

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 571.1:633.854.78
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-135-146



Особенности наследования карликового фенотипа у гибридов от скрещивания линий подсолнечника, различающихся по аллелям локуса *Rht1*

И. Н. Анисимова¹, Г. В. Хафизова², Л. Г. Макарова¹, Н. В. Алпатьева¹, М. К. Рязанова¹, О. М. Борисенко³, В. А. Гаврилова¹

¹ Федеральное исследовательское учреждение Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Хьюстонский университет, Хьюстон, Соединенные Штаты Америки

³ Федеральное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, Краснодар, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ирина Николаевна Анисимова, irina_anisimova@inbox.ru

Актуальность. Мировое производство семян подсолнечника базируется на использовании в F₁ гибридов эффекта гетерозиса, который оказывает положительное влияние как на урожайность, так и на высоту растений. Для создания промышленных гибридов с оптимальной высотой нужно использовать короткостебельные линии. Молекулярные механизмы проявления признака у короткостебельных линий генетической коллекции подсолнечника ВИР не изучены.

Материал и методы. Материалом для генетического анализа служили 27 короткостебельных и 10 высокорослых линий подсолнечника генетической коллекции ВИР, а также поколения F₁ и F₂ гибридов от скрещивания высокорослой (ВИР 340) и карликовой (ВИР 171) форм. Родительские линии и гибриды фенотипированы по признакам: высота растения, число листьев, длина междоузлия. Генотипирование по локусу *Rht1* (ген-кандидат *HaDella1*), контролирующему негативный регулятор гиббереллинового ответа – белок DELLA, выполнено с помощью разработанного в ходе исследования CAPS-маркера.

Результаты. Высота растений линии ВИР 340 в среднем за три года изучения составила 162 см, число листьев – 29, длина междоузлия – 6 см. Линия ВИР 171 характеризовалась высотой в среднем 66 см, числом листьев 24, длиной междоузлия 2,8 см. Гибриды первого поколения были единообразны, их высота составляла 180–190 см, что свидетельствовало о доминировании признака высокорослости. На основании анализа расщепления гибридов F₂ сделано предположение о дигенном контроле карликового фенотипа линии ВИР 171. Разработан CAPS-маркер G-D-1 / Vmt I для идентификации миссенс-мутации T>C в первом экзоне гена *HaDella1*, приводящей к замене лейцина на пролин в мотиве DELLA. С его помощью аллель *Rht1* идентифицирован у сходных по происхождению и фенотипу карликовых линий ВИР 171 и ВИР 434. Маркер G-D-1 / Vmt I валидирован на материале расщепляющейся гибридной популяции F₂ (ВИР 340 × ВИР 171). Подтверждена диагностическая ценность маркера G-D-1 / Vmt I для отбора карликовых генотипов, гомозиготных по мутантному аллелю *Rht1*.

Ключевые слова: *Helianthus annuus*, короткостебельность, фенотипирование, высота растения, длина междоузлия, гены, сигналинг гиббереллина, DELLA-белки, молекулярные маркеры

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках соглашения № 075-15-2022-323 от 21.04.2022 о предоставлении гранта в форме субсидий из федерального бюджета на осуществление государственной поддержки создания и развития научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Анисимова И.Н., Хафизова Г.В., Макарова Л.Г., Алпатьева Н.В., Рязанова М.К., Борисенко О.М., Гаврилова В.А. Особенности наследования карликового фенотипа у гибридов от скрещивания линий подсолнечника, различающихся по аллелям локуса *Rht1*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(3):135-146. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-135-146

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-135-146

The inheritance pattern for the dwarf phenotype in hybrids from crosses among sunflower lines differing in alleles of the *Rht1* locus

Irina N. Anisimova¹, Galina V. Khafizova², Larisa G. Makarova¹, Natalia V. Alpatieva¹, Maria K. Ryazanova¹, Oksana M. Borisenko³, Vera A. Gavrilova¹

¹*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia*

²*University of Houston, Houston, United States of America*

³*V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar, Russia*

Corresponding author: Irina N. Anisimova, irina_anisimova@inbox.ru

Background. Sunflower seed production is based on utilization of the heterosis effect, manifesting itself in improving both yield and plant height in hybrids. Short-stemmed lines need to be used to develop commercial hybrids with an optimum height. Molecular bases of the trait manifestation in the dwarf lines from VIR's sunflower genetic collection have not yet been studied.

Materials and methods. The material included 27 short-stemmed and 10 tall sunflower lines from VIR's genetic collection, as well as the F₁ and F₂ hybrid generations derived from crossing the tall (VIR 340) and dwarf (VIR 171) genotypes. The parental lines and hybrids were phenotyped for plant height, leaf number, and internode length. Genotyping for the *Rht1* locus (*HaDella1* candidate gene), encoding the negative regulator of the gibberellin response, the DELLA protein, was performed using the developed CAPS marker.

Results. The average plant height in the VIR 340 line over a three-year study was 162 cm, the number of leaves 29, and the internode length 6 cm. The VIR 171 line demonstrated the plant height of 66 cm, leaf number of 24, and internode length of 2.8 cm. The F₁ hybrids were uniform, with the height of 180–190 cm, that indicated the dominance of the long stem trait. Analyzing the segregation in the F₂ hybrid generation led to an assumption admitting the digenic control of the dwarf phenotype in the VIR 171 line. The CAPS marker G-D-1 / Bmt I was developed to identify a missense mutation T>C in the first exon of the *HaDella1* gene, which results in the substitution of leucine with proline in the DELLA motif. Using the marker, the mutant *Rht1* allele was identified in the VIR 171 and VIR 434 dwarf lines, similar in their origin and phenotype. The results of validation in the F₂ hybrid population (VIR 340 × VIR 171) confirmed the efficiency of the G-D-1 / Bmt I marker for selecting dwarf genotypes homozygous for the *Rht1* mutant allele.

Keywords: *Helianthus annuus*, dwarfism, phenotyping, plant height, internode length, genes, gibberellin signaling, DELLA proteins, molecular markers

Acknowledgments: this research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in the framework of Agreement No. 075-15-2022-323 dated April 21, 2022, on providing a grant in the form of subsidies from the federal budget of the Russian Federation. The grant was earmarked for the state-supported establishment and development of the world-class scientific center *Agrotechnologies for the Future*.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Anisimova I.N., Khafizova G.V., Makarova L.G., Alpatieva N.V., Ryazanova M.K., Borisenko O.M., Gavrilova V.A. The inheritance pattern for the dwarf phenotype in hybrids from crosses among sunflower lines differing in alleles of the *Rht1* locus. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(3):135-146. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-135-146

Введение

Одним из ценных для селекции признаков сельскохозяйственных культур является высота растения, с которой связаны такие важные свойства, как устойчивость к полеганию, эффективность усвоения элементов питания и, следовательно, качество и урожайность. Использование признака карликовости в селекции пшеницы предопределило успех «Зеленой революции» во второй половине XX века, главным достижением которой стало решение проблемы нехватки продовольствия в странах третьего мира (Hedden et al., 2003). Наиболее детально генетический контроль короткостебельности изучен у пшеницы (Borojevic Kat., Borojevic Ks., 2005; Sukhikh et al., 2021), ячменя (Xu et al., 2017), риса (Cheng et al., 2022). У других зерновых культур, а также у культивируемых представителей различных семейств двудольных растений сведения о генах, снижающих высоту растений, немногочисленны (например, ген *Le* гороха) (Martin et al., 1997).

