее изменчивости не может однозначно характеризовать перспективность комбинации скрещивания. Вероятно, решению проблемы мог бы способствовать анализ распределения прямого или косвенного признака, так как важно не среднепопуляционное значение и не изменчивость сами по себе, а доля растений или линий из правой части распределения, выходящей за пределы варьирования стандартного сорта.

Факторы, снижающие точность тестирования урожайности в ранних поколениях, ведут к ограничениям применимости самого метода. Если критерии отбора имеют низкую наследуемость, то возможны большие потери позитивных генетических эффектов по урожайности (Lalić et al., 2003). Косвенный отбор может быть успешен только в том случае, когда наследуемость первичного признака (урожайность) очень

низка, а интенсивность отбора по вторичному признаку очень высока (Thurling, Ratinam, 1989). Однако Stelling и Ebmeyer (1990a) показали, что хотя наследуемость некоторых признаков, по которым велся отбор, была высока, но их генетическая корреляция с урожайностью была недостаточна для улучшения урожайности. При интерпретации коэффициентов корреляции необходимо соблюдать осторожность. Matuz et al. (1992) продемонстрировали, что корреляция между F_2 и F_3 зависела от того, были ли все растения из + и – группы отбора включены в анализ или она была посчитана только внутри групп отбора (во втором случае корреляция была несущественной). Таким образом, в гибридных популяциях может не быть существенных различий между растениями или линиями. Поэтому иногда не удаётся обнаружить существенной корреляции между растениями/линиями и их потомками.

Результат исследования (33 удачных работы из 67) мы склонны оценивать как недостаточно сильный довод за прямое или косвенное тестирования ранних поколений по урожайности. По крайней мере, выбор селекционного критерия и гибридной популяции имеет существенное значение. Складывается противоречивая ситуация: хотя имеется множество свидетельств о превосходстве новых сортов над старыми по урожайности и $K_{хоз}$, в то же время прямой отбор по данным признакам в ранних поколениях оказывается наименее успешен для увеличения урожайности по сравнению с прочими критериями. Самая эффективная косвенная оценка урожайности ранних поколений – оценка по массе 1000 зерен. Учитывая высокую наследуемость и простоту измерения данного признака, формально он может быть рекомендован к использованию в практической селекции. Еще одно противоречие заключается между количеством положительных результатов отбора (33 из 67) и масштабами практической селекции, где ежегодно ведется отбор в сотнях гибридных популяций, а создание сорта – редкое событие. Одно из объяснений может состоять в том, что большая часть перспективного селекционного материала бракуется по признакам, не связанным с урожайностью, например, качество зерна, технологичность, восприимчивость к болезням.

Ключевым моментом при тестировании растений в ранних поколениях является наличие достоверных различий по рассматриваемым признакам. Абсолютно во всех рассмотренных статьях сообщается о таких различиях. Тем не менее, зачастую успех отбора варьирует от популяции к популяции из-за причин, перечисленных выше. Если в исследованиях обнаруживалась прибавка урожайности, то она неизбежно возникала вследствие изменения тех или иных признаков продуктивности. Поэтому данный анализ литературы свидетельствует о том, что перспективные растения, несмотря на тривиальность вывода, довольно часто возникают в ходе селекции. Данные 43 работ (33 успешных и 10 неоднозначных) из 67 свидетельствуют об этом. Simmonds (1989) пришел к выводу, что частота появления перспективных генотипов при селекции растений выше, чем обычно принято считать, но основной причиной невысоких показателей успеха является неэффективный отбор. К этому следует добавить, что появление трансгрессии имеет вероятностную природу и удачная рекомбинация может просто не возникнуть в искомой популяции по случайным причинам.

Заключение

Косвенный или прямой отбор в ранних поколениях на урожайность имеет неоднозначные результаты. По-видимому, не существует универсального селекционного критерия, пригодного для использования в различных средах, однако в пределах конкретных почвенно-климатических зон такие признаки существуют и они хорошо известны селекционерам. Прирост урожайности может произойти как за счёт этих признаков, так и за счет других, которые, возможно, пока не установлены.

