

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-1-68-81

УДК:633.521; 575.13; 575.11.
1, 3; 575.117

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

Е. А. Пороховинова

Федеральный
исследовательский центр
Всероссийский институт
генетических ресурсов
растений имени
Н. И. Вавилова,
190000 Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская д. 42, 44,
Россия,
e-mail: e.porohovinova@vir.nw.ru**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ВОССТАНОВЛЕНИЯ
ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ У ЛИНИЙ ЛЬНА (*LINUM
USITATISSIMUM* L.) С ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ
МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТЬЮ**

Актуальность. Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) широко применяется для создания гетерозисных гибридов многих культурных растений. У льна описано около 5 типов ЦМС, большинство из которых не сохранилось. Вновь выделенные источники ЦМС могут быть вовлечены в гетерозисную селекцию. **Материал и методы.** В качестве источников ЦМС использованы три линии. Гк-204 (Cyt^{s1} – тип цитоплазмы) обладает открытым цветком с укороченными, изогнутыми тычиночными нитями и стерильными, практически без пыльцы, пыльниками, но завязывает немного семян при самоопылении в конце вегетационного периода. Линии гк-208 (Cyt^{s2}) и гк-188 (Cyt^{s3}) абсолютно фертильны, стерильность проявляется только в результате гибридизации с другими линиями. У F_2 окончательное разделение на классы по стерильности проводили исходя из завязываемости коробочек и семян с применением дискриминантного анализа. **Результаты.** В F_2 всех скрещиваний были реципрокные различия. В прямом направлении выщеплялись стерильные гибриды, часто с трубчатыми цветками, препятствующими перекрестному опылению, а в обратном – растения всегда фертильны. У стерильных гибридов были изогнутые, укороченные тычиночные нити. В скрещиваниях гк-204 (♀) с гк-2, 368, 255 восстановления фертильности не происходит и расщепление только по форме стерильного цветка. В скрещиваниях гк-204 (*rfo6*) × гк-53 (*rft3-2*) и гк-208 × гк-124 (*rft3-7*, *rfo-6-2*) расщепление соответствовало 9 фертильных открытых: 3 стерильных открытых: 1 стерильных трубчатых, для гк-204 (*rfo6*) × гк-176 (*rfo-7*, *rft3-6*) оно было 27:21:16, для гк-208 × гк-210 (*rfo6-3*, *rft6*, *rft7*) – 54:9:1, а для гк-188 × гк-103 (*rfo7*, *rft5-2*) – 12:3:1. У гибридов гк-204 (*rfo6*) с гк-129 и 208 наблюдали расщепление только по стерильности открытых цветков – 3:1, а у гк-204 (*rfo6*) × гк-458 (*RFO8*, *RFO9*) – 57:7. **Выводы.** Выявленные аллели генов восстановления фертильности по характеру проявления можно отнести к трем типам. Первые имеют большую селекционную ценность для введения в источники ЦМС, так как, не мешая проявлению стерильности, не влияют на форму венчика (*rfo6*, *rfo6-2*, *rfo6-3*, *rfo7*). Вторые – контролируют трубчатые стерильные цветки и могут быть как рецессивными (*rft3-2*, *rft3-3*, *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*), так и доминантными (*RFT4-3*). Они нежелательны для селекции, так как снижают вероятность перекрестного опыления. Третьи (*RFO8*, *RFO9*), восстанавливают фертильность у гибридов со стерильной цитоплазмой и геном *rfo6* будут востребованы в гетерозисной селекции. Возможно гены, имеющие одинаковые префиксы аллельны, например, *rfo6-2*, *rfo6-3*, но тесты на аллелизм для них не проводились.

Ключевые слова:*Linum usitatissimum*, генетическая коллекция, гены *Rf*, дискриминантный анализ, плейотропный эффект ЦМС, трубчатая форма цветка**Поступление:**

25.12.2016

Принято:

06.03.2017

E. A. Porokhovinova

The N. I. Vavilov
All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,
St. Petersburg,
190000 Russia,
e-mail: e.porokhovinova@
vir.nw.ru

Key words:

Linum usitatissimum, genetic
collection, *Rf* genes, discrimi-
nant analysis, pleiotropic effect
of CMS, tubular shape of the
flower

Received:

25.12.2016

Accepted:

06.03.2017

**GENETIC CONTROL OF FERTILITY RESTORATION IN
CMS LINES OF FLAX (*LINUM USITATISSIMUM*)**

Background. Cytoplasmic male sterility (CMS) is widely used for producing heterotic hybrids of many cultivated plants. For flax, about 5 types of CMS were described, but most of them did not survive. Newly identified sources of CMS may be involved in heterosis breeding. **Material and methods.** As a source CMS, three lines were used. Gc-204 has an open flower with short, curved stamen filaments and sterile anthers, with almost no pollen, but forms few seeds after self-pollination in the end of the growing season. Lines gc-208 and gc-188 are absolutely fertile; their sterility is manifested only as a result of hybridization with other lines. In F₂, final division into sterility classes was carried out on the basis of the formed bolls and seeds using discriminant analysis. **Results.** All crosses showed reciprocal differences in F₂. Direct crosses resulted in sterile hybrids, often having tubular flowers that prevent cross-pollination, but in reverse crosses the progeny was always fertile. Sterile hybrids had curved, short filaments. In the crosses of gc-204 (♀) with gc-2, 368, 255 restoration of pollen fertility didn't occur, and segregation was observed only in the shape of sterile flowers. In crosses gc-204 (*rfo6*) × gc-53 (*rft3-2*) and gc-208 × gc-124 (*rft3-7*, *rfo-6-2*) segregation in F₂ corresponded to 9 open fertile flowers: 3 open sterile flowers: 1 tubular sterile flower; for gc-204(*rfo6*) × gc-176(*rfo-7*, *rft3-6*) it was 27:21:16; for gc-208 × gc-210 (*rfo6-3*, *rft6* *rft7*) it was 54:9:1; for gc-188 × gc-103 (*rfo7*, *rft5-2*) it was 12:3:1. In the hybrids of gc-204 (*rfo6*) with gc-129 and 208, segregation was observed only in the sterility of open flowers (3:1), while in the cross gc-204 (*rfo6*) × gc-458(*RFO8*, *RFO9*) it was 57:7. **Conclusions.** The identified alleles of fertility restoration genes can be attributed to three types according to the nature of their manifestation. The first one has a greater breeding value for its introduction into the sources of CMS, as their alternative alleles don't affect the corolla's shape along with sterility manifestation (*rfo6*, *rfo6-2*, *rfo6-3*, *rfo7*). The second type controls tubular sterile flowers, and can be both recessive (*rft3-2*, *rft3-3*, *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*) and dominant (*RFT4-3*). They are undesirable for breeding because they reduce the probability of cross pollination. The third type (*RFO8*, *RFO9*) restores fertility in hybrids with sterile cytoplasm and the *rfo6* gene, and will be useful in heterosis breeding. Probably the genes having the same allelic prefixes, for example, *rfo6-2*, *rfo6-3*, are the allelic ones, but the tests for their allelism have not been carried out.