Современные представления о развитии карликового фенотипа у растений основаны на двух основных причинах, связанных с нарушениями синтеза и/или передачи сигналов эндогенного гормона гиббереллиновой кислоты (ГК) (Davière, Achard, 2013; Bilova et al., 2016; Sarwar et al., 2023). Исходя из этого, среди карликов выделяют две большие группы: ГК-дефицитные мутанты и мутанты по генам сигналинга ГК. В отличие от ГК-дефицитных (ГК-чувствительных), мутанты по генам ответа на гиббереллин (ГК-ответные) не восстанавливают нормальную высоту растений при экзогенной обработке гиббереллином. Предполагается, что такие растения имеют нарушения в различных звеньях передачи сигналов гиббереллина. Ключевыми компонентами приема и передачи сигнала ГК являются: GID1 – рецептор ГК, отрицательные регуляторы – белки DELLA, белки F-бокса SLEEPY1, SNEEZY и GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF2 (GID2), ответственные за деградацию белка путем мечения его убиквитином и последующего связывания с протеасомой, и, наконец, гены, регулируемые ГК. Молекула активного гиббереллина связывается с GID1 для запуска сигнальной трансдукции. Образующийся комплекс GA-GID1 взаимодействует с белком DELLA, приводя к образованию комплекса GA-GID1-DELLA, который распознается белками F-box. Эти белки индуцируют взаимодействие с убиквитин-протеин-лигазой, вызывая убиквитинирование и последующую деградацию DELLA-белка в протеасоме. В норме деградация белков DELLA запускает экспрессию генов, регулируемых ГК, поскольку эти белки больше не подавляют ответ на ГК. Накопление белков DELLA в клетке ограничивает нормальный рост растений (Xue et al., 2022). На сегодняшний день идентифицированы ГК-нечувствительные мутанты и предложены различные потенциальные молекулярные механизмы развития карликовости, ассоциированной с нарушениями функции белков DELLA, для ряда важных сельскохозяйственных культур: риса (Itoh et al., 2005), пшеницы (Würschum et al., 2017; Eshed, Lippman, 2019; Van De Velde et al., 2021), кукурузы (Lawit et al., 2010) и других растений.

Молекулярные механизмы формирования ассоциированного с ГК признака карликовости у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) – основной масличной культуры Российской Федерации – изучены недостаточно. Однако в настоящее время интерес к карликовому подсолнечнику возрастает как в связи с необходимостью создания короткостебельных, не полегающих гибридов, так и с пер-

спективами использования карликовых форм в качестве декоративных растений.

В литературе описаны несколько источников короткостебельности подсолнечника, для которых был изучен генетический контроль. В ранних работах при использовании гибридологического анализа выявлен один ген *dwarf* (*dw*) с промежуточным характером наследования. По данным Г. Эннса с соавторами (Enns et al., 1970) и В. Ф. Родина (Rodin, 1976), ген (*dw*) снижает высоту растения на 30%. В. В. Толмачев (Tolmachev, 1992) показал, что ген карликовости наследуется по типу кодминирования и в гомозиготном состоянии оказывает плейотропное действие на морфотип растения и длину вегетационного периода, увеличивая последний на 4–6 дней.

В генетической коллекции подсолнечника Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) имеется около 40 низкорослых линий, различающихся по числу листьев, длине междоузлия и высоте растения (GavriloVA et al., 2014, 2024). Методом гибридологического анализа установлено, что фенотип короткостебельности линий коллекции обусловлен разными генетическими системами, включающими гены *dw1* и *dw2* (ВИР 272, ВИР 434), рецессивные аллели генов *short stem* (*sht1*, *sht2*, *sht3* – у ВИР 319 и ВИР 328), а также не менее трех генов *semi dwarf* (*sd* – у ВИР 253, ВИР 501, ВИР 648) с неполным доминированием (Yesaev, 1998).

М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al., 2013) изучили серию линий – восстановителей фертильности и закрепителей стерильности, полученных с участием генетического материала источника карликовости DDR из Германии. Генетический контроль карликовости у DDR неизвестен. Однако анализ наследования в F_1 и анализирующих скрещиваниях показал, что признак карликовости одной из полученных на основе данного источника линий детерминирован аллелем *Rht1* с полудоминантным характером наследования. Локус *Rht1* картирован на хромосоме 12. Карлик имеет специфический фенотип: укороченные междоузлия, нечувствительность к экзогенному гиббереллину, пониженную фертильность пыльцы, характеризуется нормальным фотоморфогенезом, но плохо завязывает семена при самоопылении. Установлено, что аллель дикого типа, *rht1*, определяет консервативный (дикий) тип белка DELLA, который функционирует как ГК-отрицательный негативный регулятор гиббереллинового сигналинга. Аллель *Rht1* ко-расщеплялся с одним из гаплотипов последовательности гена *HaDella1*, характеризующимся наличием точковой мутации в консервативном домене DELLA. Транзиция Т>С в положении 143 от начала домена DELLA приводит к замене одного из остатков лейцина на пролин (мотив DELPA) и, следовательно, к изменению функции белка DELLA. На основе анализа полиморфизма последовательности фрагмента гена *HaDella1* авторы исследования разработали аллель-специфичный маркер для идентификации SNP, ассоциированного с аллелем *Rht1* (Ramos et al., 2013).

В другом исследовании показано, что короткостебельность растений инбредной линии подсолнечника CM523 (мутация *dwarf2* – *dw2*) обусловлена наличием протяженной делеции в гене *HaKA01*, кодирующем фермент – оксидазу кауреновой кислоты, являющуюся основным участником превращения энт-каурена в ГК. Делеция в гене *HaKA01* приводит к нарушению сплайсинга мРНК и образованию преждевременного стоп-кодона. Мутантные растения с нарушениями пути синтеза ГК характеризуются заторможенным ростом стебля, умень-

шенными размерами листьев, черешков и соцветия, аномалиями развития цветков. Для получения семян растения мутантной линии обрабатывали гиббереллиновой кислотой и проводили ручное опыление (Fambrini et al., 2011). ГК-дефицитный мутант *dw2* отличается повышенной засухоустойчивостью, высоким уровнем содержания фитогормонов салициловой и жасмоновой кислот (Mariotti et al., 2022).

Л. Мариотти с соавторами (Mariotti et al., 2018) описали так называемый «брахитичный» мутант подсолнечника *lingering hope*, характеризующийся укороченными верхними междоузлиями, измененной формой листовой пластинки, хлорозом и дефектами развития соцветия. Признак наследуется как рецессивный; он связан с нарушениями метаболизма салициловой кислоты.

Таким образом, у подсолнечника выявлены короткостебельные формы, фенотип которых обусловлен как нарушением синтеза ГК, так и накоплением репрессоров сигналинга гиббереллинов в результате точечной мутации в гене, кодирующем белок DELLA. Однако молекулярные механизмы развития карликового фенотипа у линий коллекции подсолнечника ВИР пока не изучены; не идентифицированы и известные из литературных источников мутации, ассоциированные с признаком карликовости. В настоящей работе у двух карликовых линий (ВИР 171 и ВИР 434) генетической коллекции ВИР идентифицирована миссенс-мутация, характерная для ранее описанного аллеля *Rht1*, приводящая к изменению последовательности аминокислот в домене DELLA гена *HaDella1*, разработан и валидирован аллель-специфичный CAPS-маркер, а также изучены особенности наследования признака карликовости при скрещивании с линией ВИР 340, характеризующейся нормальной высотой растений.

Материал и методы

Материал

Материалом для молекулярно-генетического анализа служили 27 короткостебельных и 10 высокорослых линий коллекции ВИР.