References/Литература

- Konovalov Yu. B., Klimacheva V. A.* The estimation of different characteristics of spring wheat in the breeding nursery // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*, 1975, no. 6, pp. 47–57 [in Russian] (Коновалов Ю. Б., Климачева В. А. Оценка различных признаков яровой пшеницы в селекционном питомнике // *Известия ТСХА*. 1975. Вып. 6. С. 47–57).
- Konovalov YU. B., Mikhel'man V. A., Al'-Sobahi S. S., Kadikov R. K., Apennikov S. A.* Forecasting breeding value of spring barley hybrid populations with modified method of reseeded // *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*, 1991, no. 3, pp. 44–52 [in Russian] (Коновалов Ю. Б., Михельман В. А., Аль-Собахи С. С., Кадиков Р. К., Апенников С. А. Прогнозирование селекционной ценности гибридных популяций ярового ячменя при модифицированном методе посева // *Известия ТСХА*, 1991. Вып. 3. С. 44–52).
- Ahmed N., Chowdhry M. A., Khaliq I., Maekawa M.* The inheritance of yield and yield components of five wheat hybrid populations under drought conditions // *Indonesian Journal of Agricultural Science*. 2007, vol. 8, no. 2., pp. 53–59.
- Alessandroni A., Scalfati M. C.* Early-generation selection for grain yield of dwarf and semidwarf progenies of durum wheat crosses / *Proc. 4th Intern. Wheat Genetics Symp.* 1973. Columbia, Miss., pp. 475–482.
- Alexander W. L., Smith E. L., Dhanasobhan C. A.* Comparison of yield and yield component selection in winter wheat // *Euphytica*. 1984, vol. 33, iss. 3, pp. 953–961.
- Austin R. B., Bingham J., Blackwell R. D., Evans L. T., Ford M., Morgan C. L., Taylor M.* Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes // *The journal of agric. science*. 1980, vol. 94, iss. 3, pp. 675–689. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0021859600028665>.
- Balkema-Boomstra A. G.* The effects of selection for earliness and ear density on grain yield improvement in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Euphytica*. 1988, vol 39, suppl. 3, pp. 125–129. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00043375>.
- Barić M., Šarčević H.* The influence of seeding rate on heritability estimates for some quantitative traits in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Agriculturae Conspectus Scientificus*. 1998, vol. 63., no 4, pp. 207–212.
- Bayoumi T. Y.* Heritability and early generation selection for drought tolerance in bread wheat // *Egypt journal of plant breeding*. 2006, vol. 10, iss. 2, pp. 119–134.
- Beek M. A.* Selection procedures for durable resistance in wheat. Dissertation. Agricultural university. 1988. Agricultural University. Promotor(en): J.E. Parlevliet. S.l. : Beek, 114 p.
- Benbelkacem A., Menki M. S., Rasmusson D. C.* Breeding for high tiller number and yield in barley // *Crop Science*. 1984, no 5, pp. 968–972. DOI: [10.2135/cropsci1984.0011183X002400050034x](https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400050034x).
- Benin G., de Carvalho F. I. F., de Oliveira A. C., Lorencetti C., Valério I. P., Schmidt D. A. M., Hartwig I., Ribeiro G., Vieira E. A., da Silva J. A. G.* Early generation selection strategy for yield and yield components in white oat // *Scientia Agricola*. 2005, vol. 62, no. 4. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162005000400009>.
- Benmahammed A., Kribaa M., Bouzerzour H., Djekoun A.* Relationships between F2, F3 and F4-derived lines for above ground biomass and harvest index of three barley (*Hordeum vulgare* L.) crosses in a Mediterranean-Type Environment // *Agricultural Journal*. 2008, vol. 3, iss. 4, pp. 313–318.
- Bhatt G. M.* Diallel analysis and cross prediction in common bread wheats // *Australian journal of agricultural research*. 1973., vol. 24, iss. 2, pp. 169–178.
- Bhatt G. M.* Response to two-way selection for harvest index in two wheat (*Triticum aestivum* L.) crosses // *Australian journal of agricultural research*. 1977, vol. 28, pp. 29–36.
- Bidinger F. R., Raju D. S.* Response to selection for increased individual grain mass in pearl millet // *Crop Science*. 2000, vol. 40, no. 1, pp. 68–71. DOI: [10.2135/cropsci2000.40168x](https://doi.org/10.2135/cropsci2000.40168x).