Введение

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) широко используется для создания гетерозисных гибридов у многих культурных растений. Как правило, она появляется в отдаленных скрещиваниях, или соматической гибридизации, выщепляется при длительном самоопылении, или в результате соматоклональной изменчивости (Danilenko, Davydenko, 2003).

За возникновение ЦМС отвечают мутации в митохондриальном геноме, часто с образованием химерных генов, затрагивающие субъединицы АТФ-синтазы (*atp*), компоненты дыхательной цепи (*nad*, *cox*), рибосомальную РНК (*rrn26*) и белки (*rps12*), т-РНК или просто *orf* с неизвестной функцией. В качестве восстановителей фертильности выступают ядерные гены, инактивирующие часть генома митохондрии, влияющего на экспрессию ЦМС локуса, посттрансляционную регуляцию, РНК редактирование, а также элиминацию конечного продукта (Danilenko, Davydenko, 2003, Anisimova, Gavrilova, 2012). По фенотипическому проявлению мужская стерильность может быть (1) спорогенной, когда пыльца не формируется; (2) структурной, при которой модифицированные органы цветка не позволяют ему самоопыляться, здесь могут (2a) изменяться соотношения размеров, или быть (2b) гомеозисные превращения тычинок в пестилоиды песталоиды или карпеллы; (3) функциональной, когда пыльца формируется, но пыльники не раскрываются (Hanson, Bentolila, 2004, Kumar, 2013). Большинство из источников ЦМС льна имеет закрытый (или полузакрытый) тип цветения, деформированные тычиночные нити, желтые щуплые пыльники и какие-либо отклонения от «дикого типа» (голубой) окраски цветка. Это показывает влияние генома митохондрий на проявление окраски и формы цветка или предпочтение проявления ЦМС в цветках не «дикого типа». У ЦМС форм петунии, табака и подсолнечника также часто встречаются деформированные тычинки, у табака бывает трубчатый цветок (Anashhenko, 1968, Varanova et al., 2015, Hanson, Bentolila, 2004). ЦМС у льна была описана

за 10 лет до ее официального открытия у кукурузы (Bateson, Gairdner, 1921, Rhoades, 1931, Khadzhinov, 1935 by Anisimova, Gavrilova, 2012). Основные работы по изучению восстановления фертильности проводились в 50-70-х годах прошлого века (Ryukova, 1979). Создание гетерозисных гибридов в то время оказалось не рентабельным, так как лен имеет малую площадь питания и для их получения необходимо иметь много семян ЦМС линии. Большинство ЦМС линий со временем было утеряно. Сейчас интерес к таким линиям может возникнуть вновь, так как к сортам льна предъявляются иные, чем ранее требования.

У льна известно около пяти типов ЦМС, большинство из которых затрагивают окраску и форму цветков. Первый тип описан в скрещиваниях стелющегося льна, выщепившегося из образца *L. grandiflorum* Desf. (Bateson, Gairdner, 1921, Gairdner, 1929) или *L. floccosum* L. (Gajewski, 1937 by Rykova, 1979). Стерильные гибриды имели полусвернутый цветок с изогнутыми тычиночными нитями и более или менее атрофированными пыльниками. В скрещиваниях оба родителя и F₁ были мужски фертильны. Стерильность части F₂ обуславливало сочетание цитоплазмы от потомка дикого вида и гомозиготизация по гену *m*, полученному от отцовской формы (Gairdner, 1929).

Другой тип ЦМС найден в США, независимо у трех сортов 'Marine 96', 'Redwood 137', 'Normal 126' и изучался одновременно. В качестве плейотропного эффекта эта ЦМС обуславливает трубчатый венчик с мелкими лепестками. Материнские линии уже мужкистерильны (Dubey, Singh, 1965, 1966; Kumar, Singh, 1970, 1972). Восстановителями фертильности здесь служат четыре аллеля гена *Ms* – *Ms* (полная фертильность) > *Ms*₂ (он же *Pf*₂, не полное восстановление фертильности) > *Ms*₁ (он же *Pf*₁, еще более слабое восстановление фертильности) (Kumar, Singh, 1970, 1972), *Ms* ≈ *Ms*₃ (Comstock, 1965, 1970). Возможно, этот тип ЦМС не однороден, так как, несмотря на одинаковую форму цветка, один источник ЦМС отличается от двух других по проявлению на уровне формирования пыльцы (Dubey, Singh, 1965).

Третий тип ЦМС описан у формы из Палестины (к-1991) с бледно-голубым (почти белым) венчиком, оранжевыми фертильными пыльниками и светло-коричневыми семенами (Rogash, 1968 by Rykova, 1979), на его основе созданы две линии ЦМС Светоч 1560 и Светоч 1561, также с фертильными цветками. Стерильность и реципрокные различия проявляются во втором поколении от скрещивания каждого из них с другими образцами. Для них удалось подобрать образец, при скрещивании с которым образовывались цветки с редуцированными лепестками, но стерильными пыльниками, а также формы, при гибридизации с которыми получают растения с полуоткрытыми цветками и стерильной пылью, или с рыльцами, выходящими наружу из стерильного цветка, который сохраняется 2–3 дня (Marchenkov, 1979; Marchenkov, 1975, 1977 by Rykova, 1979; Marchenkov, 1979). Таким образом, в этом случае форма цветка и его стерильность имеют разную генетическую основу. Светоч 1560 всегда однороден, а из Светоч 1561 спонтанно выщепляются стерильные формы, которые имеют трубчатый, редуцированный венчик и закрытый тип цветения, к последним не удалось подобрать восстановителей фертильности (Marchenkov, 1979).

Четвертый тип ЦМС получен из сорта 'Redwood' и в качестве плейотропного эффекта с варьирующей экспрессивностью имел закрытый тип цветения. Пыльники у этих растений белые, крупные, сморщенные, а пыльца не образуется (Sorochinskaya, Galkin, 1977). Возможно, он идентичен второму типу, так как был получен из сорта льна того же названия.

Пятый тип выделен в популяции *L. nervosum* Waldst. & Kit., из Франции, расщепляющейся как по окраске, так и по размеру и форме цветков (Rykova, 1979).