Для гибридологического анализа выбраны линии, которые в течение нескольких лет изучения контрастно различались по высоте растения: карликовая ВИР 171 (к-2792) и высокорослая ВИР 340 (к-3513). Гибриды высокорослой линии ВИР 340 (материнская форма) с карликовой ВИР 171 (отцовская форма) при ручной кастрации материнской формы были получены во Всероссийском научно-исследовательском институте масличных культур имени В.С. Пустовойта (Краснодар). Родительские линии, гибриды первого и второго поколения высевали одновременно на Кубанской опытной станции – филиале ВИР (КОС ВИР) в 2022 г. на трехрядковых делянках по два растения в гнезде. Расстояние между рядками и между гнездами – 70 × 70 см, согласно методическим указаниям ВИР (Anashchenko, 1978).

Фенотипирование

Родительские линии, гибриды F_1 и F_2 были охарактеризованы по признакам «высота растений», «диаметр корзинки» и «число листьев». Промеры высоты растения и подсчет листьев проводили во время цветения для всех растений на делянке. Среднюю длину междоузлия определяли как отношение высоты к числу листьев каждого растения. Вычисляли средние значения для линии по каждому признаку и ошибку среднего с использованием

программы Excel. В качестве стандарта в исследование взят районированный в Краснодарском крае сорт 'Мастер' (к-3553).

Для оценки фертильности пыльцы линии ВИР 171 использовали модифицированный ацетокарминовый метод окрашивания (Voronova, Gavrilova, 2019). Цитологический анализ был произведен с помощью метода подсчета процента фертильных пыльцевых зерен при анализе не менее 10 полей зрения при 20-кратном увеличении. Исследование проводилось на микроскопе Zeiss AxioPlan 2 Imaging с цифровой фотокамерой AxioVision.

Генотипирование

Геномную ДНК выделяли из собранных в поле зеленых листьев с использованием модифицированного СТАВ-метода (Li et al., 2007).

Для амплификации участка гена *HaDella1* (GenBank: DQ503809.1 в базе нуклеотидных последовательностей NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) использовали праймеры G-D1-F (5'-ATGAAACGTGACTACCCAA-3') и G-D1-R (5'-GGTTGCTACTTTCGCGATCGC-3'). Смесь для амплификации аллель-специфичного маркера, кроме указанных праймеров, содержала праймер G-delp-F (5'-CGGAGATGACGAGCTGCC-3') (Ramos et al., 2013).

ПЦР проводили при следующих условиях: начальная денатурация (94–96°C) – 4 мин; затем 45 циклов: денатурация (94°C) – 30 с, отжиг праймеров (55°C) – 30 с, синтез (72°C) – 1–2 мин, финальная элонгация 72°C – 5–7 мин. Реакционная смесь (25 мкл) содержала 50 нг геномной ДНК, однократный реакционный буфер (1,5 мМ MgCl₂), по 0,4 мМ каждого из праймеров, по 0,2 мМ каждого dNTP и 1,5 е. а. Taq ДНК-полимеразы.

Секвенирование амплифицированных фрагментов выполнено с использованием оборудования ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» Всероссийского научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии.

Для идентификации аллель-специфичного SNP в позиции 143 фрагмент, полученный при амплификации с парой праймеров G-D1-F/G-D1-R, обрабатывали эндонуклеазой рестрикции Bmt I с использованием протокола, рекомендованного фирмой-производителем (ООО «СибЭнзим СПб»).

Электрофорез амплифицированных фрагментов проводили в 2-процентном и 3-процентном агарозных гелях в однократном трис-боратном буфере, окрашивали бромистым этидием и визуализировали в ультрафиолетовом свете. Праймеры были синтезированы ЗАО «Евроген» (Москва).

Реактивы для ПЦР (10×реакционный буфер, dNTP, Taq ДНК-полимераза, маркеры молекулярного веса ДНК) поставлены фирмой ПКЗАО «Диалат ЛТД» (Москва).

Результаты

Разработка и валидация CAPS-маркера аллеля *Rht1*

Фрагмент, амплифицированный с парой праймеров G-D1-F/G-D1-R, имел длину 675 пн. При включении в смесь для амплификации праймера G-delp-F у линий ВИР 171 и ВИР 434, характеризовавшихся карликовым фенотипом с укороченными (< 2,5 см) междоузлиями и высотой менее 80 см, наряду с фрагментом 675 пн амплифицировался дополнительный фрагмент длиной 549 пн, соответствующий аллель-специфичному маркеру, описанному М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al.,

2013) (рис. 1, а). Фрагмент 549 пн амплифицируется только у карликовых генотипов с характерной миссенс-мутацией Т>С в последовательности гена *HaDella1*, следовательно линии ВИР 171 и ВИР 434 могут являться носителями данной мутации, приводящей к развитию карликового фенотипа. Это предположение подтверждено результатами секвенирования ампликонов из карликовых (ВИР 434 и ВИР 171) и высокорослых (ВИР 755 и НА89) линий. При сравнении полученных последовательностей с референсными (GenBank NCBI: JQ042689 из карликовой мутантной линии RHA358 с мутантным аллелем *Rht* и GenBank NCBI: JQ342828.1 из высокорослого сорта *H. annuus*) выяснилось, что в позиции 143 фрагмента 675 пн из линий ВИР 434 и ВИР 171 также находится нуклеотид С. Таким образом, фрагмент геномной последовательности *HaDella1* JQ042689.1 полиморфен у линий генетической коллекции подсолнечника ВИР. По меньшей мере две линии (ВИР 171 и ВИР 434) несут в своих генотипах мутацию Т>С в мотиве DELLA, которая приводит к замещению лейцина на пролин и потере функции белка (рис. 1, б).

Алель-специфичный маркер для детекции SNP 143Т>С, предложенный М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al., 2013), доминантен, то есть его профиль идентичен как у гомозигот, так и у гетерозигот по аллелю *Rht1*. Однако для проведения маркер-опосредованного отбора (а карликовые линии в качестве ценного исходного материала селекции декоративных форм могут быть использованы в скрещиваниях с другими линиями, обладающими, например, разной окраской язычковых цветков) перспективны кодоминантные маркеры, позволяющие с высокой степенью эффективности отбирать гомозиготные по мутации генотипы. Для идентификации SNP в позиции 143 фрагмента, амплифицированного с праймерами G-D1-F / G-D1-R, была подобрана рестриктаза Bmt I, узнающая последовательность дикого типа в данном участке, но не расщепляющая мутантную последовательность (табл. 1). Ожидалось, что у носителей мутации (гомозигот *Rht1Rht1* по Ramos et al., 2013) длина фрагмента после обработки рестриктазой не изменится, у высокорослых линий (дикий тип, *rht1rht1*) в спектрах будут наблюдаться два фрагмента размером 530 и 145 пн, а у гетерозигот *Rht1rht1* спектры будут включать как исходный фрагмент 675 пн, так и фрагменты длиной 530 и 145 пн, полученные в результате рестрикции, что и было подтверждено при анализе изучаемой выборки: CAPS-маркер G-D-1 / Bmt I отмечен у линий ВИР 171 и ВИР 434, но не наблюдался у 35 других изученных карликовых и высокорослых линий (рис. 1, в).

Для валидации CAPS-маркера G-D-1 / Bmt I анализировали индивидуальные растения гибридов F₂ от скрещивания высокорослой линии ВИР 340 с карликовой линией ВИР 171. Высота материнской формы (КОС ВИР, 2022 г.) составляла 180–190 см, отцовской в тех же условиях – 60–70 см. Гибриды F₁ оказались единообразными и имели высоту 180–190 см, то есть соответствовали по высоте материнскому родителю (табл. 2).