- Board J. E., Kang M. S., Harville B. G.* Path analyses identify indirect selection criteria for yield of late-planted soybean // *Crop Science*. 1997, vol. 37, no. 3, pp. 879–884.
- Borghi B., Accerbi M., Corbellini M.* Response to early generation selection for grain yield and harvest index in bread wheat (*T. aestivum* L.) // *Plant breeding*. 1998, vol. 117, iss. 1, pp. 13–18.
- Briggs K. G., Shebeski L. H.* Early generation selection for yield and bread making quality of hard red spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica*. 1971, vol. 20, iss. 3, pp. 453–463. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00035673>.
- Busch R. H., Kofoid K.* Recurrent selection for kernel weight in spring wheat // *Crop Science*. 1982, vol. 22, no. 3, pp. 568–572. DOI: [10.2135/cropsci1982.0011183X002200030032x](https://doi.org/10.2135/cropsci1982.0011183X002200030032x).
- Dahiya B. S., Waldia R. S., Kaushik L. S., Solanki I. S.* Early generation yield testing versus visual selection in chickpea (*Cicer arietinum* L.) // *Theoretical and Applied Genetics*. 1984, vol. 68, iss. 6, pp. 525–529. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00285005/>.
- DePauw R. M., Shebeski L. H.* An evaluation of an early generation yield testing procedure in *Triticum aestivum* // *Canadian journal of plant science*. 1973, vol. 53, iss. 3, pp. 465–470. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps73-089>.
- Derera N. F., Bhatt G. M.* Effectiveness of mechanical mass selection in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Australian journal of agricultural research*. 1972, vol. 23, iss. 5, pp. 761–768. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9720761>.
- Falconer D. S.* Introduction to quantitative genetics. The Ronald Press Co., New York. 1960.
- Fasoulas A. C.* A new approach to breeding superior yielding varieties. Dept. Genet. Plant Breeding, Aristotelian Univ., Thessaloniki, Greece. 1973. Publ. 3, 42 p.

- Feil B.* Breeding progress in small grain cereals – a comparison of old and modern cultivars // *Plant Breeding*, 1992, vol. 108, iss. 1, pp. 1–11. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1992.tb00093.x>.
- Fischer R. A., Kertesz Z.* Harvest index in spaced populations and grain weight in microplots as indicators of yielding ability in spring wheat // *Crop Science*. 1976, vol. 16, no 1, pp. 55–59. DOI: 10.2135/cropsci1976.0011183X001600010014x.
- Frey K. J.* Mass selection for seed width in oat populations // *Euphytica*. 1967, vol. 16, iss. 3, pp. 341–349. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00028940>.
- Gebeyehou G., Knott D. R., Baker R. J.* Relationships among durations of vegetative and grain filling phases, yield components and grain yield in durum wheat cultivars // *Crop Science*. 1982, vol. 22, no. 2, pp. 287–290. DOI: 10.2135/cropsci1982.0011183X002200020021x.
- Gravois K. A., McNew R. W.* Genetic relationships among and selection for rice yield and yield components // *Crop Science*. 1993, vol. 33, no 2, p. 249–252. DOI: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020006x.
- Hamblin J., Donald C. M.* Relationships between plant form, competitive ability and grain yield in a barley cross // *Euphytica*. 1974, vol. 23, iss. 3, pp. 535–542. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00022474>.
- Haryanto T. A. D., Shon T., Yoshida T.* Effects of selection for yield components on grain yield in pearl millet (*Pennisetum typhoideum* Rich.) // *Plant Production Science*. 1998, vol. 1, iss. 1, pp. 52–55. DOI: <https://doi.org/10.1626/pp.s.1.52>.
- Hegstad J. M., Bollero G., Nickell C. D.* Potential of using plant row yield trials to predict soybean yield // *Crop Science*. 1999, vol. 39, no. 6, pp. 1671–1675. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961671x.
- Helsel D. B.* Grain yield improvement through biomass selection in oats (*Avena sativa* L.) // *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1985, vol. 94 pp. 298–306.