Следующие типы ЦМС (или генной мужской стерильности?) были изучены и (или) получены с помощью методов обратной генетики. Z. Hui с соавторами (Hui et al., 2010) на основе гомологии с геном *Ms2 Arabidopsis thaliana* клонировали ген *MS2-F* у линии с доминантной генной мужской стерильностью. Но не было показано с по-

мощью классического генетического анализа какого-либо расщепления по фертильности у льна. Интересно, что продукт гена *MS2* – редуктаза жирных кислот локализован в пластидах и нужен для развития оболочки пыльцы (Chen et al., 2011). S. Kumar с соавторами (Kumar et al., 2013) при скрещивании двух фертильных образцов 'Double Low' и 'McDuff' получили расщепление по стерильности пыльцы, которое не соответствовало Менделевскому. Стерильность контролировалась температурочувствительным геном *LuWD40-1* (из сорта 'McDuff'), последовательность которого была гомологична на 89% гену *MS2-F* (Hui et al., 2010 by Kumar et al., 2013). После агробактериальной трансформации этим геном сорта 'Prairie Grande', трансформанты с его сверхэкспрессией имели закрытую форму цветка, редуцированные стерильные пыльники на изогнутых тычиночных нитях (Kumar et al., 2013). Исторически сложилось, что у льна гены восстановители фертильности описывались как альтернативные аллели генов мужской стерильности, т. е. вместо принятого позже на других объектах символа «*RF*» использовался «*m*» или «*ms*» (Gairdner, 1929; Comstock, Ford, 1968; Comstock, 1970, Rykova, 1979). Может быть, тому способствовало и отсутствие у льна корректно описанной генной мужской стерильности. Это не мешало авторам определять аллели генов *Ms* как в восстановители фертильности. В нашей работе мы приводим название генов в соответствии с общепринятой терминологией, добавляя в конце аббревиатуры гена символ T для генов, контролирующих трубчатые (*RFT* – *Restore Fertility of Tubular flower*) или O открытые (*RFO* – *Restore Fertility of Male Sterility of Open flower*) мужкостерильные цветки.

Материалы и методы

Работу проводили в 2006–2016 гг. на полях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург). В скрещивания включали линии шестого поколения инбридинга, созданные в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР.

Для генетического анализа проводили ре-ципрокные скрещивания, в котором использовали линии, приведенные в таблице 1. В качестве источников ЦМС использованы три линии, которые имеют Cyt^{s1} Cyt^{s2} и Cyt^{s3} типы цитоплазмы. Первая, гк-204 – линия 1 выделена из к-7091 (DTV 7381, Франция, INRA), обладает открытым цветком с укороченными изогнутыми тычиночными нитями и стерильными, практически без пыльцы, пыльниками. В результате многочисленных отборов и инцухта у нее удалось добиться стабильного завязывания небольшого количества семян при самоопылении в конце вегетационного периода.

В процессе создания этой линии отмечено, что в холодную, пасмурную и влажную погоду ее цветки чаще имеют пыльники с пыльцой, чем в сухую и солнечную. Благоприятное влияние на образование семян играет выращивание линии под изолятором. То есть, для ее поддержания не нужен закрепитель ЦМС и нет необходимости использовать принудительное опыление. С другой стороны, это накладывает некоторое ограничение при разделении стерильных и фертильных гибридов, которое легко преодолевается с использованием современных математических методов.

Таблица 1. Характеристика линий генетической коллекции льна ВИР, различающихся по фертильности пыльцы

Table 1. Characteristics of the lines from the VIR flax genetic collection differing in pollen fertility

Линия	Родословная	Генотип и цитотип	Деформация тычиночных нитей	Пыльники	
				окраска	фертильность
гк-204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)	Cyt^{s1} , <i>rfo6</i>	есть	желтая	почти стерильные
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	Cyt^{s2} , <i>RFO6</i>	нет	«	фертильные
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	Cyt^{s3} , <i>rft5-2?</i>	«	«	«
гк-2	л-1 из к-48 (селекции Альтгаузена, Россия)	<i>rfo6 RFT4-1RFT4-2</i>	«	голубая	«
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Беларусь)	Cyt^f , <i>rft3-2</i>	«	светло-оранжевая	«
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	Cyt^f , <i>rft5?</i>	«	«	«
гк-458	л-1 из к-7776 (восстановитель фертильности, Россия, ВНИИМК)	Cyt^f , <i>RFO8</i> , <i>RFO9</i>	«	«	«
гк-255	л-3 (л-1-1 к-6272 × л-1 к-6815), Россия, ВИР	Cyt^f , <i>rfo6</i> , ?	«	«	«
гк-176	л-1 (л-1 к-6815 × л-4 к-5896), Россия, ВИР	Cyt^f , <i>rfo7</i> , <i>rft3-6</i> , <i>rft3-7</i>	«	«	«
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	Cyt^f , <i>rfo7</i> , <i>rft5-2</i>	«	желтая	«
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	Cyt^f , <i>rft3-3</i> , <i>rfo6?</i>	«	голубая	«
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, Упитская оп.ст., Литва)	Cyt^f , <i>rfo6-3</i> , <i>rft6</i> , <i>rft7</i>	«	голубая	«
гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев.Ирландия)	Cyt^f , <i>rft3-7</i> , <i>rfo6-2</i>	«	серая	«
гк-368	л-1 (л-3 к-3178 × л-1 к-6284), Россия, ВИР	Cyt^f , <i>rfo6</i> , <i>RFT4-3</i>	«	светло-оранжевая	«

Другие две линии гк-208 линия 1 из к-7947 ('Pale Blue Crimped', США) и гк-188 линия 3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar) абсолютно фертильны, так как изначально несут в своем генотипе гены восстановители фертильности, а стерильность проявлялась

только в результате гибридизации с неимеющими нужной аллели линиями.

В качестве отцовских форм использовали линии различного эколого-географического происхождения, среди них предпочтение отдавалось несущим ген розовой окраски цветка, так как по предвари-

тельным данным он мог быть сцеплен с геном восстановителем фертильности (Comstock, 1970).

Растения F₁ выращивали под изолятором и обмолачивали индивидуально. Полученные гибриды второго поколения выращивали рядом с родительскими формами и при наличии семян с F₁. В анализе использовали индивидуальное этикетирование растений, что позволяло учитывать несколько цветков, распутившихся в разное время. Определение стерильных и фертильных форм у гибридов осуществляли во время цветения по первому и второму цветкам, а при несовпадении фенотипов – по следующим. Как правило, стерильность пыльников сопровождалась изогнутостью и (или) укороченностью тычиночных нитей. После созревания подсчитывалось число семян в коробочке I порядка и четырех – II порядка, а также число незавязавшихся из них. В большинстве скрещиваний оконча-

тельное разделение на фенотипические классы по фертильности/стерильности проводили с применением дискриминантного анализа при помощи программы Statistica 7.0. (Nasledov, 2012, StatSoft, Inc., 2013). В качестве обучающей выборки (центр каждого класса) использовали родительские линии, гибриды второго поколения противоположного направления скрещивания. Гибрид относили к тому классу, где значение функции классификации максимально. Для примера, в работе подробно обсуждается дискриминантный анализ F₂ ♀гк-204 × ♀гк-53. В статье приняты следующие сокращения для описания стерильности и формы цветка: ферт. – фертильный; стер. – стерильный; откр. – открытый; труб. – стерильный трубчатый. Открытые цветки могут быть как фертильными, так и стерильными, а трубчатые – всегда стерильны, поэтому при необходимости уточняется форма стерильных цветков.