Высота стандартного сорта 'Мастер', по данным за 3 года изучения на КОС ВИР, составила в среднем 180,9 ± 12,8 см, что превышает показатель 2021 г. (168,1 ± 4,3 см). Число листьев на растении – 38,0 ± 0,7, длина междоузлия – 4,8 ± 0,2 см. Материнская линия ВИР 340 имеет следующие характеристики: средняя высота растения – 170–180 см, длина междоузлия в среднем за три года – 6,0 ± 1,0 (см. табл. 2). Высота отцовской линии ВИР 171 составила в среднем 66,0 ± 6,2 см. В отличие от карлико-

вой линии RHA 358, изученной в работе М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al., 2013), растения ВИР 171 имели высокофертильную пыльцу. Показатели фертильности пыльцы у линии ВИР 171 составили 83–96%, тогда как у RHA 358 – около 46%.

По результатам генотипирования, 35 растений F₂ были гомозиготны по материнскому аллелю маркера G-D-1 / Bmt I (в спектрах присутствовали два фрагмента длиной 530 пн и 145 пн), 24 гомозиготны по аллелю, полученному от отцовской формы (один фрагмент 675 пн), и 103 характеризовались профилем маркера, характерным для гетерозиготного генотипа F₁ (три типа фрагментов: длиной 675, 530 и 145 пн) (рис. 2).

Анализ с помощью критерия Пирсона χ^2 не подтвердил соответствие теоретически ожидаемому соотношению 1 : 2 : 1 ($\chi^2 = 10,44$; 0,005 < p < 0,01). Явная нехватка растений, гомозиготных по аллелю *Rht1*, полученному от отцовского родителя, может быть результатом конкуренции в ПЦР за сайты отжига праймера из-за наличия в геноме еще одного гена, кодирующего белок DELLA и имеющего последовательность, гомологичную последовательности аллеля дикого типа *HaDella1*.

Характер распределения по высоте растений F₂ с разными вариантами маркера оказался следующим. Среди форм с маркером материнского типа (m – предположительно гомозиготы *rht1rht1* по Ramos et al., 2013) преобладали очень высокие растения (221–240 см), а также растения, по высоте соответствовавшие материнскому родителю – от 161 до 200 см (рис. 3). Пределы варьирования высоты растений с материнским (m) и отцовским (p – предположительно гомозиготы *Rht1Rht1* по Ramos et al., 2013) вариантами маркера составили 100 см, тогда как у растения с гибридным профилем маркера (mp – предположительно гетерозиготы *Rht1rht1* по Ramos et al., 2013) пределы оказались больше – 160 см. Типичные карликовые растения высотой не более 80 см (как у отцовской линии ВИР 171) отмечены только среди растений с отцовским вариантом (p), следовательно маркер G-D-1 / Bmt I может быть использован в качестве диагностического при отборе гомозиготных карликовых генотипов из гибридных популяций. В группе растений, предположительно гомозиготных по аллелю отцовского типа, выделились еще две группы: соответствовавшие по высоте отцовскому родителю (от 40 до 80 см) и высокорослые, высота которых, однако, была немного ниже, чем у материнского родителя (141–160 см). В популяции F₂ доля относительно высокорослых растений – гомозигот по отцовскому варианту маркера – оказалась значительной и составила 54%. Обобщая полученные данные о варьировании признака высоты в гибридном потомстве от скрещивания высокорослой и карликовой линий, можно предположить, что карликовость линии ВИР 171 контролируется двумя генами, один из них – *Rht1*. Кроме того, нельзя исключить, что наблюдаемое варьирование, а также явное трансгрессивное расщепление обусловлены эффектами меж-аллельного взаимодействия.

Гибридологический анализ признака карликовости

Коэффициент вариации (CV) мерных признаков для родительских форм в разные годы исследования невысок и составляет для большинства значений 1,8–9,7%; для ВИР 340 в 2021 г. несколько выше: 12,2–16,1%. Исключение составляет изменчивость признаков линии ВИР 171 в 2022 г. (CV от 12,6% до 24,6%), что объясняет-

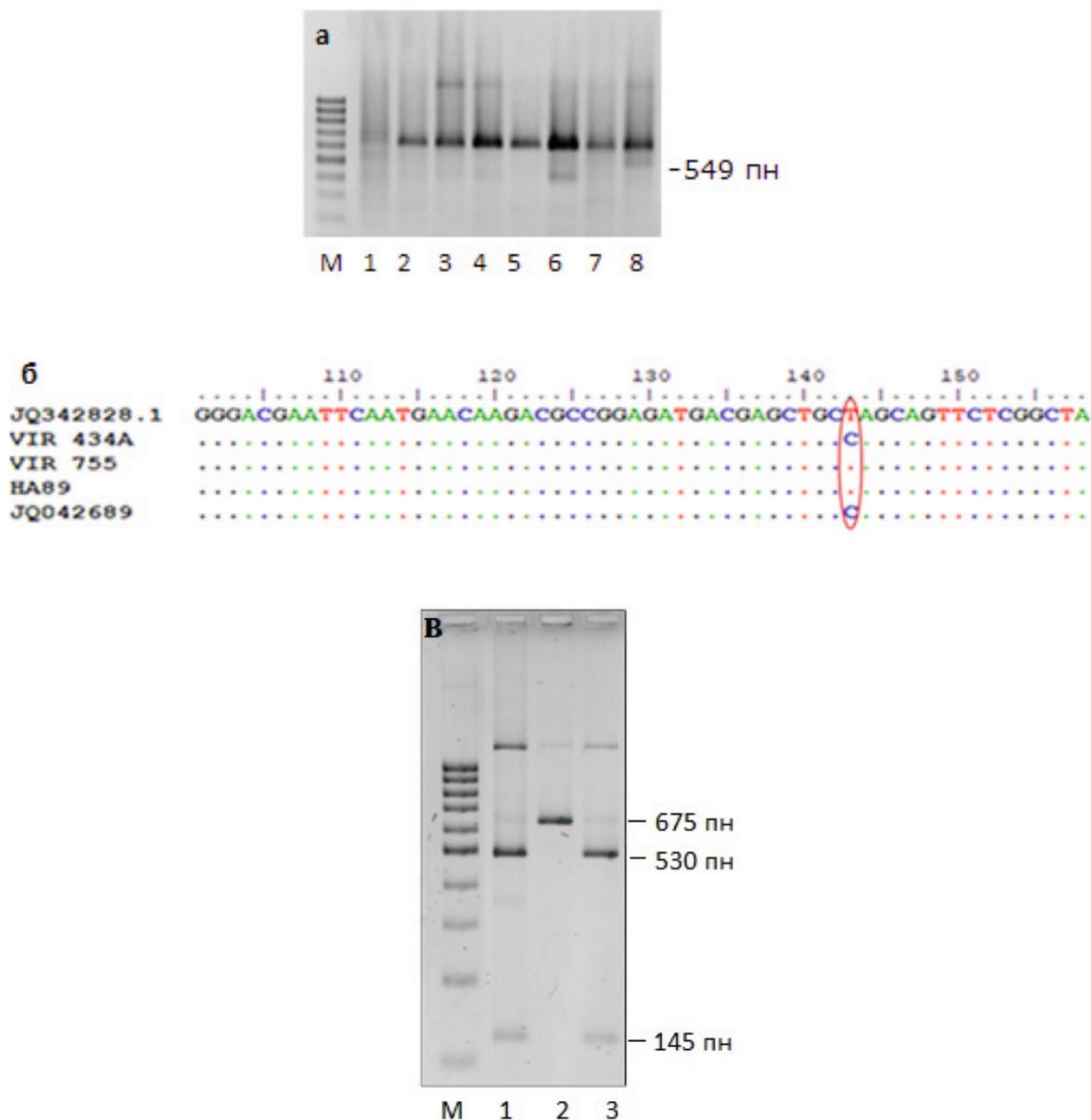


Рис. 1. Идентификация аллель-специфичного SNP 143T>C в гене *HaDella1* (локус *Rht1*):