- Hill R. R., Kolb F. L., Marshall H. G.* Prediction of F3 row performance from F2 individual plant data in oats // *Theoretical and Applied Genetics*. 1991, vol. 81, iss. 1, pp. 79–82. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00226115>.
- Islam M. A., Fautrier A. G., Langer R. H. M.* Early generation selection in 2 wheat crosses 2. F3 line selection // *New Zealand journal of agricultural research*. 1985, vol. 28, iss. 3, pp. 319–323. DOI: 10.1080/00288233.1985.10430434.
- Johnson L. P. V.* Application of diallel cross techniques to plant breeding. In "Statistical Genetics and Plant Breeding", ed. Hanson and Robinson. NAS-NRC Publ. No. 982. 1963.
- Knott D. R.* Effects of selection for F2 plant yield on subsequent generations in wheat // *Canadian Journal of Plant Science*. 1972, vol. 52, iss. 5, pp. 721–726. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps72-118>.
- Kramer Th., Van Ooijen J. W., Spitters C. J. T.* Selection for yield in small plots of spring wheat // *Euphytica*. 1982, vol. 31, iss. 3, pp. 549–564. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00039193>.
- Kumar J., Bahl P. N.* Direct and indirect selection for yield in chickpea // *Euphytica*. 1992, vol. 60, iss. 3, pp. 197–199.
- Lalić A., Kovačević J., Novoselović D., Drezner G., Babić D.* Comparison of pedigree and single seed descent method (SSD) in early generation of barley // *Poljoprivreda*. 2003, vol. 9, iss. 2, pp. 33–37.
- Lalić A., Novoselović D., Kovačević J., Drezner G., Babić D., Abić I., Dvojković K.* Genetic gain and selection criteria effects on yield and yield components in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Periodicum biologorum*. 2010, vol. 112, no. 3, pp. 311–316.
- Lonbani M., Arzani A.* Morpho-physiological traits associated with terminal drought stress tolerance in triticale and wheat // *Agronomy Research*. 2011, vol. 9, pp. 315–329.
- Lungu D. M., Kaltsikes P. J., Larter E. N.* Intra- and intergeneration relationships among yield, its components and other related characteristics in spring wheat // *Euphytica*. 1990, vol. 45, iss. 2, pp. 139–153. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00033281>.
- Lupton F. G. H.* Studies in the breeding of self-pollinating cereals. 3. Further studies in cross prediction // *Euphytica*. 1961, vol. 10, iss. 2, pp. 209–224. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00022213>.
- Mahdy E. E.* Single and multiple traits selection in a segregating population of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Breeding*. 1988, vol. 101, iss. 3, pp. 245–249. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1988.tb00293.x>.
- Talapada M. M.* Early generation selection for yield and its components in chickpea / PhD Thesis. 2012. 157 p.
- Marshall D. R.* Alternative approaches and perspectives in breeding for higher yields // *Field Crops Research*. 1991, vol. 26, iss. 2, pp. 171–190. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(91\)90034-S](https://doi.org/10.1016/0378-4290(91)90034-S).
- Matuz J., Shamkie J. A., Mesterházy Á.* The effect of selection on yield in F2, F3 generations of wheat // *Cereal Research Communications*. 1992, vol. 20, no. 1/2, pp. 25–32.
- McNeal F. H., Qualset C. O., Baldrige D. E., Stewart V. R.* Selection for yield and yield components in wheat // *Crop Science*. 1978, vol. 18, no 5, pp. 795–799. DOI: 10.2135/cropsci1978.0011183X001800050027x.
- McVetty P. B. E., Evans L. E.* Breeding methodology in wheat. I. Determination of characters measured on F2 spaced plants for yield selection in spring wheat // *Crop Science*. 1980, vol. 20, no. 5, pp. 58–586. DOI: 10.2135/cropsci1980.0011183X002000050009x.
- Nass H. G.* Harvest index as a selection criterion for grain yield in two spring wheat crosses grown at two population densities // *Canadian journal of plant science*. 1980, vol. 60, pp. 1141–1146.
- Nass H. G.* Effectiveness of several selection methods for grain yield in two F2 populations of spring wheat // *Canadian journal of plant science*. 1983, vol. 63, pp. 61–66. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps83-006>.