Таблица 2. Завязываемость коробочек и семян у родительских линий и их гибридов, различающихся по фертильности пыльцы
Table 2. Boll and seed formation in parental lines and their hybrids differing in pollen fertility

Скрещивание	Год	Число семян в коробочке, шт.								Не завязавшиеся коробочки, %											
		P ₁ (♀)	P ₂ (♂)	P ₁ ×P ₂				P ₂ ×P ₁				P ₁ (♀)	P ₂ (♂)	P ₁ ×P ₂				P ₂ ×P ₁			
				F ₁	фенотипы F ₂				F ₁	фенотипы F ₂				F ₁	фенотипы F ₂						
					откр. ферт.	откр. стер.	туб. стер.	откр. ферт.		откр. ферт.	откр. стер.				туб. стер.	откр. ферт.	откр. ферт.	откр. стер.	туб. стер.	откр. ферт.	
пк-204×пк-53	2013	27±0.2	73±0.3	46±0.3	68±0.2	21±0.4	0.2±0.3	6.7±0.1	12±3	4±4	нд	4±2	43±7	70±6	2±1						
пк-204×пк-159	2013	27±0.2	61±0.6	46±0.7	42±0.3	0.8±0.2	0.1±0.1	6.2±0.3	12±3	2±2	нд	23±5	70±4	98±2	5±2						
пк-204×пк-368	2013	27±0.2	85±0.2	1.3	6	0.6±0.2	0.8±0.4	6.9±0.6	12±3	0±0	нд	20	73±8	84±6	3±3						
пк-204×пк-255	2013	27±0.2	80±0.3	1.2±0.4	9	0.5±0.5	0±0	нд	12±3	2±2	нд	0	90±10	95±5	нд						
пк-204×пк-176	2013	27±0.2	71±0.4	4.5±0.3	5.3±0.2	1.6±0.2	0.6±0.1	5.8±0.2	12±3	0±0	0±0	4±1	32±4	62±5	1±1						
пк-204×пк-129	2013	27±0.2	58±0.2	5.7±0.5	5.5±0.2	1.5±0.2	0.5±0.3	5.7±0.2	12±3	11±2	0±0	10±2	47±8	50±29	2±1						
пк-204×пк-458	2014	20±0.3	88±0.3	6.8±0.2	7.2±0.1	3.1±0.3	нет	7.2±0.3	38±6	0±0	нд	1±0	16±5	нет	0±0						
пк-204×пк-208	2016	27±0.3	68±0.3	4.6±0.8	5.6±0.1	3.1±0.2	нет	6.1±0.2	27±5	10±3	15±3	12±1	33±3	нет	6±2						
пк-208×пк-124	2014	88±0.1	8.1±0.2	нд	8.0±0.1	3.1±0.3	0.5±0.2	8.5±0.1	0±0	0±0	нд	0.9±0.4	26±5	78±4	0.6±0.3						
пк-208×пк-210	2016	7.7±0.4	5.3±0.5	нд	5.2±0.3	5.4±0.6	5.5±0.5	5.7±0.4	1±1	3±2	нд	12±3	13±6	0±0	6±2						
пк-188×пк-103	2016	4.2±0.5	6.1±1.0	нд	4.8±0.2	3.4±0.5	1.8±0.5	6.0±0.3	2±2	4±4	нд	14±2	24±5	44±12	9±2						

Примечание: н.д. – нет данных

Таблица 3. Реципрокные различия по восстановлению фертильности пыльцы у F₁ от скрещивания гк-204 с другими линиями
Table 3. Reciprocal differences of pollen fertility restoration in F₁ from the crosses of gc-204 with other lines

Направление скрещивания	Год изучения	Число семян в коробочке		Стерильность цветков и завязываемость коробочек
		среднее	min-max	
гк-204 × гк-53	2012	4,6	4,4–5,2	Фертильны, иногда есть стерильные цветки. Все фертильны.
гк-53 × гк-204		4,9	4,4–5,4	
гк-204 × гк-159	2012	4,6	3,5–5,9	Стерильны, много не завязавшихся коробочек, есть только коробочки после вторичного цветения. Все фертильны.
гк-159 × гк-204		5,4	5,2–5,6	
гк-204 × гк-2	2004, 2010			Стерильны, много не завязавшихся коробочек, завязались только единичные коробочки. Все фертильны.
гк-2 × гк-204				
гк-204 × гк-368	2012	1,3	1,3	Стерильны, много не завязавшихся коробочек, есть только коробочки после вторичного цветения. Все фертильны.
гк-368 × гк-204		4,3	3,8–4,8	
гк-204 × гк-255	2012	1,2	0,8–2,3	Стерильны, много не завязавшихся коробочек.
гк-204 × гк-176	2012	3,9	2,2–4,9	Стерильные и фертильные цветки, хорошая завязываемость коробочек. Все фертильны.
гк-176 × гк-204		4,3	3,5–5,0	
гк-204 × гк-129	2012	5,2	4,3–5,8	Все фертильны. «
гк-129 × гк-204		3,8	3,8	
гк-204 × гк-458	2013	7,3	7,2–7,5	«
гк-458 × гк-204		6,8	6,4–7,3	
гк-204 × гк-208	2015	7,8	7,2–8,4	«
	2016	4,6	5,0–8,2	«
гк-208 × гк-204	2015	7,9	6,8–9,0	«
	2016	5,5	5,5–9,0	«

Результаты и обсуждение

В F₁ от скрещивания гк-204 с линиями различного происхождения наблюдались реципрокные различия. В скрещиваниях гк-204 (♀) с гк-2, 53, 159, 176, 255, 368 у растений F₁ были стерильные пыльники, тогда как в противоположном направлении все цветки – всегда фертильны. У стерильных гибридов продлевалось время цветения, за счет образования большего количества цветков. Стерильность имела варьирующую экспрессивность, степень проявления которой отличалась и при использовании различных отцовских форм. У F₁ ♀гк-204 × ♂гк-53 и 176 преобладали фертильные цветки, и была хорошая завязываемость коробочек, с ♂гк-159 и 368 завязались только коробочки после вторичного цвете-

ния, а с ♂гк-2 и 255 завязались только единичные коробочки с 1-2 семенами в каждой. У F₁ гк-204 × гк-208, а также с линией восстановителем фертильности (гк-458) и родственной ей линии (гк-129) реципрокных различий не наблюдалось (табл. 2, 3).