- а)** продукты амплификации, полученные с комбинацией праймеров G-D1-F / G-D1-R / G-delp-F у линий коллекции ВИР: 1 – ВИР 125, 2 – ВИР 253, 3 – ВИР 302, 4 – ВИР 319, 5 – ВИР 328, 6 – ВИР 755, 7 – ВИР 340, 8 – ВИР 434; маркерный фрагмент 549 пн амплифицирован у линии ВИР434;
- б)** SNP 143T>C в последовательностях референсного фрагмента из карликовых линий RHA 258 (GenBank: JQ042689, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) и ВИР 434A, фрагментов из высокорослых линий (GenBank: JQ342828.1, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>), ВИР 755 и HA89;
- в)** профили CAPS-маркера G-D-1 / Bmt I у линий ВИР 319 (дорожка 1), ВИР 171 (дорожка 2) и ВИР 340 (дорожка 3).
М – маркер молекулярного веса ДНК 100 бп («Диалат»)

Fig. 1. Identification of the allele-specific SNP 143T>C in the *HaDella1* gene (*Rht1* locus):

- a)** amplification products obtained with the primer combination G-D1-F / G-D1-R / G-delp-F in the lines from VIR's collection: 1 – VIR 125, 2 – VIR 253, 3 – VIR 302, 4 – VIR 319, 5 – VIR 328, 6 – VIR 755, 7 – VIR 340, 8 – VIR 434); the 549 bp marker fragment was amplified from the VIR 434 line;
- б)** SNP 143T>C in the sequences of the reference fragment from the dwarf lines RHA 258 (GenBank: JQ042689, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) and VIR 434A, and fragments from tall lines (GenBank: JQ342828.1, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>), VIR 755 and HA89;
- в)** profiles of the CAPS marker G-D-1 / Bmt I from the lines: VIR 319 (lane 1), VIR 171 (lane 2), and VIR 340 (lane 3).
M – DNA molecular weight marker 100 bp (Dialat)

Таблица 1. Характеристика CAPS-маркера G-D-1 / Bmt I, разработанного для идентификации ассоциированного с карликовым фенотипом SNP в последовательности гена *HaDella1* подсолнечника
Table 1. Characteristics of the CAPS marker G-D-1 / Bmt I developed for identification of an SNP in the sunflower *HaDella1* gene sequence associated with the dwarf phenotype

Генотип / Genotype	Размер фрагмента без обработки рестриктазой, пн / Fragment size without restrictase treatment, bp	Размеры фрагментов после обработки рестриктазой (маркер G-D-1 / Bmt I), пн / Fragment sizes after restrictase treatment (marker G-D-1 / Bmt I), bp
<i>Rht1Rht1</i>	675	675
<i>Rht1rht1</i>	675	675 + 530 + 145
<i>rht1rht1</i>	675	530 + 145

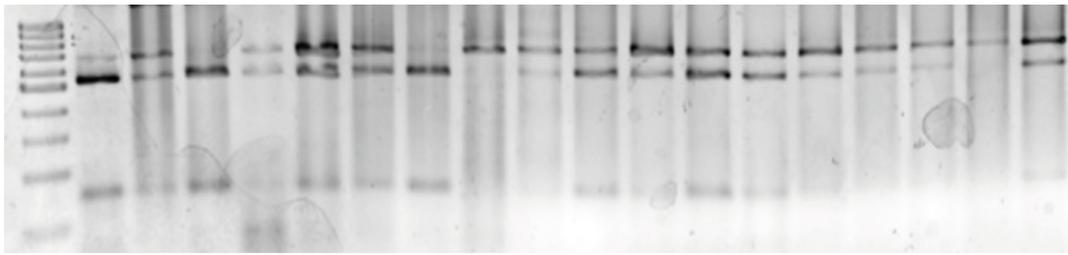
Таблица 2. Фенотипическая характеристика родительских линий и гибрида F₁ подсолнечника (ВИР 340 × ВИР 171) (Краснодарский край, Кубанская опытная станция ВИР, 2021–2023 гг.)
Table 2. Phenotypic characteristics of the parental lines and the F₁ hybrid (VIR 340 × VIR 171) of sunflower (Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2021–2023)

Название / Name	Год / Year	Высота растения, см / Plant height, cm		Число листьев / Number of leaves		Длина междоузлия, см / Internode length, cm	
		x ±	CV, %	x ±	CV, %	x ±	CV, %
ВИР 340	2021	124,3 ± 3,0	12,2	29,9 ± 0,4	6,6	4,2 ± 0,1	16,1
	2022	190,6 ± 3,1	7,2	33,5 ± 7,2	9,5	7,1 ± 0,4	9,7
	2023	172,5 ± 4,0	1,8	22,8 ± 0,5	2,1	7,7 ± 0,3	3,0
	Среднее за 3 года	162,5 ± 19,8		28,7 ± 3,14		6,0 ± 1,0	
ВИР 171	2021	69,3 ± 2,7	17,0	28,7 ± 0,6	9,1	2,4 ± 0,10	16,1
	2022	54,0 ± 7,0	22,5	21,0 ± 1,5	12,6	2,6 ± 0,40	24,6
	2023	74,6 ± 2,7	3,6	22,5 ± 0,6	2,5	3,3 ± 0,2	4,5
	Среднее за 3 года	66,0 ± 6,2		24,1 ± 2,4		2,8	
F ₁ (ВИР 340 × ВИР 171)	2022	180,1 ± 2,5	4,3	33,9 ± 1,7	5,1	5,3 ± 0,10	2,1
Сорт 'Мастер' (стандарт)	2021	168,1 ± 4,3	3,7	37,3 ± 0,9	3,2	4,5 ± 0,1	4,7
	2022	193,6 ± 6,3	4,2	38,7 ± 0,8	2,9	5,0 ± 0,2	4,9
	Среднее за 3 года	180,9 ± 12,8		38,0 ± 0,7		4,75	

ся небольшим числом растений, привлеченных для измерения. По классификации А. Ф. Мережко, по степени варьирования количественные признаки, такие как «высота растения», можно разделить на три класса: сильно варьирующие (CV более 30%), средне варьирующие (CV 10–30%) и слабо варьирующие (CV менее 10%). Слабо варьирующие можно рассматривать в генетическом анализе не как количественные, а как качественные (Мережко, 1994). Мы сделали допущение, что высота растения, число листьев, размер междоузлия у изучаемых линий являются слабо варьирующими признаками (см. табл. 2) и, исходя из этого, оценили характер наблюдаемого расщепления по фенотипу.

Расщепление в F₂ по высоте растения и длине междоузлия составило 153 : 13, где 13 растений имеют высоту

такую же, как отцовская форма ВИР 171 (рис. 4, табл. 3). Это соотношение можно интерпретировать как дигенное расщепление (15 : 1), где одну часть составляют карлики с высотой растения около 80 см и длиной междоузлия 1,9–2,6 см ($\chi^2 = 0,52$; $\chi^2_{\text{крит.}} = 3,84$). Все 13 растений карликового фенотипа имели междоузлия длиной 1,2–2,9 см и были гомозиготами по отцовскому аллелю CAPS-маркера. Соотношение числа растений F₂ с коротким и длинным междоузлем составило 13 : 153. Кроме того, гетерозиготными по вариантам CAPS-маркера были растения F₂, которые классифицировали как высокорослые с высотой 100–120 см и длиной междоузлия 3,0–3,9 см. Таких растений оказалось 11. Если объединить число растений карликового фенотипа (13) и низкорослого (11), получится 24.