- Nass H. G.* Selection for grain yield of spring wheat utilizing seed size and other selection criteria // *Canadian journal of plant science*. 1987, vol. 67, pp. 605–610. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps87-086>.

- Ndoni R. V.* Comparison of F2 single plant grain yield and total dry matter as estimators of yield potential in wheat / Van Ginkel, M., Tanner D. G., eds. 1988. Fifth Regional Wheat Workshop for Eastern, Central, and Southern Africa and the Indian Ocean. Mexico, D.F.: CIMMYT.
- Ntare B. R., Aken'ova M. E., Redden R. J., Singh B. B.* The effectiveness of early generation (F3) yield testing and the single seed descent procedures in two cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) crosses // *Euphytica*. 1984, vol. 33, iss. 2, pp. 539–547.
- O'Brien L., Baker R. J., Evans L. E.* Response to selection for yield in F3 of four wheat crosses // *Crop Science*. 1978, vol. 18, no. 6, pp. 1029–1033 DOI: 10.2135/cropsci1978.0011183X010800180031x.
- Okolo E. G.* Harvest index of single F2 plants as a yield potential estimator in common wheat. M.S. Thesis, Univ of Manitoba, Winnipeg, Canada. 1977.
- Okuyama L. A., Federizzi L. C., Neto J. F. B.* Correlation and path analysis of yield and its components and plant traits in wheat // *Ciência Rural*. 2004, vol. 34, no. 6. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782004000600006>.
- Ortiz R., Trethowan R., Ferrara G. O., Iwanaga M., Dodds J. H., Crouch J. H., Crossa J., Braun H.-J.* High yield potential, shuttle breeding, genetic diversity, and a new international wheat improvement strategy // *Euphytica*. 2007, vol. 157, iss. 3, pp. 365–384. DOI: 10.1007/s10681-007-9375-9.
- Parlevliet J. E., Van Ommeren A.* Recurrent selection for grain yield in early generations of two barley populations // *Euphytica*. 1988, vol. 38, iss. 2, pp. 175–184. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00040189>.
- Pedro A., Savin R., Parry M. A. J., Slafer G. A.* Selection for high grain number per unit stem length through four generations from mutants in a durum wheat population to increase yields of individual plants and crops // *Field Crops Research*. 2012, vol. 129, pp. 59–70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.01.016>.
- Quail K. J., Fischer R. A., Wood J. T.* Early generation selection in wheat. I. Yield potential // *Australian journal of agricultural research*. 1989, vol. 40, iss. 6, pp. 1117–1133. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9891117>.
- Rahman M. A., Bahl P. N.* Evaluation of early generation testing in chickpea // *Plant breeding*. 1986, vol. 97, iss. 1, pp. 82–85. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1986.tb01306.x>.
- Ramvalho M. A. P., Abreu Á. F. B., dos Santos J. B.* Genetic progress after four cycles of recurrent selection for yield and grain traits in common bean // *Euphytica*. 2005, vol. 144, iss. 1/2, pp 23–29. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-005-5694-x>.
- Rasmusson D. C., Cannell R. Q.* Selection for grain yield and components of yield in barley // *Crop science*. 1970, vol. 10, no. 1, pp. 51–54. DOI: 10.2135/cropsci1970.0011183X001000010020x.
- Rasmusson D. C.* An evaluation of ideotype breeding // *Crop Science*. 1987, vol. 27, no 6, pp. 1140–1146. DOI: 10.2135/cropsci1987.0011183X0027000600011x.
- Rebetzke G. J., Richards R. A., Holland J. B.* Population extremes for assessing trait value and correlated response of genetically complex traits // *Field Crops Research*. 2017, vol. 201, pp. 122–132.
- Reddy Y. S., Talukdar A., Dikshit H. K., Singh V. P., Rana M., Anju P.* Response of different yield components as selection criteria for yield and yield components in early generations of lentil (*Lens culinaris* L.) // *Legume Research*. 2017, vol. 40, iss. 1, pp. 160–164. DOI: 10.18805/lr.v0iOf.9597.
- Reynolds M. P., Singh R. P., Ibrahim A., Ageeb O. A. A., Larque-Saavedra A., Quick J. S.* Evaluating physiological traits to complement empirical yield selection for wheat in warm environments // *Euphytica*. 1998, vol. 100, iss. 1/3, pp. 85–94. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1018355906553>.