Все гибриды от скрещивания ♀ гк-53 × ♂ гк-204 были фертильны, тогда как в обратном направлении было три класса расщепления по фертильности и форме венчика: фертильные открытые, стерильные открытые, стерильные трубчатые. Все гибриды с трубчатыми цветками всегда имели изогнутые тычиночные нити и стерильную пыльцу, тогда как у растений с открытым цветением была варьирующая экспрессивность, то есть не все цветки на растении имели стерильные пыльники (см. табл. 2,

3). Окончательно разделение на фенотипические классы проводили при помощи дискриминантного анализа. Значение коэффициента λ Уилкса = 0,39468; approx. $F(2, 150) = 115,03$ (теор. = 3,90). Для обучающей выборки была получена корректная классификация на 92,8% (табл. 4).

Таблица 4. Определение стерильности пыльцы по завязываемости коробочек и семян у F_2 гк-204 × гк-53
Table 4. Determination of pollen sterility on the basis of boll and seed formation in F_2 of the cross gc-204 × gc-53

	Родительские линии		F_2			
	гк-53	гк-204	♀гк-53 × ♂гк-204	♀гк-204 × ♂гк-53		
Форма цветка	откр.	откр.	откр.	откр.	откр.	трубч.
Пыльники	ферт.	стер.	ферт.	ферт.	стер.	стер.
Число семян в коробочке ($SinB$)	7,3±0,3	2,7±0,2	6,7±0,1	6,8±0,2	2,1±0,4	0,2±0,3
% незавязавшихся коробочек (nB)	4±4	12±3	2±1	4±2	43±7	70±6
Функция классификации*				$3,97 \times SinB + 0,03 \times nB - 13,76$	$1,90 \times SinB + 0,11 \times nB - 5,05$	

*Фенотипы определяли по результатам дискриминационного анализа.

Фертильные растения F_2 ♀гк-204 × ♂гк-53 статистически не отличались от гк-53 и F_2 обратного направления скрещивания по числу семян в коробочке и количеству незавязавшихся коробочек. Гибриды с открытыми стерильными цветками при свободном цветении имели по сравнению с гк-204 незначительно меньше семян в коробочке и больше незавязавшихся коробочек. Гибриды с трубчатыми цветками практически не завязали плодов, а в единичных коробочках часто не было семян (см. табл. 2).

После окончательного определения фенотипов у F_2 ♀гк-204 × ♂гк-53 расщепление соответствовало дигенному – 9 ферт.: 3 стер.: 4 трубч., где ген *rfo6*, позволяющий проявиться стерильности, не влияя на открытость цветка, тогда как ген *rft3-2* помимо мужской стерильности приводит к деформации венчика (табл. 5).

В следующей группе скрещиваний (♀гк-204 с ♂гк-159, 2, 368, 255) наличие фертильных гибридов может быть вызвано неполной пенетрантностью гена *rfo6* у гомозигот. В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-159 наблюдалось расщепление 18 ферт.: 55 стер.: 18 трубч. (см. табл. 5). Для объяснения могут быть выдвинуты две гипотезы. H_{01} (3 стер., откр.: 1 стер., трубч.) предполагает что 18 стерильных растений были ошибочно описаны как фертильные. Тогда оба родителя несут аллельные гены *rfo6*, а гк-159 гомозиготна по гену *rft3-3*, обуславливающему трубча-

тые цветки. H_{02} (3 ферт.: 9 стер.: 4 трубч.) предполагает, что существует рецессивный ген восстановитель фертильности, который не работает у трубчатых цветков, гомозигот по гену *rft3-3*. В пользу первой гипотезы говорит небольшое число семян в коробочках фертильных гибридов (см. табл. 2), а также появление в последующих поколениях у стерильных гибридов единичных фертильных цветков.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-2 было расщепление 14 стер., откр.: 12 стер., трубч. (см. табл. 5). Обе линии гомозиготны по гену *rfo6*, также можно обсуждать дигенное наследование трубчатости (9 к 7 с генами *rft3-4*, *rft3-5* или 7 к 9 с генами *MST4-1* *MST4-2*).

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-368 наблюдалось расщепление 8 ферт. : 9 стер. : 33 трубч. (см. табл. 5). Его может объяснять несколько гипотез. H_{01} (1 стер. откр.: 3 стер., трубч.) предполагает, что 8 стерильных растений были ошибочно описаны как фертильные. Тогда оба родителя несут аллельные гены *rfo6*, а гк-368 гомозиготна по гену *RFT4-3*, обуславливающему трубчатые цветки. $H_{02(03)}$ [3 (4) ферт. : 4 (3) стер., откр. : 9 стер., трубч.] подразумевают существование двух доминантных генов, контролирующих образование трубчатых цветков, рецессивная аллель одного из которых дает стерильные открытые цветки, а другого – фертильные.

Таблица 5. Генетический контроль восстановления фертильности пыльцы
у F2 от скрещивания ♀гк-204 с ♂гк-53, 159, 2, 368, 255, 176, 129, 458

Table 5. Genetic control of pollen fertility restoration in F2 from the crosses of ♀gc-204 with ♂gc-53, 159, 2, 368, 255, 176, 129, 458

Фенотип				Цветок/пыльники			Σ	χ ² _{пр.*}	Пыльники		Σ	χ ² _{пр.}	Цветок		Σ	χ ² _{пр.}
				откр. ферт.	откр. стер.	груб. стер.			ферт.	стер.			откр.	груб.		
линии	гены	Год	H ₀													
гк-204× гк-53	<i>rfo6</i> <i>rft3-2</i>	2013	пр. H ₀	71 9	27 3	26 4	124 16	1,43	71 9	53 7	124 16	0,05	98 3	26 1	124 4	1,08
гк-204× гк-159	<i>rfo6</i> <i>rft3-3</i> <i>rfo6?</i>	2013	пр. H ₀₁ H ₀₂	18 нет 3	55 3 9	18 1 4	91 4 16	1,32 1,33	18 3	73 един. 13	91 16	0,06	73 3 3	18 1 1	91 4 4	1,32 1,32
гк-204× гк-2	<i>rfo6</i> <i>rfo6</i> <i>RFT4-1</i> <i>RFT4-2</i>	2011	пр. H ₀₁ H ₀₂ H ₀₃	нет	14 3 9 7	12 1 7 9	26 4 16 16	6,21 0,06 0,06		един. един. един.			14 3 9 7	12 1 7 9	26 4 16 16	6,21 0,06 1,08
гк-204× гк-368	<i>rfo6</i> <i>rfo6</i> <i>RFT4-3</i>	2015	пр. H ₀₁ H ₀₂ H ₀₃ H ₀₄ H ₀₅ H ₀₆	8 нет 4 3 нет 1 1	9 1 3 4 7 3 6	33 3 9 9 12 9	50 4 16 16 16 16 16	2,16 2,48 2,03 1,93 8,16 13,52	8 1 3 1 1	42 един. 3 13 един. 15 15	50 4 16 16 16 16	2,16 0,25 8,11 8,11	17 1 7 7 1 7	33 3 9 9 3 9	50 4 16 16 16 16	2,16 1,93 1,93 1,93 2,16 1,93
		2013	пр. H ₀₁ H ₀₂ H ₀₃ H ₀₄ H ₀₅	1 нет 4 3 нет 1	6 1 3 4 7 3	9 3 9 9 12	16 4 16 16 16 16	3,00 5,25 2,33 0,00 3,75	1 1 3 1	15 един. 3 13 един. 15	16 4 16 16	0,00 3,00 1,64 0,00 0,00	7 1 7 7 1	9 3 9 9 3	16 4 16 16 4	3,00 0,00 0,00 0,00 3,00