M m mp m mp mp mp m p mp mp mp mp mp mp mp p mp

Рис. 2. Профили маркера G-D-1 / Bmt I, полученные после обработки фрагмента 675 пн эндонуклеазой рестрикции Bmt I: m – материнский, p – отцовский, mp – гибридный (M – маркер молекулярного веса ДНК)
Fig. 2. The G-D-1 / Bmt I profiles obtained after treatment of the 675 bp fragment with the restriction endonuclease Bmt I: m – maternal, p – paternal, mp – hybrid (M – DNA molecular weight marker)

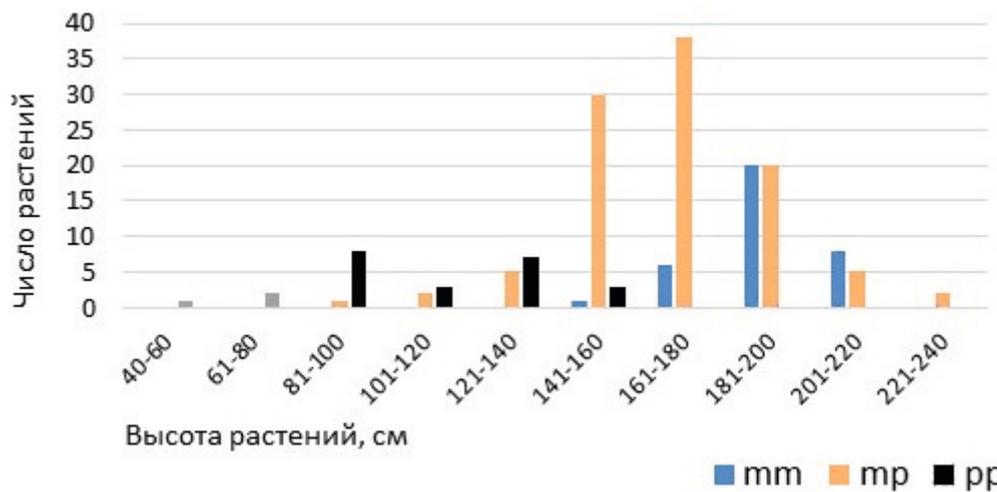


Рис. 3. Распределение по высоте растений F₂ с материнским (m), отцовским (p) и гибридным (mp) профилями CAPS-маркера G-D-1 / Bmt I
Fig. 3. Plant height distribution among the F₂ plants with the maternal (m), paternal (p) and hybrid (mp) profiles of the CAPS marker G-D-1 / Bmt I

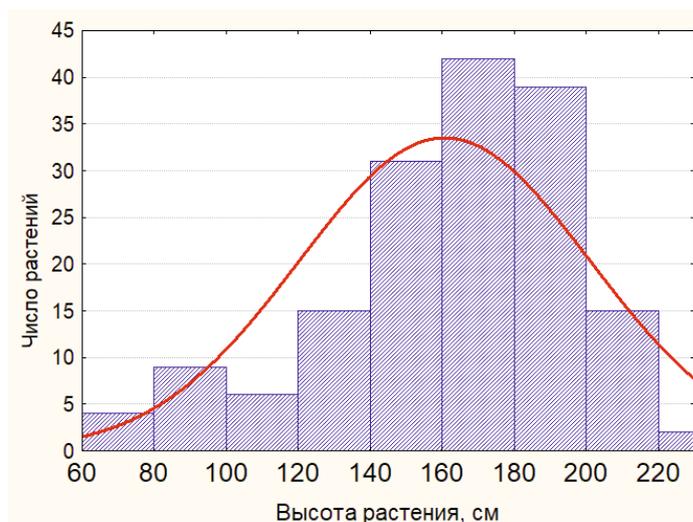


Рис. 4. Распределение фенотипов гибридов F₂ (ВИР 340 × ВИР 171) по высоте растения (Краснодарский край, Кубанская опытная станция ВИР, 2022 г.)
Fig. 4. Phenotype distribution among the F₂ hybrids (VIR 340 × VIR 171) according to their plant height (Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2022)

Таблица 3. Анализ расщепления гибридов F₂ (ВИР 340 × ВИР 171) подсолнечника
Table 3. Analysis of the segregation in the F₂ hybrids (VIR 340 × VIR 171) of sunflower

Признак / Character	Фактическое соотношение / Actual ratio	Гипотеза рас- щепления / Hypothesis of segregation	Теоретически ожидаемое со- отношение / Theoretically expected ratio	χ ²	p
высота растения	153 высоких : 13 карликовых	15 : 1	158 : 11	0,52	> 0,05
длина между- узлия	153 : 13	15 : 1	158 : 11	0,52	> 0,05
высота растения и длина между- узлия	142 высоких с длинным междуузли- ем : 24 низких с междуузлем до 3,9 см	15 : 1	156 : 10,4	13,69	< 0,01
CAPS-маркер G-D-1 / Bmt I	35 : 103 : 24	1 : 2 : 1	40,5 : 81 : 40,5	10,44	< 0,01

Обсуждение

В работе М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al., 2013) обсуждаются три источника карликовости подсолнечника: линия DDR из Германии, а также российские сорта 'Донской' и 'Донской Низкорослый 47'. Все три генотипа не отличаются от стандартных сортов по числу листьев, что свидетельствует об их перспективности для практического использования (Tolmachev, 1992). Сорт 'Донской Низкорослый 47' создан в 1981 г. на Донской опытной станции Всесоюзного института масличных культур имени В. С. Пустовойта (ВНИИМК) на основе короткостебельного образца из коллекции ВИР, полученного из Германии в 1951 г. (к-1885, номер интродукции и-199452). У сорта 'Донской Низкорослый 47' (Rodin, 1976) и полученной из него линии выявлен моногенный характер наследования карликовости (Tolmachev, 1992). Моногенный доминантный характер наследования карликовости установлен и при анализе расщепления по высоте гибридов BC₁F₂ от скрещиваний линии RHA 258 (одной из шести линий, выделенных из источника DDR) с линией HA89, характеризующейся нормальным ростом (Ramos et al., 2013). Наше предположение о дигенном контроле признака карликовости у линии ВИР 171 согласуется с результатами, полученными ранее при изучении короткостебельных линий генетической коллекции ВИР (Yesaev, 1998). К аналогичному выводу пришли и Л. Веласко с соавторами (Velasco et al., 2003) в результате анализа расщеплений по признаку «высота растений» в поколениях BC₁F₁, F₂ и F₃ от скрещиваний карликовой инбредной линии ЦМС DW 89, полученной на основе сорта 'Донской', с высокорослой линией – восстановителем фертильности пыльцы RHA 271. Авторы предположили, что признак карликовости линии DW 89 находится под контролем двух независимых локусов, *Dw1* и *Dw2*; на его проявление оказывают влияние условия среды и эффекты взаимодействия генов. Карликовая линия ВИР 171 (к-2792) создана путем самоопыления сорта 'Mennonite' из Канады (к-2026, и-209958), поступившего в коллекцию ВИР в 1955 г. По-видимому, линия ВИР 171 в своей генеалогии не пересекается с источниками короткостебельности происхождением из Германии.

Генотипически линии ВИР 171 и ВИР 434, имеющие североамериканское происхождение, сходны с источником DDR, на основе которого была создана линия, изученная в работе М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al.,

2013). Только у этих двух линий из 27 изученных идентифицирован мутантный аллель *Rht1*, маркером которого является замена нуклеотида Т на С в позиции 143 фрагмента гена *HaDella1*, контролирующего сигналинг гиббереллина. Однако у карликовых и короткостебельных линий коллекции ВИР нет таких изменений признаков, которые описаны в работе М. Л. Рамос с соавторами (GavriloVA et al., 2024). При сравнении со стандартным сортом 'Мастер', кроме значительного снижения высоты растения и длины междуузлия, отмечено также уменьшение размеров листьев, корзинки и семян, но фертильность пыльцы и продуктивность заметно не страдают. Среди низкорослых линий генетической коллекции ВИР (с высотой растения менее 80 см) выявлены несколько вариантов: 1) линии североамериканского происхождения, схожие по генотипу с источниками карликовости, описанными в литературе (DDR и 'Донской Низкорослый 47'); 2) линии аргентинского происхождения; 3) линии итальянского происхождения; 4) линии, выделенные из стародавних российских сортов (GavriloVA et al., 2014, 2024).