- Rosal C., Ramalho M. A. P., Gonçalves F., Abreu Á. F. B.* Early selection for common bean grain yield // *Bragantia*. 2000, vol. 59, no. 2, pp. 189–195. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052000000200010>.
- Rosielle A. A., Frey K. J.* Estimation of selection parameters associated with harvest index in oat lines derived from a bulk population // *Euphytica*. 1975, vol. 24, pp. 121–131. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00147176>.
- Royo C., Alvaro F., Martos V., Ramdani A., Isidro J., Villegas D., Garcia del Moral L. F.* Genetic changes in durum wheat yield components and associated traits in Italian and Spanish varieties during the 20th century // *Euphytica*. 2007, vol. 155, iss. 1/2, pp. 259–270. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9327-9>.
- Rubaihayo P. R.* The selection criteria for seed yield in grain legumes // *East African Agricultural and Forestry Journal*. 1976, vol. 41, iss. 4, pp. 289–293. DOI: <https://doi.org/10.1080/00128325.1976.11662811>.
- Saadalla M. M.* Response to early-generation selection for yield and yield components in wheat // *Cereal Research Communications*. 1994, vol. 22, no. 3, pp. 187–193.
- Seitzer J. F., L. E. Evans.* Yield gains in wheat by the pedigree method of selection and two early yield tests // *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1978, vol. 80, pp. 1–10.
- Sharma R. C., Smith E. L.* Selection for high and low harvest index in three winter wheat populations // *Crop Science*. 1986, vol. 26, no 6, pp. 1147–50. DOI: 10.2135/cropsci1986.0011183X0026000600013x.
- Sharma R. C., Smith E. L., McNew R. W.* Combining ability analysis for harvest index in winter wheat // *Euphytica*. 1991, vol. 55, iss. 3, pp. 229–234. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00021243>.
- Sharma R. C.* Selection for biomass yield in wheat // *Euphytica*. 1993, vol. 70, iss. 1/2, pp. 35–42. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00029638>.
- Sharma R. C., Tiwary A. K., Ortiz-Ferrara G.* Reduction in kernel weight as a potential indirect selection criterion for wheat grain yield under terminal heat stress // *Plant Breeding*. 2008, vol. 127, iss. 3, pp. 241–248. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01460.x>.

- Siddique K. H. M., Whan B. R.* Ear:stem ratios in breeding populations of wheat: significance for yield improvement // *Euphytica*. 1993, vol. 73, iss. 3, p. 241–254. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00036703>.
- Sidwell R. J.* Heritability and interrelations of yield and yield-related traits in a hard red winter wheat cross (*Triticum aestivum* L.). Ph. D. dissertation, Oklahoma State University. Stillwater. 1975.
- Sidwell R. J., Smith E. L., McNew R. W.* Inheritance and Interrelationships of grain yield and selected yield-related traits in a hard red winter wheat cross // *Crop Science*. 1976, vol. 16, no. 5, pp. 650–654. DOI: 10.2135/cropsci1976.0011183X001600050013x.
- Simmonds N. W.* How frequent are superior genotypes in plant breeding populations? // *Biological reviews*. 1989, vol. 64, iss. 4, pp. 341–365. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1989.tb00680.x>.
- Singh R. P., Rajaram S., Miranda A., Huerta-Espino J., Autrique E.* Comparison of two crossing and four selection schemes for yield, yield traits, and slow rusting resistance to leaf rust in wheat. In: Braun H J., Altay F., Kronstad W. E., Beniwal S. P. S., McNab A. (eds). *Wheat : Prospects for Global Improvement. Developments in Plant Breeding*, 1997, vol. 6. Springer, Dordrecht. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-011-4896-2_13.
- Singh T., Balyan H. S.* Relative efficiency of various single plant selection criteria and F3 generation yield testing in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2003, vol. 63, pp. 24–29.
- Singh T.* Evaluation of empirical and predictive approach of selection for yield improvement in wheat // *Journal of Plant Science & Research*. 2015, vol. 2, iss. 2, p. 131.
- Sinha G. C. P., Sharma N. N.* Correlation, regression and path analysis studies in wheat varieties // *Indian Journal of Agronomy*. 1979, vol. 25, no. 2, pp. 225–229.