			H₀₆	1	6	9	16	0,00	1	15	16	0,00	7	9	16	0,00
ГК-204×	<i>rfo6</i>	2013	пр.	1	4	4	9		1	8	9		5	4	9	
ГК-255	<i>rfo6</i>		H₀₁	нет	7	9	16	0,51		един.			7	9	16	0,51
	?		H₀₂	1	6	9	16	0,68	1	15	16	0,36	7	9	16	0,51
			H₀₃	4	3	9	16	4,09	1	3	4	0,93	7	9	16	0,51
			H₀₄	3	4	9	16	1,86	3	13	16	0,34	7	9	16	0,51
			H₀₅	1	3	12	16	4,63	1	15	16	0,36	1	3	4	4,48
ГК-204×	<i>rfo6</i>	2013	пр.	26	18	20	64		26	38	64		44	20	64	
ГК-176	<i>rfo7</i>	семья	H₀₁	27	21	16	64	1,47	27	37	64	0,06	3	1	4	1,33
	<i>rft3-6</i>	I	H₀₂	81	63	112	256	4,24	81	175	256	2,39	9	7	16	4,06
			H₀₃	63	81	112	256	9,21	63	193	256	8,85	9	7	16	4,06
			H₀₄	21	27	16	64	5,19	21	43	64	1,77	3	1	4	1,33
			H₀₅	9	3	4	16	6,78	9	7	16	6,35	3	1	4	1,33
ГК-204×	<i>rfo6</i>	2013	пр.	17	26	27	70		17	53	70		43	27	70	
ГК-176	<i>rfo7</i>	семья	H₀₁	27	21	16	64	10,87	27	37	64	9,20	3	1	4	6,88
	<i>rft3-6</i>	II	H₀₂	81	63	112	256	6,09	81	175	256	1,75	9	7	16	0,76
	<i>rft3-7</i>		H₀₃	63	81	112	256	1,10	63	193	256	0,00	9	7	16	0,76
			H₀₄	21	27	16	64	7,13	21	43	64	2,31	3	1	4	6,88
			H₀₅	9	3	4	16	30,50	9	7	16	29,06	3	1	4	6,88
ГК-204×	<i>rfo6</i>	2013	пр.	70	22	3	95		70	25	95		92	3	95	
ГК-129			H₀₁	3	1	нет	4	0,09	3	1	4	0,09	един.			
	<i>rft5?</i>		H₀₂	12	3	1	16	2,46	3	1	4	0,09	15	1	16	1,55
ГК-204×	<i>rfo6</i>	2014	пр.	149	20	нет	169		149	20	169					
ГК-458	<i>RFO8,</i>		H₀₁	57	7		64	0,14	57	7	64	0,14				
	<i>RFO9</i>		H₀₂	54	10		64	1,84	54	10	64	1,84				
ГК-204×	<i>rfo6</i>	2016	пр.	91	38	нет	129		91	38	129					
ГК-208			H₀₁	3	1		4	1,37	3	1	4	1,37				

* – $\chi^2_{\text{пр.}}$ – χ^2 практическое; $\chi^2_{0,05, 2}=5,99$; $\chi^2_{0,05, 1}=3,84$.

Таблица 6. Реципрокные различия по восстановлению фертильности пыльцы у F1 от скрещивания гк-208 и гк-188 с другими линиями

Table 6. Reciprocal differences of pollen fertility restoration in F1 from the crosses of gc-208 and gc-188 with other lines

Направление скрещивания	Год изучения	Стерильность цветков и завязываемость коробочек
гк-208 × гк-124	2012	Пыльники светло-оранжевые, иногда стерильные, хорошая завязываемость коробочек.
гк-124 × гк-208		Пыльники голубые, всегда фертильные, хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-210	2013	Пыльники серые, тычиночные нити укороченные, пыльца фертильная, хорошая завязываемость коробочек.
гк-210 × гк-208		Пыльники голубые, всегда фертильные, цветки гомостильные, хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-2	2008	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек. В F ₂ есть растения со стерильными пыльниками.
гк-2 × гк-208		Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-288	2004	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек.
гк-288 × гк-208		
гк-208 × гк-132	2004	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек. Нет реципрокных различий в F ₁ и F ₂ .
гк-132 × гк-208		
гк-208 × гк-136	2004	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек. Нет реципрокных различий в F ₁ и F ₂ .
гк-136 × гк-208		
гк-204 × гк-208	2015, 2016	Все фертильны. Нет реципрокных различий в F ₁ .
гк-208 × гк-53	2008	Пыльники светло-оранжевые, хорошая завязываемость коробочек. В F ₂ есть растения со стерильными пыльниками.
гк-188 × гк-103	2011	Все фертильны. Нет реципрокных различий в F ₁ .
гк-103 × гк-188		

В F₂ ♀гк-204 × ♂гк-255 было расщепление 1 ферт. : 4 стер. : 4 трубч. (см. табл. 5). Формально можно выдвинуть те же гипотезы, что и для предыдущего скрещивания, но исходя из урожайности F₁ (только 9 семян вместо 100–200), можно предположить, что образование всех гибридов носит случайный характер.

В двух семьях F₂ ♀гк-204 × ♂гк-176 наблюдались различные расщепления (см. табл. 5). У первой – 26 ферт. : 18 стер. : 20 трубч.. Это может соответствовать как дигенному (H₀₁ 27:21:16), так и тригенному (H₀₂ 81:61:112) наследованию. Гены *rfo6* и *rfo7* не мешают проявлению стерильности у открытых цветков, а за трубчатость отвечают гены *rfl3-6* (H₀₁, H₀₂) и *rfl3-7* (H₀₂). Гены «трубчатости» маскируют проявление генов *rfo6* и *rfo7*, то есть расщепление по H₀₁ соответствует 3 открытым (фертильным или стерильным) : 1 трубчатому, а по H₀₂ – 9:7. Для H₀₂ существует излишек класса трубчатых цветков ($\chi^2=4,06$). У второй семьи было расщепление 17 ферт. : 26 стер. :

27 трубч. Первая гипотеза, выдвинутая для другой семьи, не подтверждается (27:21:16, $\chi^2 = 10,87$), по второй (81:61:112, $\chi^2 = 6,09$) – есть небольшой излишек класса стерильные открытые цветки, третья гипотеза (61:81:112, $\chi^2 = 1,10$), верна с математической точки зрения, но кажется нам ошибочной, так как подразумевает смену доминирования у генов *rfo6* и *rfo7*. Вероятней всего, отцовская линия гетерогенна по генам *rfl3-6* и *rfl3-7*, и для каждой из семей справедлива своя гипотеза.