Негативные регуляторы гиббереллинового ответа – транскрипционные факторы DELLA – имеют в своей структуре N-концевой мотив DELLA и мотив GRAS на карбоксильном конце. У ряда растений описаны мутации в последовательностях генов DELLA, изменяющие функциональность белковых продуктов и приводящие к карликовому фенотипу. Для идентификации различных аллелей генов *Rht* мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., влияющих на высоту растений, разработаны диагностические маркеры (Rasheed et al., 2016; Porotnikov et al., 2022). Миссенс-мутация Т>С в последовательности мотива DELLA, идентичная идентифицированной М. Л. Рамос с соавторами (Ramos et al., 2013), была обнаружена в работе Н. Б. Беста с соавторами (Best et al., 2016) у нечувствительного к обработке экзогенной ГК карликового декоративного сорта 'Sunspot', также имеющего в своей генеалогии линию DDR из Германии. Биоинформатическим анализом в геноме подсолнечника идентифицированы пять экспрессирующихся генов DELLA-белков (включая *HaDella1*), три из которых имеют близкие последовательности и, следовательно, сходны функционально.

Возможно, не-менделевский характер расщепления по вариантам CAPS-маркера, разработанного в ходе настоящего исследования, обусловлен тем, что в ходе ПЦР

на матрице *HaDella1* амплифицировался не только целевой фрагмент, но также и фрагменты на матрицах гомологичных генов, имеющих идентичные сайты праймирования, но не имеющих целевого SNP. В результате в ходе реакции могли накапливаться ампликоны, синтезированные на разных матрицах (дикого типа – расщепляется, мутантной – не расщепляется рестриктазой), что проявляется как избыток гетерозигот при недостатке гомозигот по мутантному аллелю *Rht1* (с нуклеотидом С в позиции 143). Возможно, на рост растения влияет еще и другой ген, а также эффекты межallelного взаимодействия. Тем не менее данные нашего исследования показали, что карлики с характерным фенотипом (высотой не более 80 см, с укороченными междоузлиями) гомозиготны по мутантному аллелю *Rht1*, гетерозигот среди них не обнаружено.

Заключение

Миссенс-мутация Т>С в позиции 143 мотива DELLA гена *HaDella1* (локус *Rht1*) изменяет аминокислотную последовательность белка DELLA и приводит к развитию карликового фенотипа подсолнечника. Для ее идентификации может быть использован разработанный в ходе исследования CAPS-маркер G-D-1 / Vmt I. Маркер G-D-1 / Vmt I обнаружен у двух карликовых линий (ВИР 171 и ВИР 434) из 27 изученных и валидирован на материале расщепляющейся гибридной популяции F₂ от скрещивания различающихся по аллелям локуса *Rht1* линий ВИР 340 и ВИР 171. Все карликовые фенотипы в популяции F₂ имели CAPS-маркер аллеля карликовости *Rht1*. Маркер может быть использован для идентификации генотипов, гомозиготных по аллелю карликовости *Rht1*, в коллекционных образцах и гибридных популяциях. На основании менделевского генетического анализа высоты растения, числа листьев и длины междоузлия у гибридов первого и второго поколений комбинации скрещивания различающихся по высоте линий ВИР 340 и ВИР 171 сделано предположение о дигенном контроле карликового фенотипа.

References / Литература

- Anashchenko A.V. Guidelines for the study of the world collection of oil crops. Issue II. Sunflower (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniuyu mirovoy kolektsii maslichnykh kultur. Vypusk II. Podsolnechnik). G.G. Davidyant (ed.). Leningrad: VIR; 1978. [in Russian] (Анащенко А.В. Методические указания по изучению мировой коллекции масличных культур. Выпуск II. Подсолнечник / под ред. Г.Г. Давидяна. Ленинград: ВИР; 1978).
- Best N.B., Wang X., Brittsan S., Dean E., Helfers S.J., Homburg R. et al. Sunflower 'Sunspot' is hyposensitive to GA3 and has a missense mutation in the DELLA motif of HaDELLA1. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2016;141(4): 389-394. DOI: 10.21273/JASHS.141.4.389
- Bilova T.E., Ryabova D.N., Anisimova I.N. Molecular basis of the dwarfism character in cultivated plants. I. Growth distortions due to mutations of gibberellin metabolism and signaling (review). *Agricultural Biology*. 2016;51(1):3-16. DOI: 10.15389/agrobiol.2016.1.3eng
- Borojevic Kat., Borojevic Ks. The transfer and history of "reduced height genes" (*Rht*) in wheat from Japan to Europe. *The Journal of Heredity*. 2005;96(4):455-459. DOI: 10.1093/jhered/esi060
- Cheng X., Huang Y., Tan Y., Tan L., Yin J., Zou G. Potentially useful dwarfing or semi-dwarfing genes in rice breeding in addition to the *sd1* gene. *Rice (N Y)*. 2022;15(1):66. DOI: 10.1186/s12284-022-00615-y
- Davière J.M., Achard P. Gibberellin signaling in plants. *Development*. 2013;140(6):1147-1151. DOI: 10.1242/dev.087650
- Enns H., Dorrell D.G., Hoes J.A., Chubb W.O. Sunflower research – A progress reports. In: *Proceedings of the 4th International Sunflower Conference*. Memphis, TN: International Sunflower Association; 1970. p.162-167.
- Eshed Y., Lippman Z.B. Revolutions in agriculture chart a course for targeted breeding of old and new crops. *Science*. 2019;366(6466):eaax0025. DOI: 10.1126/science.aax0025
- Fambrini M., Mariotti L., Parlanti S., Salvini M., Pugliesi C. A GRAS-like gene of sunflower (*Helianthus annuus* L.) alters the gibberellin content and axillary meristem outgrowth in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Biology*. 2015;17(6):1123-1134. DOI: 10.1111/plb.12358
- Gavrilova V.A., Makarova L.G., Stupnikova T.G., Bemova V.D., Anisimova I.N. Short-stemmed VIR lines for developing low-growth sunflower varieties and hybrids. *Journal of Agriculture and Environment*. 2024;1(41):10619. [in Russian] (Гаврилова В.А., Макарова Л.Г., Ступникова Т.Г., Бемова В.Д., Анисимова И.Н. Короткостебельные линии ВИР для создания низкорослых сортов и гибридов подсолнечника. *Journal of Agriculture and Environment*. 2024;1(41):10619). DOI: 10.23649/JAE.2024.41.21
- Gavrilova V.A., Rozhkova V.T., Anisimova I.N. Sunflower genetic collection at the Vavilov Institute of Plant Industry. *Helia*. 2014;37(60):1-16. DOI: 10.1515/helia-2014-0001
- Hedden P. The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics*. 2003;19(1):5-9. DOI: 10.1016/S0168-9525(02)00009-4
- Itoh H., Shimada A., Ueguchi-Tanaka M., Kamiya N., Hasegawa Y., Ashikari M. et al. Overexpression of a GRAS protein lacking the DELLA domain confers altered gibberellin responses in rice. *Plant Journal*. 2005;44(4):669-679. DOI: 10.1111/j.1365-3113X.2005.02562.x
- Lawit S.J., Wych H.M., Xu D., Kundu S., Tomes D.T. Maize DELLA proteins dwarf plant8 and dwarf plant9 as modulators of plant development. *Plant and Cell Physiology*. 2010;51(11):1854-1868. DOI: 10.1093/pcp/pcq153
- Li J.T., Yang J., Chen D.C., Zhang X.I., Tang Z.S. An optimized mini-preparation method to obtain high-quality genomic DNA from mature leaves of sunflower. *Genetics and Molecular Research*. 2007;6(4):1064-1071.
- Mariotti L., Fambrini M., Pugliesi C., Scartazza A. The gibberellin-deficient *dwarf2* mutant of sunflower shows a high constitutive level of jasmonic and salicylic acids and an elevated energy dissipation capacity in well-watered and drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 2022;194:104697. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2021.104697
- Mariotti L., Fambrini M., Scartazza A., Picciarelli P., Pugliesi C. Characterization of lingering hope, a new brachytic mutant in sunflower (*Helianthus annuus* L.) with altered salicylic acid metabolism. *Journal of Plant Physiology*. 2018;231:402-414. DOI: 10.1016/j.jplph.2018.10.020
- Martin D.N., Proebsting W.M., Hedden P. Mendel's dwarfing gene: cDNAs from the *Le* alleles and function of the expressed proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1997;94(16):8907-8911. DOI: 10.1073/pnas.94.16.8907
- Merezhko A.F. Genetic analysis of quantitative traits for solution of plant breeding problems. *Russian Journal of Gene-*