- Slafer G. A., Andrade F. H.* Physiological attributes related to the generation of grain-yield in bread wheat cultivars released at different eras // *Field Crops Research*. 1993, vol. 31, iss. 3/4, pp. 351–367. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90073-V](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90073-V).
- Sneep J.* Selection for yield in early generations of self-fertilizing crops // *Euphytica*. 1977, vol. 26, iss. 1, pp. 27–30. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00032064>.
- Stelling D., Ebmeyer E.* Selection in early generations of dried peas, *Pisum sativum* L. I. Values of heritability and efficiency of indirect selection // *Plant breeding*. 1990a, vol. 105, iss. 3, pp. 169–179. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1990.tb01194.x>.
- Stelling D., Ismail M. H., Ebmeyer E., Frauen M., Robbelen G.* Selection in early generations of dried peas, *Pisum sativum* L. III. Plot size and plot type // *Plant Breeding* 1990b. vol. 105, iss. 3, pp. 238–247. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1990.tb01201.x>.
- Sürek H., Beşer N.* Selection for grain yield and its components in early generations in rice (*Oryza sativa* L.) // *Trakya University Journal of Science*. 2005, vol. 6, iss. 1, pp. 51–58.
- Takeda K., Frey K. J.* Increasing grain yield of oats by independent culling for harvest index and vegetative growth index or unit straw weight // *Euphytica*. 1985, vol. 34, iss. 1, pp. 33–41. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00022861>.
- Thurling N., Ratinam M.* Early generation selection for grain yield in narrow-leaf lupin (*Lupinus angustifolius* L.) II. Variation in early segregating generations of a selected cross // *Plant Breeding*. 1989, vol. 102, iss. 4, pp. 286–295. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1989.tb01257.x>.
- Utz H. F., Alber K. D., Schnell F. W., Snoy M.-L.* Selektion in frühen Generationen des Winterweizens. I. Merkmalskorrelationen // *Zeitschrift für Pflanzenzüchtg.* 1973, vol. 70, pp. 38–50.
- Van Oeveren A. J.* A comparison between single seed descent and early cross selection in wheat breeding // *Euphytica*. 1991, vol. 58, iss. 3, pp. 275–287. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00025260>.
- Van Ooijen J. W.* The predictive value of quantitative genetic parameters in autogamous crops: bias caused by intergenotypic competition. 2. F_{∞} -variance // *Euphytica*. 1989, vol. 44, iss. 1/2, pp. 95–108. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00022604>.
- Weber W. E.* Selection in early generations // *Efficiency in Plant Breeding*. 1984, pp. 72–81. Proceedings of the 10th Congress of the European Association for Research on Plant Breeding, EUCARPIA Wageningen, the Netherlands, 19–24 June 1983.
- Whan B. R., Rathjen A. J., Knight R.* The relation between wheat lines derived from the F2, F3, F4 and F5 generations for grain yield and harvest index // *Euphytica*. 1981, vol. 30, iss. 2, pp. 419–430. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00034006>.
- Whan B. R., Rathjen A. J., Knight R.* Response to selection for grain yield and harvest index in F2, F3 and F4, derived lines of two wheat crosses // *Euphytica*. 1982, vol. 31, iss. 1, pp. 139–150. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00028316>.
- Wiersma J. J., Busch R. H., Fulcher G. G., Hareland G. A.* Recurrent selection for kernel weight in spring wheat // *Crop Science*. 2001, vol. 41, no. 4, pp. 999–1005. DOI: 10.2135/cropsci2001.414999x.
- Wricke G., Weber W. E.* Quantitative genetics and selection in plant breeding, de Gruyter, New York. 1986
- Yonezawa K.* Practical implication of improving the precision of genotype assessment in selection – A theory // *Euphytica*. 1983, vol. 32, iss. 2, pp. 543–555. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00021467>.
- Yuan W., Peng S., Cao C., Virk P., Xing D., Zhang Y., Visperas R. M., Laza R. C.* Agronomic performance of rice breeding lines selected based on plant traits or grain yield // *Field Crops Research*. 2011, vol. 121, iss. 1, pp. 168–174. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.12.014>.