Последняя группа скрещиваний (♀гк-204 с ♂гк-129, 458, 208) наиболее интересна для селекционеров, так как отцовские линии являются хорошими восстановителями фертильности.

В F₂ ♀гк-204 × ♂гк-129 наблюдалось расщепление 70 ферт. : 22 стер. : 3 трубч. (см. табл. 5). Его могут объяснять две гипотезы. H₀₁ (3 ферт. : 1 стер.) предполагает что 3 гибрида с открытыми цветками были описаны ошибочно как трубчатые, и стерильность контролируется помимо цито-

плазмы геном *rfo6* материнской линии. H_{02} (12:3:1) объясняется наличием гена *rft5*, работающим только совместно с геном *rfo6*.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-458 было расщепление 149 ферт. : 20 стер. (см. табл. 5). Здесь наблюдается тригенное расщепление и отцовская линия несет три гена восстановителя фертильности – основной ген *RFO6* и два дополнительных доминантных (*RFO8*, *RFO9*), с кумулятивным (H_{01} 57:7), либо независимым действием и подавляющие друг друга (H_{02} 54:10). Восстановитель фертильности (к-7776), из которого получена линия гк-458, специально отбирался по этому признаку из сорта 'Bolley Golden', родоначальника гк-129.

Расщепление F_2 ♀гк-204 × ♂гк-208 соответствует моногенному по гену *rfo6* (см. табл. 5).

Другой источник ЦМС – линия гк-208, полученная из сорта 'Pale Blue Crimped' (к- 7947, США). Сама линия и все отцовские формы в скрещиваниях с ней абсолютно фертильны, то есть здесь стерильность имеет гибридогенный характер. Она имеет еще более варьирующую экспрессивность, чем у гк-204, выраженность которой менялась при использовании различных отцовских форм и от года изучения. У растений F_1 иногда были реципрокные различия, касающиеся окраски пыльников (серые или светло-оранжевые, вместо голубых), а так-же единичные стерильные цветки, что не сказывалось на завязываемости семян (табл. 6).

Таблица 7. Генетический контроль мужской стерильности у F_2 от скрещивания ♀гк-208 с ♂гк-124, 210 и ♀гк-188 с ♂гк-103
Table 7. Genetic control of male sterility in F_2 from the crosses of ♀gc-208 with ♂gc-124, 210 and ♀gc-188 with ♂gc-103

Скрещивание				Цветок /пыльники			Σ	$\chi^2_{пр.}$	Пыльники		Σ	$\chi^2_{пр.}$	Цветок		Σ	$\chi^2_{пр.}$	
				откр. ферт.	откр. стер.	труб.			ферт.	стер.			откр.	труб.			
линии	гены	Год	H_0	ферт.	стер.	стер.											
гк-208 × гк-124	<i>RFO6</i>	2013	пр. H_{01}	73		34	107						73		34	107	
	<i>rft3-7</i> <i>rfo6-2</i>			3		1							4	2,62	3		
гк-208 × гк-210	<i>RFO6</i>	2015	пр. $H_{01, 02}$ H_{03}	149	47	57	253						196	57	253		
	<i>rfo6-3</i> <i>rft6</i> <i>rft7</i>			9	3	4	16						0,94	9	7		
гк-188 × гк-103	<i>rfo7</i> , <i>rft5-2</i>	2016	пр. H_{01}	134	33	6	173						167	6	173		
				12	3	1	16						2,29	3	1		

В «тесте на аллелизм» с первым источником ЦМС (♀гк-204 × ♀гк-208), в прямом направлении расщепление по стерильности соответствовало моногенному, тогда как в обратном – все гибриды были фертильны (см. табл. 5).

У F_2 ♀гк-208 × ♂гк-124 наблюдалось теоретическое расщепление 9 ферт. : 3 стер. : 4 трубч., $\chi^2 = 0,94$. Ген *rfo6-2*, полученный от гк-124, не мешает проявлению стерильности и не влияет на открытость цветка, тогда как ген *rft3-7* в дополнение к мужской

стерильности приводит к деформации венчика (табл. 7).

В F_2 ♀гк-208 × ♂гк-210 было расщепление 191 ферт. : 30 стер. : 4 трубч. (см. табл. 7). Объяснением этого могут служить три гипотезы. По первой из них (54:9:1) ген *rfo6-3* полученный от гк-210 не мешает проявлению стерильности, два других гена *rft6* и *rft7* взаимодействуя между собой и геном *rfo6-3* по принципу некумулятивной полимерии (63 откр. : 1 трубч.) дают трубчатый стерильный цветок. По второй гипотезе

тезе (54:9:1), три рецессивных гена с кумулятивным действием не мешают проявлению стерильности, при нахождении двух из них в гомозиготе – цветки стерильные, а всех трех – трубчатые. Третья гипотеза (57:6:1) подразумевает, что для стерильности необходимо, чтобы ген *rfo6-3* и один из двух других (*rft6* и *rft7*) были в гомозиготе. При последней гипотезе есть небольшой избыток класса гибридов со стерильным открытым цветком.

В скрещиваниях ♀гк-208 с ♂гк-2 и 53 в F₂ также встречались стерильные растения. Все растения F₁ и F₂ ♀гк-208 с ♂гк-188, 132, 136 были фертильны.

Третий источник ЦМС – линия гк-188, полученная из местного индийского образца (к-3002). Она имеет тот же фенотип и генотип (ген *pbcl*) по окраске цветка, что и гк-208.

В F₂ ♀гк-188 × ♂гк-103 наблюдалось теоретическое расщепление 12 ферт. : 3 стер. : 1 трубч. (см. табл. 7). Ген *rfo7* (тот же, что и у гк-176, дочерней гк-103) не мешает стерильности открытых цветков. Трубчатость контролирует ген *rft5-2*, действие которого проявляется только у гомозигот по гену *rfo7*.