- tics*. 1994;30(10):1317-1325. [in Russian] (Мережко А.Ф. Генетический анализ количественных признаков для решения задач селекции растений. *Генетика*. 1994;30(10):1317-1325).
- Porotnikov I.V., Mitrofanova O.P., Antonova O.Yu. A system of molecular markers to identify alleles of the *Rht-B1* and *Rht-D1* genes controlling reduced height in bread wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(2):128-138. DOI: 10.18699/VJGB-22-16
- Ramos M.L., Altieri E., Bulos M., Sala C.A. Phenotypic characterization, genetic mapping and candidate gene analysis of a source conferring reduced plant height in sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*. 2013;126(1):251-263. DOI: 10.1007/s00122-012-1978-4
- Rasheed A., Wen W., Gao F., Zhai S., Jin H., Liu J. et al. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2016;129(10):1843-1860. DOI: 10.1007/s00122-016-2743-x
- Rodin V.F. Concerning the inheritance of dwarfism in sunflower (К вопросу наследования низкорослости у подсолнечника). *Byulleten nauchno-tehnicheskoy informatsii po maslichnym kulturam = Bulletin of Scientific and Technical Information on Oil Crops*. 1976;(2):8-12. [in Russian] (Родин В.Ф. К вопросу наследования низкорослости у подсолнечника. *Бюллетень научно-технической информации по масличным культурам*. 1976;(2):8-12).
- Sarwar R., Zhu K.M., Jiang T., Ding P., Gao Y., Tan X.L. DELLAs directed gibberellins responses orchestrate crop development: A brief review. *Crop Science*. 2023;63(1):1-28. DOI: 10.1002/csc2.20825
- Sukhikh I.S., Vavilova V.J., Blinov A.G., Goncharov N.P. Diversity and phenotypical effect of allelic variants of *Rht* dwarfing genes in wheat. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(2):127-138. DOI: 10.1134/S1022795421020101
- Tolmachev V.V. Stem shortness (Korotkostebel'nost). In: *Sunflower Biology, Breeding, and Cultivation (Biologiya, selektsiya i vozdel'yvaniye podsolnechnika)*. Moscow: Agropromizdat; 1992. p.44-45. [in Russian] (Толмачев В.В. Короткостебельность. В кн.: *Биология, селекция и возделывание подсолнечника*. Москва: Агропромиздат; 1992. С.44-45).
- Van De Velde K., Thomas S.G., Heyse F., Kaspar R., Van Der Straeten D., Rohde A. N-terminal truncated RHT-1 proteins generated by translational reinitiation cause semi-dwarfing of wheat Green Revolution alleles. *Molecular Plant*. 2021;14(4):679-687. DOI: 10.1016/j.molp.2021.01.002
- Velasco L., Pérez-Vich B., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M., Friedt W. Inheritance of reduced height in the sunflower line DW 89. *Plant Breeding*. 2003;122(5):441-443. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2003.00881.x
- Voronova O.N., GavriloVA V.A. Quantitative and qualitative analysis of sunflower pollen (*Helianthus L.*) and its use in breeding work. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):95-104. [in Russian] (Воронова О.Н., Гаврилова В.А. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus L.*) и его использование в селекционной работе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):95-104). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-95-104
- Würschum T., Langer S.M., Longin C.F.H., Tucker M.R., Leiser W.L. A modern Green Revolution gene for reduced height in wheat. *The Plant Journal*. 2017;92(5):892-903. DOI: 10.1111/tj.13726
- Xu Y., Jia Q., Zhou G., Zhang X.Q., Angessa T., Broughton S. et al. Characterization of the *sdw1* semi-dwarf gene in barley. *BMC Plant Biology*. 2017;17(1):11. DOI: 10.1186/s12870-016-0964-4
- Xue H., Gao X., He P., Xiao G. Origin, evolution, and molecular function of DELLA proteins in plants. *The Crop Journal*. 2022;10(2):287-299. DOI: 10.1016/j.cj.2021.06.005
- Yakovleva E.A., Morpho-anatomical features of a short-stemmed sunflower shoot (Morfologo-anatomicheskiye osobennosti pobega korotkostebel'nogo podsolnechnika) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2006. [in Russian] (Яковлева Е.А. Морфолого-анатомические особенности побега короткостебельного подсолнечника: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2006).
- Yesaev A.L. Genetic control of stem shortness in a number of inbred lines of cultivated sunflower (Geneticheskiy kontrol korotkostebel'nosti u nekotorykh inbrednykh liniy kulturnogo podsolnechnika) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 1998. [in Russian] (Есаев А.Л. Генетический контроль короткостебельности у некоторых инбредных линий культурного подсолнечника: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 1998).

Информация об авторах

Ирина Николаевна Анисимова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, irina_anisimova@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

Галина Васильевна Хафизова, кандидат биологических наук, постдокторант, Лаборатория GENESIS, Хьюстонский университет, 77204 Соединенные Штаты Америки, Техас, Хьюстон, galina.khafizova@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4427-5116>

Лариса Георгиевна Макарова, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, larisa.mackarova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7913-3815>

Наталья Владимировна Алпатьева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, alpatievanatalia@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5531-2728>

Мария Константиновна Рязанова, аспирант, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.ryazanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4444-3658>

Оксана Михайловна Борисенко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 350038 Россия, Краснодар, ул. Филатова, 17, oks-bor@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0001-9221-3999>

Вера Алексеевна Гаврилова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, v.gavrilova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8110-9168>

Information about authors

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000, Russia, irina_anisimova@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

Galina V. Khafizova, Cand. Sci. (Biology), Postdoctoral Researcher, GENESIS Laboratory, University of Houston, Houston, Texas 77204, United States of America, galina.khafizova@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4427-5116>

Larisa G. Makarova, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, larisa.mackarova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7913-3815>

Natalia V. Alpatieva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, alpatievanatalia@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5531-2728>

Maria K. Ryazanova, Postgraduate Student, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.ryazanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4444-3658>

Oksana M. Borisenko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, oks-bor@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0001-9221-3999>

Vera A. Gavrilova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, v.gavrilova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8110-9168>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 23.06.2024; одобрена после рецензирования 19.07.2024; принята к публикации 04.09.2024.

The article was submitted on 23.06.2024; approved after reviewing on 19.07.2024; accepted for publication on 04.09.2024.