Заключение

Из трех типов ЦМС (Cyt^{s1}, Cyt^{s2}, Cyt^{s3}) предпочтительней первая. Выявленные аллели генов восстановления фертильности по характеру проявления можно отнести к трем типам. Первые имеют большую селекционную ценность для введения в источники и (или) закрепители ЦМС, так как, не мешая проявлению стерильности, не влияют на форму венчика (*rfo6*, *rfo6-2*, *rfo6-3*, *rfo7*). Вторые – контролируют трубчатые стерильные цветки и могут быть как рецессивными (*rft3-2*, *rft3-3*, *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*), так и доминантными (*RFT4-3*). Эти гены нежелательны для селекции, так как снижают вероятность перекрестного опыления. Третьи (*RFO8*, *RFO9*), восстанавливают фертильность, у гибридов со стерильной цитоплазмой и геном *rfo6*. Эти гены были получены селекционерами ВНИИМК и должны быть востребованы в гетерозисной селекции. Возможно, гены, имеющие одинаковые префиксы, аллельны, например, *rfo6-2* и *rfo6-3*, но тесты на аллелизм для них не проводились.

References/Литература

- Anashhenko A. V. Male sterility of sunflower (*Helianthus annuus* L.) (Muzhskaya steril'nost' u podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) Avtoref. ...kand. s.-kh. nauk, Leningrad, 1968, 24 p. [in Russian] (Анащенко А. В. Мужская стерильность у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук, Л: 1968, 24 с.).
- Anisimova I. N., Gavrilova V. A. Structural and functional diversity of the genes that suppress phenotype of cytoplasmic male sterility in plants // Proceedings of applied botany, genetics and breeding, 2012, vol. 170, pp. 3–16 [in Russian] (Анисимова И. Н., Гаврилова В. А. Структурно-функциональное разнообразие генов, супрессирующих фенотип цитоплазматической мужской стерильности у растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2012. Т. 170. С. 3–16).
- Baranova E. G., Ivanitskii K. I., Suchkov V. I. Formation of gene pool of sources of cytoplasmic male sterility of tobacco // Apriory. Series: Natural and Technical Sciences, 2015, no. 2, pp. 1–18 [in Russian] (Баранова Е. Г., Ивануцкий К. И., Сучков В. И. Формирование генофонда источников цитоплазматической мужской стерильности табака // Apriory серия: естественные и технические науки. 2015. № 2. С. 1–18).
- Bateson W. M. A., Gairdner A. E. Male-sterility in flax, subject to two types of segregation // Genetics, 1921, vol. 11, pp. 269–275.
- Chen W., Yu X.-H., Zhang X. et al. Zhang Male Sterile 2 encodes a plastid-localized fatty acyl carrier protein reductase required for pollen exine development in *Arabidopsis* // Plant physiology, 2011, vol. 157, pp. 842–853.
- Comstock V. E. Possibility of hybrid flax production // 35th Annual Flax Institute of the USA, Minneapolis, 1965, pp. 24–25.
- Comstock V. E., Ford J. H. Association of seed color with viability of stored flax seed // 38th Annual Flax Institute of the USA, 1968, Minneapolis, pp. 20–22.
- Comstock V. E. Natural crossing onto male – sterile flax and association of male sterility with seed color // 40th Annual flax Institute of the USA, Minneapolis: 1970, pp. 8–9.
- Danilenko N. G., Davydenko O. G. Worlds organelles genomes (Miry genomov organell). Minsk, 2003, 498 p. [in Russian] (Даниленко Н. Г., Давыденко О. Г. Миры геномов органелл. Минск, 2003. 498 с.).
- Dubey D. K., Singh S. P. Mechanism of pollen abortion in three male sterile lines of flax (*Li-*

- num usitatissimum* L.) // Crop science, 1965, vol. 5, pp. 121–124.
- Dubey D. K., Singh S. P. Use of cytoplasmic male sterility for production of hybrid seeds in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Crop science, 1966, vol. 6, pp. 125–127.
- Gairdner A. Male sterility in flax II A case of reciprocal crosses differing in F2 // Journal of genetics, 1929, vol. 21, pp. 117–124.
- Hanson M. R., Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development // The Plant Cell, 2004, vol. 16, pp. 154–169. DOI: 10.1105/tpc.015966.
- Hui Z., Bateer S., Xiao-yun J., Zi-qin L., Qiang L. Study on genes related to male sterility in dominant genic male sterile flax // Proceedings of the 63rd flax institute of the United States. Fargo, North Dakota: Flax Institute of the United States, 2010, pp. 112–122 (abstract).
- Kumar S., Jordan M. C., Datla R., Cloutier S. The *LuWD40-1* gene encoding WD repeat protein regulates growth and pollen viability in flax (*Linum usitatissimum* L.). PLoS ONE. 2013. vol. 8, no. 7, pp. 1–10. DOI: 10.1371/journal.pone.0069124
- Kumar S. Male sterility in vegetables // In: Olericulture – fundamental of vegetable production, 2013, vol. 1, pp. 431–439.
- Kumar S., Singh S. P. Inheritance of male-sterility in some introduced varieties of linseed (*Linum usitatissimum* L.) // Indian Journal agricultural science, 1970, vol. 40, no. 2, pp. 184–191.
- Kumar S., Singh S. P. Inheritance of partial male – fertility in linseed (*Linum usitatissimum* L.) // Indian Journal agricultural science, 1972, vol. 42, no. 1, pp. 34–38.
- Marchenkov A. N. Using forms from VIR world collection for studying CMS in fibre-flax // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding, 1979, vol. 64, iss. 2, pp. 74–78 [in Russian] (Марченков А. Н. Использование материалов коллекции ВИР при изучении ЦМС у льна долгунца // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1979. Т. 64. Вып. 2. С. 74–78).
- Nasledov A. D. Mathematical methods of psychological analysis. Data analysis and interpretation. St Petersburg: Rech, 392 p. [in Russian] (Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. СПб.: Речь, 2012. 392 с.).
- Rhoades M. M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mais* // Science, 1931, no. 1891, pp. 340–341.
- Ryukova R. P. The sources of cytoplasmic male sterility in flax // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding, 1979, vol. 64, iss. 2, pp. 52–58 [in Russian] (Рыкова Р. П. Источники цитоплазматической мужской стерильности льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1979. Т. 64. Вып. 2. С. 52–58).
- Sorochinskaya M. A., Galkin F. M. The raw material and breeding of linseed in VNIIMK (Isxodnyj material i rezul'taty selekcii po l'nu maslichnomu vo VNIIMK) // Bulletin of the N.I. Vavilov institute of plant industry 1977, iss. 69, pp. 30–34 [in Russian] (Сорочинская М. А., Галкин Ф. М. Исходный материал и результаты селекции по льну масличному во ВНИИМК // Бюлл. ВНИИР им. Н.И. Вавилова. 1977. Вып. 69. С. 30–34).
- StatSoft, Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. 2013 URL. <http://www.statsoft.com/textbook>